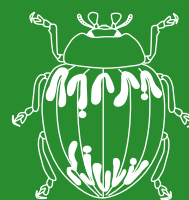




УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ



СОДЕРЖАНИЕ

Том 144, номер 1, 2024

Потенциал лектинов и распознаваемых ими гликоконъюгатов в организме человека <i>М. В. Лахтин, В. М. Лахтин, А. Ю. Миронов, В. А. Алешкин, С. С. Афанасьев, С. Ю. Комбарова</i>	3
Перспективы использования генетического потенциала копытных животных, обитающих в арктической зоне <i>К. А. Лайшев, Ю. А. Столповский, А. А. Южаков, М. Т. Семина</i>	26
Когнитивное и интеллектуальное поведение волка (<i>Canis lupus</i> L.): барьеры, препятствующие выеданию популяции лося (<i>Alces alces</i> L.) хищником <i>В. В. Кочетков</i>	37
Избирательный по полу инфантицид и социальность в популяциях бурого медведя <i>С. В. Пучковский</i>	52
Пути реализации единой триады регионального мониторинга лесных экосистем на современном этапе глобального потепления <i>Э. Г. Коломыц</i>	64
Трансформации экосистем пойменных водоемов в условиях современных природных и антропогенных изменений и возможные природоохранные стратегии <i>И. В. Башинский, Н. Г. Кадетов, В. А. Сенкевич, Т. Г. Стойко, Е. А. Кацман, В. В. Осипов</i>	80
К вопросу о статистически значимых различиях между средними значениями пластических признаков у двух групп сеголетков рыб и между средними значениями их индексов <i>Ф. С. Лобырев</i>	97
Микроскопический учет общего количества бактерий и метаболически активных бактерий в почвенных образцах: соотношение и осцилляционная динамика численности <i>А. М. Семенов, А. А. Шаталов, Е. В. Семенова</i>	111

Contents

Vol. 144, No. 1, 2024

The Potential of Lectins and their Recognized Glycoconjugates in the Human Body <i>M. V. Lakhtin, V. M. Lakhtin, A. Yu. Mironov, V. A. Aleshkin, S. S. Afanasyev, S. Yu. Kombarova</i>	3
Prospects of Using the Genetic Potential of Ungulates Living in Arctic Zone <i>K. A. Laishev, Yu. A. Stolpovsky, A. A. Yuzhakov, M. T. Semina</i>	26
Cognitive and Intellectual Behavior of the Wolf (<i>Canis lupus</i> L.): Barriers Preventing the Breeding of a Population of Elk (<i>Alces alces</i> L.) by a Predator <i>V. V. Kochetkov</i>	37
Sex-Selective Infanticide and Sociality in Brown Bear Populations <i>S. V. Puchkovskiy</i>	52
Ways to Implement a United Triad Regional Monitoring of Forest Ecosystems at the Present Stage Global Warming <i>E. G. Kolomyts</i>	64
Transformation of Ecosystems of Floodplain Water Bodies under Current Natural and Anthropogenic Changes and Possible Strategies for their Conservation <i>I. W. Bashinskiy, N. G. Kadetov, V. A. Senkevic, T. G. Stojko, E. A. Katsman, V. V. Osipov</i>	80
On the Issue of Statistically Significant Differences between the Average Values of Plastic Features in Two Groups of Juvenile Fish and between the Average Values of Their Indices <i>F. S. Lobyrev</i>	97
Microscopic Counting of the Total Number of Bacteria and Metabolically Active Bacteria in Soil Samples: Their Relationship and Oscillative Dynamics of Number <i>A. M. Semenov, A. A. Shatalov, E. V. Semenova</i>	111

УДК 612.017.1+547.995.1.03:57.083.3

ПОТЕНЦИАЛ ЛЕКТИНОВ И РАСПОЗНАВАЕМЫХ ИМИ ГЛИКОКОНЬЮГАТОВ В ОРГАНИЗМЕ ЧЕЛОВЕКА

© 2024 г. М. В. Лахтин, В. М. Лахтин, А. Ю. Миронов*, В. А. Алешкин, С. С. Афанасьев, С. Ю. Комбарова

Московский научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии им. Г. Н. Габричевского, Роспотребнадзора, Москва, Россия

**e-mail: andy.60@mail.ru*

Поступила в редакцию 23.07.2023 г.

После доработки 06.09.2023 г.

Принята к публикации 16.10.2023 г.

Обобщены современные представления о лектинах и связывающихся с ними гликоконъюгатах, об особенностях и закономерностях их взаимодействия, защитной роли и потенциале в организме человека. Проведен анализ терминов, подходов к классификации лектинов. Акцентируются особенности природных и синтетических гликоконъюгатов, распознаваемых и связываемых лектинами, при симбиотических взаимоотношениях, во врожденном иммунитете на уровне рецепции. Рассмотрены уровни специфичности лектинов. Наблюдается потребность в расширении исследований гликоконъюгатной специфичности лектинов и их систем, оценке коммуникационного потенциала гликоконъюгатов в отношении любых белковых комбинаций, в том числе лектиновых. Отмечено участие систем лектинов и гликоконъюгатов в передаче сигналов, коммуникациях. Лектины проявляют себя как базисные для надстроечных гликоконъюгатных эффекторов в растворимых и на твердых клеточных фазах в каскадных направленных сборках, формируя интерактивную сеть. Лектины и гликоконъюгаты, как неразрывно кофункционирующие, перспективны в биологии, медицине и биотехнологиях.

Ключевые слова: лектины, гликоконъюгаты, определение, классификация, специфичность, системы распознавания.

DOI: 10.31857/S0042132424010015, **EDN:** RYLXUZ

ВВЕДЕНИЕ

Проблемам гликоиммунологии и глико-медицины, связанным с детекцией, надзором, защитой и коррекцией взаимоотношений между гликаны-связывающими белками, в том числе лектинами, и гликоконъюгатами (ГК) уделяется повышенное внимание (Cummings, 2019; Lakhtin et al., 2021; Gabius et al., 2022; Essentials of ..., 2022). К лектинам относятся белки, распознающие и связывающие ГК. К природным ГК относятся гликокопротеины (ГП), гликолипиды (ГЛ), липополисахариды (ЛПС), протеогликаны (Пг), пептидогликаны (ПГ) и модифицированные полисахариды (ПС). Синтетические аналоги и имитаторы природных ГК (www.lectinity.com) служат альтернативой в исследовании взаимодействий с участием лектинов (Лахтин и др., 2020а, 2020б; Tuzikov et al., 2021). Цель статьи — дать современные представления о лектинах и

распознаваемых ими ГК в связи с защитной ролью в организме.

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЛЕКТИНАХ

Повышенный интерес к лектинам обусловлен важностью гликома в организме человека, использованием лектинов и ГК для функциональных сборок на поверхностях и в межклеточных коммуникациях, разработкой биосенсоров, анализом кофункционирования белковых систем и ГК с защитными свойствами (Лахтин и др., 2018, 2019, 2023б; Cummings, 2019; Lakhtin et al., 2021; Gabius et al., 2022). Лектины — углеводы/ГК-распознающие белки, в том числе ГП, отличной от иммуноглобулинов (Ig) природы, способные к обратимому связыванию углеводов и ГК без нарушения их ковалентной структуры в контактах. Использование в определении лектина

термина “ГК” объясняется не только его большой емкостью в обозначении разнообразных углеводсодержащих соединений, но и вкладом в связывание с лектинами гетерогенных составляющих мишени, как в случаях лектинового распознавания Asn- или Ser/Thr-связанных гликопептидов, кластерного расположения гликанов в составе ГП, усиления связывания углеводов в составе ГЛ (Лахтин, 1987; Лахтин и др., 2010, 2023а, 2023б). Термины “углеводы и ГК” в определении лектина означают наличие упорядоченных по структурной специфичности к лектинам рядов гликомишеней. Из числа лектинов исключают антитела (АТ) к углеводам, а также многие ферменты углеводного обмена (ФУО), когда в результате взаимодействия с углеводами изменяется химическая структура углеводов в контакте (Лахтин и др., 2010). Однако у ряда ФУО присутствует дополнительный независимый от каталитического центра углевод-связывающий модуль (СВМ, carbohydrate binding module), что позволяет рассматривать такие ферменты как истинные, а не ложные лектины (Lakhtin et al., 2021). К лектинам также относят ряд цитокинов: фактор некроза опухолей альфа (TNF-α), лимфотоксин, интерферон (ИФН)-γ (гепарин-связывающий домен в С-концевой области), интерлейкины 1, 2, 6 и др., факторы роста (EGF, EGF-подобные), гормоны (варианты эритропоэтина (ЭПО)) и их рецепторы, дефенсины α-типа.

Лектины как белки не иммуноглобулиновой природы отличаются от АТ. Лектины как более древние в сравнении с АТ молекулы обычно в меньшей степени комплементарны сложным структурам углеводов и ГК. Связывание углеводов и ГК с лектинами, способность лектинов ингибироваться этими лигандами зависит от организации участков узнавания, пространственного расположения таких участков в молекулах лектинов, валентности лиганда, способности вовлекать в узнавание мишеней два и более относительно удаленных друг от друга участков узнавания. Однако в ряде случаев лектины обладают преимуществами в сравнении с АТ: способностью к более выраженным обратимым взаимодействиям с мишенями, большей проницаемостью в направлении мишени, склонностью к гетероолигомеризации с образованием полифункциональных комплексов и надмолекулярных ансамблей с новыми специфичностями (Лахтин и др., 2010, 2023а). Лектины с различной специфичностью способны распознавать гликаны в составе CD-антигенов (cluster of differentiation antigens). Ряд антигенов (CD₁₈, CD₂₁, CD₂₂, CD₉₄, CD₁₆₁, CD₂₀₆, CD₂₀₉) функционируют как лектины (Лахтин и др., 2018, 2019; Feinberg et al., 2021; Essentials of..., 2022).

В молекулах лектинов заложены принципы кофункционирования с Ig. Лектины I-типа (Ig-like) человека имеют Ig-подобные домены (в том числе располагающиеся рядом с углевод-связывающими, что предполагает их кофункционирование), относятся к Ig-суперсемейству белков (Lakhtin et al., 2011b). В молекулах Ig, в свою очередь, заложены принципы кофункционирования с лектинами. Так, у IgG Fc-фрагмент взаимодействует с лектиновыми рецепторами макрофагов (Мф).

Система комплемента человека (СКЧ: максимально эволюционно продвинутая защитная метаболитно-клеточная система врожденного иммунитета, распознающая опасные для организма чужеродные факторы) демонстрирует эффективность кофункционирования комплексов Ig с углеводами/ГК и лектин-протеиназами олигомерными ассоциатами (Лахтин и др., 2023б). Для лектиновых и лектины-содержащих паттернов характерен расширенный спектр мишеней, когда можно наблюдать не только лектин-паттерновые взаимодействия, но и межпаттерновые аффинные взаимодействия, построенные на принципах взаимоузнавания партнерами, как лектины-ГК. В организме повышение надежности узнавания определенного образа и эффективности дальнейших действий в отношении образа достигается кофункционированием ряда узнающих систем, в том числе дублированием действия в отношении одной и той же мишени, включая лектиновые. Благодаря поливалентности лектинов и их мишеней, наличия двух и более реакционных участков в полипептидах и ГК, углевод-реакционные активности сохраняются в составе комплексов и ансамблей — более сложных структур, чем простой комплекс лектина с углеводами/ГК. Полимеризация лектинов, образование гетерологичных лектиновых комплексов и ансамблей может способствовать появлению новых лектиновых активностей в местах контактов, крипах, отсутствующих у исходных молекул. В этом заключается способность лектиновой молекулы образовывать динамичную часто упорядоченную систему лектиновых множественных форм (лектиновых комбинаций) с варьирующей специфичностью к ГК, организовывать каскады воздействия, влиять (в том числе одновременно) на различные звенья метаболома (Лахтин и др., 2022а). Так, первоначальное узнавание лектином ГК инициирует развитие в гемолимфе животного каскада с участием фенолоксидазы (классификация ферментов КФ 1.14.13.7, далее КФ из обзора Лахтин и др., 2010) или ЛПС-индуцированной коагуляции. Маннан-связывающие белки (MBP, mannan binding protein) иницииру-

ют лектиновый каскад системы комплемента человека (СКЧ).

Лектины распространены, организованы, функционируют практически во всех живых организмах как системы. К лектинам первоначально относили агглютинины клеток, например, эритроцитов с поверхностными сложными углеводными антигенами групп крови и преципитины в отношении ПС, ГП, ГЛ, полинуклеотидов и прочих углеводсодержащих полимеров — ГК из прозрачных растворов. Первые лектины из растений (фитолектины) и животных охарактеризованы как гемагглютинины. Для агглютинации и преципитации лектинами им необходима би/поливалентность — наличие не менее двух экспонированных наружу углевод-связывающих участков (УСУ) или углевод-связывающих доменов (УСД) в молекуле, независимо от числа входящих в состав молекулы субъединиц. Поливалентные лектины легко обнаружить по склеиванию эритроцитов, просто определять углеводную специфичность лектинов путем предотвращения склеивания в присутствии простых моно- и дисахаров. Изначально исследовались фитогемагглютинины со специфичностью к простым углеводам. Выявлено широкое распространение углевод-связывающих и углевод-чувствительных цитоагглютининов в природе — практически во всех живых организмах, типах клеток и большинстве органелл: ядре, эндоплазматическом ретикулуме (ЭР), аппарате Гольджи, лизосомах (Sharon, 2012; Essentials of ..., 2022). Помимо высших растений, широкий скрининг и работы по очистке лектинов охватили высшие и низшие грибы, бактерии, насекомые, моллюски для поиска новых эффективных медицинских средств. Многие вирусы известны как гемагглютинины, белки их оболочки агглютинируют и связываются с твердой фазой по лектиновому механизму. В скрининговой агглютинации/агрегации лектинами широко используются природные и искусственные частицы с экспонированными на поверхности углеводами: частицы крахмала и других ПС, мембранные фрагменты клеток, органеллы, фосфолипидные бислои с встроенными гликанами и др. Незаряженные лектины в среде с рН, соответствующей изоэлектрической точке (pI), повышают свою валентность и способность агглютинировать и преципитировать углеводсодержащие мишени. Для преципитации и формирования прочной цитоагглютинации требуется до двух суток, часто при пониженной температуре. Некоторые лектины способны агглютинировать/преципитировать только на холоде (холодовые агглютинины/преципитины) или только при повышенных

температурах (на фоне снижения гидрофобности молекул). Реакции зависят от рН, оптимум может быть в кислой области и в щелочной. Цитоагглютинация может зависеть от ионной силы и присутствия катионов металлов. У пробиотических бактерий агглютинины и кофункционирующие с ними полипептиды широко представлены кислыми и щелочными белками и их надмолекулярными комплексами (pI 4–8). Следует отличать лектины от агглютининовых и преципитиновых ФУО (Лахтин и др., 2010; Lakhtin et al., 2021).

Рецепторные лектины (р-лектины) широко представлены на поверхности клеток и органелл (Лахтин и др., 2018, 2019; Krautter, Iqbal, 2021). Присутствие в рецепторах ферментов различных классов предполагает тесное кофункционирование лектинов и ферментов, в том числе в пределах одной молекулы (Lakhtin et al., 2021). Пили можно рассматривать как наночастицы — гипертрофированные р-лектины с определенной автономией в функционировании. Некоторые лектины способны ассоциироваться с мембранами и проявлять на поверхности клетки рецепторные функции. Возникает вопрос о взаимоотношениях/соотношениях между р-лектинами и растворимыми неректорными. Поскольку многие лектины и подавляющее большинство рецепторов содержат углеводы (р-ГК), вариантами взаимоотношений могут быть: а) в прямой и обратной реакции агглютинации/опсонизации/адгезии клеток: в прямой реакции (лектин–р-ГК), в обратной реакции (углеводы лектина–р-лектин); б) в реакции коагглютинации/когезии разных систем: в системе клетки–клетки: в прямой (р-лектин₁–р-ГК₂), в обратной (р-лектин₂–р-ГК₁); в системе клетки–частицы — зависит от синтезированных частиц; в системе частицы–частицы — не зависит от клеток и легко модулируется. Имеет место взаимодействие регуляторных лектинов с рецепторами, включающими ключевые ферменты в составе антигенов классификации “CD”. Рецепторы поверхности клетки могут представлять сложные асимметричные пространственные конфигурации, в том числе как результат сборки ансамблей. Содержание гликанов в них обычно высокое. Рецепторы с экспонированной лектиновой активностью и рецепторы с экспонированным набором ГК, по-видимому, функционируют и взаимодействуют по принципам структурно-функциональной организации надмолекулярных информационных ансамблей. В случаях важности лектинового узнавания для клетки и межклеточного узнавания имеет место распространение и увеличение числа на поверхности клетки копий р-лектинов,

возрастает способность р-лектинов к увеличению плотности рецепторов на единицу поверхности в мембране и наблюдается перестройка паттерна соседствующих лектинов в ответ на внешний сигнал в виде ГК или гликозилированного ансамбля, что модулирует внутриклеточные активности.

Множественные формы лектина могут возникнуть в процессе укорочения полипептида — внутриклеточного процессинга или внеклеточного воздействия гидролаз окружения и биоценоза. Существует минимальный размер лектина (на уровне (глико)пептидов). Такие минилектины обладают сигнальными свойствами и участвуют в различных каскадных реакциях наравне с лектиновыми олигопептидами. В ряде случаев ферментативный гидролиз нелектиновых ГП внеклеточного матрикса в биоценозах может вести к экспрессии фрагментов со свойствами лектина, например, появление сиалосвязывающего фрагмента 23 кД из состава фибронектина.

При высоком давлении, например в условиях высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ), олигомерные лектины без дисульфидных связей между субъединицами превращаются в мономерные лектины несубъединичного (молекулярного) типа. Происходят в различной степени обратимые фолдинговые перестройки лектина с потенциальным переключением свойств узнавания, подобно событиям в мембранах клеток и органелл.

Адгезия клеток связана с сигнальными каскадами при участии взаимодействий лектинов и ГК, причем усиление адгезии может приводить к снижению апоптоза или повышению выживаемости клеток, в том числе иммунокомпетентных (Cummings, 2019; Krautter, Iqbal, 2021).

Сборка олигомеров может быть хаотичной и случайной или направленной сборкой в ансамбли, что лежит в основе важных молекулярных процессов функционирования на поверхности клеток и в патогенезе ряда болезней, например, в случаях агрегации миелоидных пептидов при нейродегенеративных болезнях; при сборке цитокиновых асимметричных димеров (в том числе гликозилированных) в вариантах “голова—голова”, “голова—хвост”, “хвост—голова”, “хвост—хвост” с различающимися функциями и т.д. Субъединицы в молекулах лектинов часто объединяются с вовлечением гидрофобных участков, становящихся внутренними и не мешающих внешним границам в прочих контактах связывать углеводы и ГК. Описаны взаимодействия субъединиц в молекуле по белок-углеводному типу: в лектине из бобов сои SBA (далее обозначения лектинов и их источники смотри в книге Лахтин и др., 2010), в альфа-галактозидазе (КФ

3.2.1.22) растений *Vicia faba*, других видов и грибов-микромикетов. Такой принцип поддержания внутримолекулярной конформации путем нековалентного белок-углеводного взаимодействия распространен и в случаях высоко асимметричных фрагментов молекул, например, при поддержании гликан-белковой конформации в СН₂-домене Fc-фрагмента Ig, в молекуле рекомбинантного ЭПО человека, экспрессированного в клетках СНО хомяка. Важным результатом сборки субъединиц в лектине может быть факт появления новой специфичности — лектиновой или другой, связанной с образованием пространственного кармана. Субъединица лектина из зародышей пшеницы WGA (wheat germ agglutinin) ведет себя как хитоолигосахарид-связывающая, тогда как гомодимерная молекула лектина проявляет еще и сиало(Sia)-специфичность, причем участок связывания сиаловой кислоты располагается в межсубъединичной щели. Тетрамерный галактозо(D-Gal)-связывающий лектин клещевины — RCA₁₂₀, состоит из димерных RCA₆₀, почти идентичных структур, однако RCA₆₀ является N-ацетил-D-галактозамин(D-GalNAc)-связывающим лектином. Ра-реактивный фактор крови является ЛПС-распознающим, но специфичность этого фактора не идентична таковой МВР, являющегося лектиновым компонентом Ра-реактивного фактора. Природа предлагает мощный регуляторно-сигнальный механизм направленной сборки новых информационных ансамблей с новыми лектиновыми свойствами на поверхности и внутри клеток, в биологических жидкостях, смешанных культурах консорциумов. В лектиновой субъединице обычно присутствует УСУ (описаны случаи наличия двух одинаковых или различных УСУ).

Примером важности сборки для лектиновой специфичности являются события в СКЧ. Так, для связывания с бактериями важна три- (и выше)-олигомеризация МВР, причем участок связывания ПС бактерий расположен в пространстве между тремя углевод-узнающими доменами С-концевых областей полипептидов. Для следующего этапа — активации СКЧ — необходима еще более высокая степень олигомеризации МВР, причем остается возможным путь активации СКЧ в присутствии фиколинов системы свертывания крови, содержание которых в сыроворотке крови человека сравнимо или больше количества МВР.

Лектины можно рассматривать как молекулы с уникальной специфичностью к наборам целых молекул ГК (лектины характеризуются уникальными ранжированными по специфичности рядами ГК), что важно для направленной сборки лектиновых ансамблей. Стандартизация и

установление тонкой и супертонкой углеводной специфичности коммерческих лектинов, первоначально классифицированных как лектины с простой (моно/дисахаридной) специфичностью, позволили расширить число узнаваемых мишеней посредством лектина и ранжировать мишени по возрастанию сродства к каждому из лектинов. Обнаружено важное свойство лектинов — их способность распознавать внутренние конфигурации углеводных остатков в протяженном/длинном гликане (Лахтин, 1987). Силосвязывающие или галактозосвязывающие лектины способны “чувствовать” и по-разному распознавать присутствие в гликанах замаскированную сиаловой кислотой галактозидную (D-Gal) группу или другой коровый углеводный остаток (остатки) в гликане. Лектины микроорганизмов проявляют сходную с лектинами организма или дополняющую сложную специфичность к конфигурациям углеводов в ГК. Сходство указывает на возможное конкурентное (регуляторное в коммуникациях) или синергическое (аддитивное, но обусловленное различающимися механизмами) кофункционирование лектинов различного происхождения в организме и микробных консорциумах человека (с участием лектинов бактерий, пищевых лектинов, лектинов млекопитающего в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ)). Важным свойством лектинов является их способность распознавать плотность сближенных в пространстве углеводных мишеней, например, концевых углеводных групп одного типа: сиаловых в составе три- или тетраантенных Asn-гликанов комплексного типа; маннозы (D-Man) в Asn-гликанах олигоманнозидного типа; N-ацетил-D-глюкозамина (D-GlcNAc) в составе Asn-гликанов гибридного типа; любых одинаковых концевых углеводных остатков в составе нескольких расположенных рядом Ser/Thr-гликанов в виде кластеров и площадок (Лахтин, 1987). Ключевой для понимания регуляторного потенциала лектинов является их сигнальная способность переключаться в процессе узнавания с одной мишени на другую, с узнавания протяженных и подвижных Asn-гликанов на узнавание коротких Ser/Thr-гликанов в составе гликопептидов за счет увеличения числа близких друг к другу остатков Ser/Thr — способность реагировать на углеводные коды и считать их (Gabijs et al., 2022).

В результате обнаружения ГК-специфичности систем лектинов становятся понятными возможные сетевые механизмы взаимодействия лектиновых систем и систем ГК в биоценозах. В случае модельных исследований *in vitro* с использованием панели лектинов важно знать тип изучаемого ГК, поскольку один и тот же лектин

выявляет не только идентичные последовательности углеводов или гликопептидов, но способен к переключению специфичности (Лахтин, 1987; Лахтин и др., 2010). WGA в сочетании с другими лектинами может выявлять встречающиеся в ГП экспонированные остатки Asn-связанной нефукозилированной хитобиозы (бета-GlcNAc)₂; кластеры из остатков D-GlcNAc в составе Asn-или Ser/Thr-гликанов в составе ГП ядерных пор; полилактозаминные повторы в (LacNAc)_n удлинённых максимально подвижных и максимально конформационно приспособляемых антеннах Asn-гликанов комплексного типа в составе рецепторных ГП опухолевых клеток — маркеров онкологических заболеваний. WGA выявляет и кластеры/площадки концевых остатков N-ацетил-D-нейраминовой кислоты (NeuNAc, Sia) в ГП и ГЛ, связывается с хитоолигосахаридами в составе различных хитинов, хитозанами и их синтетическими аналогами.

Актуально выявление минорных лектинов с редкой или уникальной специфичностью к ГК с потенциальными сигнальными функциями, присутствие которых характерно в симбиотных биоценозах. Интересны фитолектины — прямые или потенциальные регуляторы взаимоотношений с микроорганизмами, в том числе через ПС-капсулы. Примерами служат фитолектины: трифолин-А; SBA; лектин ECA кораллового дерева *Erythrina cristagalli*. Минорные остатки маннозы в экзо-ПС-клубеньковых бактерий участвуют в биоузнавании в системе растение—симбиотные бактерии. В биологических жидкостях лектины и ГК организма способны акцептировать специфические сигнальные ГК и лектины микроорганизмов, например, в случае паттернового распознавания ГК грамположительных и грамотрицательных бактерий в присутствии лектиновых сорбентов.

В реализации специфичности лектинов ключевую роль играет конформация углеводов в составе узнаваемой трехмерной структуры эпитопа. Можно представить себе случаи, когда в развернутой денатурированной цепи полимерного ГК узнаваемые несколько углеводных остатков из состава эпитопа неденатурированного ГК будут неотличимы по положению от прочих углеводов денатурированного ГК. Особенности взаимодействия лектинов с углеводным эпитопом являются точной характеристикой специфичности лектинов.

Дегликозилированный ГП способен взаимодействовать с гликанами типов, удаленных из ГП, и тем самым проявлять свойства лектинов со сложной (гликановой) специфичностью, как в случае рекомбинантного ЭПО человека. Так,

в негликозилированных рекомбинантных цитоклинах человека, экспрессированных в бактериях, в области ряда экспонированных участков потенциального Asn-гликозилирования определяется внешняя полость (исходная или остаточная “память”), которая способна комплементарно вмещать гликаны, что позволяет цитокину дополнительно функционировать в качестве лектина. В случае рекомбинантного негликозилированного ЭПО человека в области Asn⁵² есть полость связывания ГК, у негликозилированного ИФН-γ человека реализуется в С-концевой области способность связывать гликозаминогликаны, разнообразно представленные в биологических жидкостях биоконсорциумов человека.

Поскольку Asn-гликаны являются гидрофобными, а гидрофобность зависит от типов гликанов, может иметь место их направленная или регулируемая сборка по принципу гидрофобно-гидрофобных взаимодействий, что представляет собой один из случаев кластеризации гликанов в паттерны на поверхности клетки. Такие взаимодействия полностью устраняются в условиях ВЭЖХ в органических растворителях, причем диссоциированные гликаны, олигонуклеотиды и другие ГК сохраняют способность избирательно реагировать с частичковыми лектинами.

МВР человека реагирует на широкий спектр ГК поверхности микробов, узнает не только маннаны или олигоманнозиды, но и ГК с концевыми остатками углеводов в ряду снижения способности к узнаванию: альфа-метил-D-маннозид (Me-альфа-Man)/Man > N-ацетил-D-глюкозамин (GlcNAc) > L-фукоза (Fuc) > N-ацетил-D-маннозамин (ManNAc) > альфа-метил-D-глюкозид (Me-альфа-Glc) > глюкоза (Glc). Широкая ГК-специфичность МВР и прочих вовлекаемых в функционирование СКЧ лектинов и лектин-подобных белков определяет широкую ГК-специфичность СКЧ в целом.

В случаях лектинов, имеющих два и более УСУ различной специфичности, возможно переклечение или кооперация специфичности в процессе взаимодействия с внешними сигналами, например, в случае разделенных/раздельных доменов узнавания гликозаминогликанов или сиалосодержащих ГК в молекуле фактора Н (factor Н (FH)) СКЧ.

Число комбинаций олигосахаридов в углеводных последовательностях с учетом типов связей и вариантов конформаций гексоз и пентоз очень высокое, а их способность к кодированию информации выше по сравнению с любыми другими природными полимерами (Gabijs et al., 2022). Эволюцией отобран и поддержан принцип узнавания белком, в первую очередь, углеводов.

Этот принцип должен быть основой ключевых жизненно важных процессов — внутриклеточных и межклеточных — в любых иерархических системах организма. Отсюда вытекает важная роль функционирования лектинов — сигнальная и суперсигнальная (одна из иерархически высших сигнальных). Принцип неопределенности в узнавании широко распространен в природе на уровне считывания кодов — кодирование аминокислоты несколькими комбинациями нуклеотидов; микрогетерогенность сиалирования и/или полилактозаминирования антенн Asn-гликанов в популяциях молекул одного и того же типа ГП; микрогетерогенность гликанов, остающаяся несмотря на исчерпывающую обработку ГП N-эндогликозидазой типа PNG-азы или клеточной системы туникамицином, на уровне функционирования систем распознавания, например, СКЧ. Широта узнаваемых посредством лектинов и лектиновых систем образов и паттернов, в меньшей степени выраженная у АТ как узко/высокоспецифичных, является характерным признаком сигнальности молекул лектинов. Такая широта адекватна имеющему место варьированию ГК на поверхности микроорганизмов, миметированию ГК, например миметированию олигосахаридов (глико)пептидами. При узнавании, условно одним лектином, варьирование ГК поверхности микроба в случаях антагонизма не спасает его от обнаружения такого рода лектином/лектиновым ансамблем с последующей блокировкой внешних воздействий микроба или запуском каскада на его поражение. В случаях синергизма и симбиоза распознавание партнера другим лектином/лектиновым ансамблем ведет к сближению партнеров и успешному ко-функционированию.

Лектины часто ведут себя как сигналы, суперсигналы и метаболомбиотики (влияют сразу на несколько узлов метаболомной сети) — мониторинговые агенты для поддержания статуса системы и сигналы предупреждения в виде сети прямых и обратных связей, информирующие каждую из иерархических систем — органеллу, клетку, орган, организм, способные к системному запуску каскадов ферментов и сети метаболических процессов, контролирующих работу и непосредственно участвующих в функционировании жизненно важных систем обеспечения.

В клетках к лектин-зависимым процессам относятся: сортинг в органеллы (лизосомы и др.), обмен материалом между органеллами, процессинг в ЭР и аппарате Гольджи, транспортировка ГП для их секреции, процесс секреции. Различают суперсигнальные молекулы в виде полидоменных структур и в составе ансамблей. Суперсигналы, по-видимому, могут быть пред-

ставлены, по крайней мере, двумя считываемыми крайними инфоформами: а) в законсервированном виде в составе полидоменных структур и надмолекулярного высокоинформационного ансамбля; б) в виде образованных из суперсигнальных структур необходимых ключевых укороченных сигналов. Суперсигнальные молекулы лектинов и лектин-подобных ГП со скрытой или не тестируемой обычными способами активностью лектинов могут содержать набор ключевых площадок для регулировки и сборки ансамблей. Сялосвязывающий FH СКЧ включает 20 доменов, в том числе домен 13 и домены 16–20 как УСУ сильного узнавания гепарина и сяловых кислот, соответственно; домены 6–10 — слабого узнавания сяловых кислот. Компонент C_3 СКЧ организован как суперсигнальный исходный массив, образующий множество сигнальных фрагментов, — регулятор сборки варьирующих по функциям макроансамблей с участием лектинов, гликанов, адгезинов. В C_3 идентифицировано более 14 участков связывания: для факторов В, Н, Р; рецепторов комплемента CR_1 – CR_5 ; адгезинового пептида Arg-Gly-Asp в CR_3 ; участков расщепления фактором I; ковалентного связывания C_{3b} посредством Gln⁹⁹¹; присоединения лектина через Asn^{63, 917}-гликаны и др. FH и C_3 взаимодействуют в присутствии сялированной поверхности, что ведет к переключению в C_3 -инициируемом каскаде сигналов C_{3b} в фрагмент iC_{3b} со свойствами лектина. Различают сигнальные фрагменты из состава суперсигнальных молекул и надмолекулярных ансамблей. Являясь кофакторами сигнальных лектинов, протеиназы (КФ 3.4.21–24) активно участвуют в создании одиночных и размноженных распределенных сигналов второго эшелона: генерируют эффекторные лектины (укороченные минилектины с сконцентрированной независимой от других биоактивностей лектиновой активностью с высокой проницаемостью и повышенной точностью в отношении определенного круга мишеней), включая дегликозилированные, из состава более протяженных лектинов. Такие пакеты сигналов являются более быстрыми и эффективными, действуют с большей ожидаемой надежностью по сравнению с исходными лектинами. К такого рода сигналам относится латентный сялосвязывающий лектин, экспрессируемый из состава полифункционального протяженного лектин-подобного ГП внеклеточного матрикса (фибронектина) в виде укороченного (23 кД) фрагмента. Зимогены (например, протеиназы) проявляют свойства лектинов, а после укорочения гидролазой происходит переключение на активацию ферментативной активности. При-

мером сигнальных лектинов являются и низкомолекулярные галектины млекопитающих. Семейство галектинов включает не менее 15 членов (Caballero et al., 2020; Gabius et al., 2022; Essentials of ..., 2022). Они способны регулировать процессы в ядре клетки, связывать и транспортировать нуклеиновые кислоты в виде инфокомплексов. Должны присутствовать и функционировать аналоговые лектины с сигнальными свойствами, подобные галектинам. СялоГК с протеиназой способны участвовать в переключении фрагмента C_{3b} в укороченный типичный лектиновый сигнальный фрагмент iC_{3b} с иными биологическими функциями. Сигнальные фрагменты iC_{3b} и C_{3d} проявляют свойства ПС-распознающих лектинов, которые узнают определенные виды и штаммы дрожжей. Укороченный Н-подобный фактор функционирует как сяло(Sia)-узнающий — сигнал остается сялораспознающим, но с большей маневренностью и кофакторной способностью влиять на ферментативные процессы. Сигнальные фрагменты компонента C_3 комплемента (C_{3a} , C_{3b} , iC_{3b} , C_{3dg}) участвуют в реализации различных функций, таких как проницаемость эндотелия сосудов, усиление фагоцитоза посредством Мф, удаление из крови иммунных комплексов, пролиферативный ответ, дифференцировка В-лимфоцитов. Имеет место регуляторное ранжирование превосходства сигнальных лектиновых/лектин-подобных опсонов в рядах преимущественного связывания с лектинами/лектин-подобными рецепторами: с CR_1 ($C_{3b} > C_{4b} > iC_{3b}$); CR_2 ($C_{3d} = CD_{21}$, ГП-140); CR_3 (iC_{3b} /фибриноген/ CD_{11b} / CD_{18} ; ГП-180/90); CR_4 ($iC_{3b} > C_{3d} > C_{3g} = CD_{11c}$ / CD_{18} ; связывание iC_{3b}/C_{3dg} Ca^{2+} , Mg^{2+} -зависимым образом); CR_5 (C_{3d}/C_{3g} ; связывание C_{3d} и iC_{3b} , независимо от присутствия ионов Ca^{2+} и Mg^{2+}). В ранжировании заложен мощный потенциал переключения функций. Поскольку нуклеиновые кислоты относятся к природным ГК, возможны варианты лектиновых сигналов, связывающих, транспортирующих и считывающих олигонуклеотидные последовательности и более сложные структуры хромосом, как это описано для галектинов (галектин-3), пентраксинов, сывороточного галактозид-связывающего амилоидного вещества “Р” (SAP), взаимодействующих в том числе с гистонами хроматина.

Принципиально различать: добиваться диссоциации лектина и мишени после факта ассоциации путем добавления специфичных углеводов в среду или до ассоциации в присутствии специфического углевода. Во втором случае

исследуется углеводная специфичность лектина, в первом случае — оценивается вовлечение в связывание с мишенью неуглевод-связывающих участков лектина, поэтому десорбция лектина или ГК в процессе аффинной хроматографии не является полной, кроме случаев активации ферментов. Во втором случае для эффекта требуются в десятки, сотни, тысячи раз меньшие концентрации специфического углевода или ГК. Дополнительные “зашелки и стыки” не типа взаимодействий лектин–ГК часто происходят после первого акта лектинового узнавания, что можно в ряде случаев рассматривать как фиксирующие и стабилизирующие ансамбль, ведущие к повышению надежности его функционирования.

Часто под терминами “чувствительность реакции связывания лектина с ГК” понимают способность углевода ингибировать такую реакцию, что является одним из ключевых признаков лектина. Связывание углевода и чувствительность к присутствию углевода могут описывать разные события. Многие процессы межмолекулярного биоузнавания с участием белков чувствительны к присутствию, отсутствию или изменению гликанов, что играет важную роль при болезнях. Удаление сиаловой кислоты из Asn-гликана ведет к повышению его гидрофобности и способствует усилению сорбции ряда белков. Полное дегликозилирование CH_2 -домена Fc-фрагмента Ig генно-инженерным путем снижает сродство C_{1q} компонента СКЧ к области CH_2 - CH_3 доменов Fc-фрагмента Ig в нативных конформациях — дегликозилированных IgG разных подклассов человека и IgG_{2b} мыши. C_{1q} , как миметик лектина, проявляет лектины-подобные свойства — ведет себя как сиалочувствительный и чувствительный к конформационной структуре Asn-гликанов в CH_2 -домене Fc-фрагмента IgG человека.

Одно из самых больших и наиболее изученных семейств лектинов — семейство Ca^{2+} -зависимых лектинов — лектинов С-типа, в которое входят, преимущественно, фитолектины и лектины животных. Конканавалин А (КонА) содержит специфические для типа металла участки (участки связывания только Mn^{2+} или только $\text{Mg}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$).

Лектины пшеницы (WGA) и лектины фасоли (PHA) могут содержать металлы. Катионы металлов часто вводят в буферы для улучшения связывания ГК с иммобилизованными/сорбированными лектинами в составе сорбентов и лектин-опсонизированных клеток. Катионы металлов могут стабилизировать лектины (особенно, “металл”-зависимые) и их комплексы.

Катионы металлов выступают и в качестве кофакторов в наборе биологических реакций лектинов и в переключении таких реакций, например, переключение Mn^{2+} -зависимых реакций на Mg^{2+} -зависимые в случае КонА.

Указанием на лектиновую природу полипептида служит выявление в аминокислотной последовательности УСД, обычно в концевом положении полипептида; в консервативных местах расположения олигопептидов, соответствующих пространственному/эпитопному УСУ по базе данных для известных белков. Усиление связывания гликанов достигается путем увеличения числа повторов УСД в полипептидной цепи, например, до 8 раз в случае маннан/олигоманнозид-связывающего р-лектина Мф (Feinberg et al., 2021). Для специфичного к сиаловым кислотам FH характерно увеличенное/амплифицированное число доменов связывания углеводов. Отсутствие доменов связывания углеводов не означает отсутствие трехмерного УСУ в белке.

Среди гликозил-гидролаз и гликозил-оксидоредуктаз дрожжей, микромицетов, бактерий микробиоценозов выявлено около 60 СВМ-независимых от каталитического участка белковых модулей сорбции на ПС в составе первичной структуры аминокислотной последовательности (Lakhtin et al., 2021). Такие модули отражают свойства лектинов: обратимо связываются с углеводами без их ковалентной химической модификации, имеющей место в результате действия каталитического участка любого ФУО на связываемый углевод. В случаях бифункциональных ферментов со свойствами настоящих (не ложных) лектинов можно констатировать расширение ассортимента лектинов и одновременно расширение диапазона биологических активностей в составе имеющихся в биоценозе систем лектинов. СВМ широко используются в рекомбинантных технологиях.

Взаимодействия пробиотических микроорганизмов между собой, с другими клетками и поверхностями в ЖКТ и других экологических нишах организма человека могут снижаться после частичного разрушения гидролазами углеводного обмена или периодом экспонирования на поверхностях углеводов на фоне сохранения функционирования лектинов в системах. Это указывает на имеющееся в биоконсорциумах активное кофункционирование систем лектинов и ГК. Поскольку дегликозилированные в бактериальных системах белки приобретают лектин-подобную способность ассоциироваться с углеводами, микрогетерогенность нативного или частично дегликозилированного белка должна вести к снижению проявления лектин-подобной активно-

сти по сравнению с полностью дегликозилированным белком и способствовать образованию множественных лектин-подобных форм белка с ограниченной или тонкой, в сравнении с возможностями полностью дегликозилированного белка, специфичностью к ГК. Гликомика клеток, биоценозов неразрывно обусловлена образованием и функционированием лектиновых систем.

Многие древние с еще не “разошедшимися” в независимые полипептиды функциями белки в случае таксономически ранних организмов или такие белки как зимогены, гормоноподобные, факторы роста, цитокины и др. у высших форм организмов, унаследовавшие древние каскадные системы, такие как СКЧ и система свертывания крови, помимо своей основной функции, сохранили способность связывать углеводы — быть лектинами. Примерами служат многие димерные и другие интерлейкины, экспрессированные в *E. coli* ИФН- γ или ЭПО человека, протеиназы внутриклеточного процессинга белков, узнающие и отщепляющие концевые гликопептиды; гликозидазы с некаталитическими белковыми модулями сорбции на ПС. Сравнивая уже изученные (традиционные) эффекторные белки с лектинами, можно выявить ранее неизвестные полифункциональные лектины в биологических жидкостях человека: СКЧ, системы пентраксинов и фиколинов крови, множество форм надмолекулярных комплексов с лектиновыми свойствами, “сброшенные” в кровь р-лектины, например, CR₁ СКЧ, поверхностно-клеточные лектины клеток крови, Мф и других клеток человека.

Для лектинов характерна широта узнаваемых образов, повышающая вероятность установления контакта и требующая ранжирования образов с точки зрения паттерновой специфичности. Отсюда — необходимость в факторах, корректирующих лектины для развития событий после контакта лектина с мишенью. Ключевым свойством лектинов является их способность к кофункционированию в рамках различных систем и иерархий. Лектины участвуют в сборке полифункциональных ансамблей. Углеводная часть мишеней и углеводы в самих лектинах являются дополнительными факторами сборки и кофункционирования.

Лектины являются эффективными кофакторами ферментов. Наборы лектинов по-разному модулируют, стабилизируют, иммобилизуют и выделяют множественные формы ферментов всех классов (Лахтин и др., 2010). Способность протяженных полифункциональных молекул лектинов к переключению функций может реализовываться с вовлечением кофакторов —

наводится типом ГК, комплексированием с гидрофобными белками, типом протеиназы и т.д. Способность лектинов и лектин-подобных белков к кофункционированию важна для корректировки суммарного узнавания в лектиновом и нелектиновом взаимодействии с мишенью и для повышения эффективности результата. Наиболее древние врожденные системы, например защитные, включают минимальный белковый набор — лектин, эстераза/протеаза, гликозидаза; или набор лектинов и цитолизин. Возможно функциональное совмещение лектина (его УСУ) и остатков Lys в одной молекуле. Проявляя свойства шаперонов, лектины активно участвуют и во внутриклеточных процессах. Лектины активно воздействуют на эндоцитоз и фагоцитоз, цитоскелет, сортинг влизосомы (р-лектины семейства R для захвата ГК с экспонированными остатками Man-6-P-), взаимоотношения с ядром.

Выявляемые с помощью гликопротеомики и гликомики белки с УСД и УСУ являются основой для повышения разнообразия углеводы-узнающих систем в связи с функционированием в составе комплексов и ансамблей (Cummings, 2019; Krautter, Iqbal, 2021; Gabius et al., 2022; Essentials of ..., 2022). Олигомерные лектины в любых комплексах и полифункциональных ансамблях способны сохранять свойства лектинов, что повышает функциональный потенциал нелектиновых компонентов ансамбля. При организации ансамблей сохраняются принципы полипептидной, субъединичной, эпитопной (пространственной) организации лектинов. В надмолекулярном ансамбле с лектиновыми свойствами отражено присутствие таких особенностей, как пограничное положение УСУ; немаскированность/демаскированность УСУ; амфифильные площадки; асимметрия слагаемых форм и компонентов (что видно в случае максимально сложной пространственной организации рецепторов), направленность текущей и дальнейшей сборки; считываемость порядка сборки; векторность предполагаемых эффектов. Лектиновая активность является определяющей, инициирующей и модулирующей/регулирующей в отношении проявления и развития каскадов прочих активностей ансамблей. Ингибирование углеводы-связывающих активностей низкомолекулярных сигнальных лектинов ведет к снижению способности лектиновых ансамблей к адгезии, спредингу (распространению по твердой фазе), ограничению сигнальных функций. В симбиотических системах описаны частичковые ансамблевые формы бактериального лектина, наилучшим образом способные к выполнению сложных симбиотических функций, которые не ограничиваются только вовлечением

первичных УСУ в молекуле, но используют также новые возникшие типы УСУ надмолекулярных структур. В способных к кристаллизации белковых слоях поверхности клетки грамположительных бактерий заложены не только принципы сборки белкового массива, но и созданы условия для функционирования более редких белков узнавания в общем белковом матриксе.

Реализованное узнавание мишени посредством лектина — это образование фенотипического инфокомплекса. В инфокомплексе сохраняется информация об особенностях ГК. Он может информационно меняться во времени: дотраиваться, обогащаться фенотипической “информацией”, диссоциировать. Диссоциация такого обратимого комплекса может рассматриваться как обратимое считывание информации. Дальнейшая судьба высвобожденного сигнального лектина может заключаться в рецикличном участии мониторингового считывания очередной порции информации в мишени ГК. Такой принцип “регенерационной” работы лектина и лектинового ансамбля важен для функционирования наночиповых конструкций лектинового типа. Инфосборка инфокомплекса предполагает усложнение инфоансамбля с накоплением/аккумуляцией в нем сигналов. Может быть сформирован инфосуперсигнальный ансамбль, отражающий, например, реальное функционирование клеточных рецепторов. Сборка компонентов СКЧ в надмолекулярные комплексы на твердой фазе — поверхности клетки — характеризуется строгой направленностью взаимодействия компонентов, стерическими ограничениями и отличается от сборки белковых ансамблей в растворимой фазе (биологических жидкостях биоконсорциумов) активностью ансамблей. Представления о рефолдинге ансамблей, особенно на поверхности клеток, связаны с реализацией заложенного в них принципа лектиновой упорядоченности сборки, когда расположенный на краю (в контактной области) ансамбль УСУ является базисным для остального собранного ансамбля, как в случае рекомбинантного лектина — апикального домена шаперонина из белковых тел включения *E. coli*, слитого с СВМ типа 2 (СВМ₂) из бактерий *Cellulomonas fimi*.

Лектиновые инфоансамбли с сохраненными свойствами лектинов в составе комплексов с ГК функционируют в режимах переключения биологических функций. В этом — ключи к пониманию сложного спектра реакций распознавания в сети метаболических осей, передачи сигналов в организме (Ляхтин и др., 2022а, 2022б; Cummings, 2019; Gabius et al., 2022). Инициация СКЧ несколькими лектиновыми каскадами сборки может осуществляться посредством взаимодействия

ПС/ЛПС бактерий и дрожжей/микровицетов с МВР, GlcNAc-специфичными фиколинами L, H или с C_{1q}. Комплекс фиколина H с протеиназой активирует СКЧ в условиях узнавания фиколином ПС грамположительных бактерий.

Примеры усложнения лектиновых сборочных ансамблей с сохранением свойств лектинов: кофункционирование лектина с ферментом в комплексах с сохранением свойств лектина; L- и H-фиколин в комплексе с протеиназой MASP-2 для инициации СКЧ. В сборке ансамблей в биоценозах могут участвовать два и более лектина и лектин-подобных ГП: с FH (доменами 8–11) связывается С-реактивный белок, узнающий ПС стрептококков с вовлечением катионов Ca²⁺; витронектин СКЧ связывается с гликозаминогликанами, взаимодействующими с белками наружных мембран бактерий; олигомеры SAP узнаются посредством C_{1q} СКЧ. Ансамбли с латентными лектинами могут включать Ig с Fc-фрагментами, в которых в домене СН₂ Asn-гликаны направлены внутрь Fc-фрагмента и поддерживают необходимую конформацию по механизму обратимого взаимодействия лектин–гликан.

Важна степень сборки частичковых ансамблей типа макролектин или макро-ГК при изучении взаимодействий макролектин–макро-ГК в реализации сложных биоактивностей. При активации СКЧ комплексами важна макромолекулярность или протяженность ПС или ЛПС грамотрицательных бактерий, причем эффективность контакта C₃ с ЛПС возрастает в присутствии Ca²⁺. Изолированные ПГ из *Lactobacillus plantarum* слабее узнаются СКЧ, чем исходные клеточные стенки бактерий. Направленная сборка на поверхности клетки лектинового ансамбля СКЧ ведет к критическому размеру ансамбля и его переключению на цитолиз.

Описаны сборки пилевых адгезиновых ансамблей со свойствами лектинов. Построение оболочек многих вирусов предусматривает функционирование молекул лектинов в их составе и в составе биоконсорциумов. В консорциумах встречаются и фибриллярные прионовые ансамбли, основанные на распознавании тирозинами шаперонов амилоидного агрегата белка с результатом усиления шапероном полимеризации полиглутаминовых доменов амилоидов. Это указывает на потенциальную возможность Туг-содержащих лектинов пробиотиков участвовать в сборке полифункциональных ансамблей в качестве шаперонов.

Присутствие ассоциированных углеводов в составе лектинов и связанных с лектинами влияет на кристаллизацию лектинов, размер и форму

кристаллов. Частично очищенные препараты лектина гороха PSA способны образовывать кристаллы необычной и не строго геометрической формы — каплевидные. Орторомбические кристаллы лектина пшеницы WGA в растворах могут быть стабилизированы в присутствии эндогенных углеводов. Гликаны способствуют ускорению кристаллизации, например, в процессе получения кристаллов лектинов методом гель-фильтрационной колоночной хроматографии. Тип лектина, тип углевода определяет тип кристаллов. Гомогенные углеводы и гликозиды используются для формирования кристаллов лектинов заданной формы. Появление микрогетерогенности по углеводам или белку ведет к остановке сборки кристаллов. Для биоэлектроники представляют интерес кристаллы на основе лектинов и адгезинов, высокоорганизованные олигослои с “вкраплениями” лектинов, как в случае криптовой локализации маннозо-чувствительного белка FimH в массиве нелектиновых образующих фимбрии белков *E. coli*, или в виде мозаики гликанов на поверхности белка, узнаваемые комплементарными мишенями — поверхностями гликанового или лектинового типа. Получают кристаллы олигопептидных лектинов с комплементарными им рецепторами поверхности клеток. Возможны и аналогичные жидкокристаллические системы лектины—ГК в виде способных к контакту упорядоченных фаз-партнеров. Лектин-подобные SLP (surface layer proteins) пробиотических штаммов бактерий обладают высокой способностью к кристаллообразованию, что нашло применение в бионанотехнологиях.

Хотя лектины и можно считать белками с относительно повышенной гидрофобностью, излишняя выраженность гидрофобности может мешать реализации узнавания углеводов посредством лектинов за счет переключения молекулы из лектинового режима в режим липофильных взаимодействий, в том числе с мембранами клеток. Сравнительное ранжирование лектинов по шкале гидрофобности полезно для оценки и прогноза цитолитических, инсектицидных и др. биологических активностей лектинов. Имеет место рациональное кофункционирование гидрофобных и углеводов-связывающих разделенных или максимально сближенных участков, в последнем случае это обеспечивает более высокую результирующую константу связывания гликанов ГК, в том числе в составе ГЛ. Для гидрофобных лектинов характерно выраженное присутствие во вторичной структуре в варьирующей степени выраженных бета-структурных элементов, например, у фитолектинов семейства Гевеина. Множественные формы лек-

тина (изолектины WGA-I, -II, -III) различаются между собой по относительному содержанию в них элементов вторичной структуры. Это определяет и различия биологических активностей изоформ WGA, и их способность к кофункционированию с цитокинами. Пробиотические адгезиновые лектины и гемагглютинины, подобно многим фитолектинам, проявляют выраженные гидрофобные свойства. В присутствии органических растворителей и детергентов упорядоченность вторичной структуры лектинов снижается. Присутствие углеводов в лектинах снижает гидрофобность, способность к спонтанной агрегации, повышает растворимость в воде.

Большинство лектинов относится к ГК типа ГП. Содержание углеводов может варьировать в лектине, расширяя его биологические активности (сетевые и иерархические). Лектины из семян фасоли — мукоидная форма РНА-М и белковая форма РНА-Р — содержат около 50% или 10–15% углеводов соответственно, причем все 5 изолектинов фасоли различаются по содержанию углеводов и катионов металлов. Возможно присутствие минорных количеств процессинговых форм, наряду со зрелыми, не содержащими углеводы изоформами WGA, или возможно варьирование ассоциированных углеводов в интервале 40–80% в составе множественных форм лектина из клубней картофеля STA. Содержащие углеводы РНА-М и STA скорее относятся к Пг, чем к ГП. Это сближает потенциал биологических свойств обоих лектинов с лектиновыми Пг внеклеточного матрикса и биологических жидкостей животных. В консорциумах ЖКТ функционируют ансамбли типа Пг, включающие пробиотические лектины. Посредством ВЭЖХ можно разделять системы множественных форм пищевых и потенциально пробиотических лектинов, различающихся углеводной частью. Препараты лектинов без углеводов или слабо гликозилированные лектины практически не дают форм в условиях ВЭЖХ. Это относится и к лектин-подобным белкам поверхности лактобацилл, низко гликозилированных и характеризующихся отсутствием или низким содержанием цистеина и дисульфидных связей.

Специфичность лектина к углеводам определяется в реакции ингибирования лектина. Описаны и случаи активации фитолектинов и лектинов животных в присутствии углеводов. Лактоза (Lac) и в меньшей степени галактоза активируют Ca^{2+} -зависимую агглютинацию трипсинизированных эритроцитов мыши. В комплексах с ПС лектины могут приобретать повышенную способность к цитоагглютинации. Компоненты СКЧ усиливают взаимодействие между собой на углеводных корректирующих площадках. Ре-

цептор комплемента CR_3 при взаимодействии с бета-глюканом усиливает эффективность NK(natural killers)-клеток, на поверхности которых присутствуют ключевые для реализации НК-активности р-лектины С-типа. С установлением шаперонной способности гликанов — способности влиять на конформацию, поддерживать и корректировать необходимый фолдинг белка для его успешного (ко)функционирования — становится понятной регуляция в ту или иную сторону результирующей активности комплекса лектина с полисахаридным или гликановым эффектором. В клеточных системах активация лектина как агглютиниона возможна в случаях синергизма лектина, ГК-связывающей способности в отношении клеток и участия катионов металлов.

Изолектины фасоли различаются по содержанию катионов металлов. Препараты лектинов могут быть ассоциированы с катионами металлов (Ca^{2+} , Mg^{2+}), хотя эти катионы не всегда не участвуют в организации и функционировании УСУ. Некоторые активности лектинов пробиотических бактерий не зависят от металлов, но бактерии эффективно накапливают важные для узнающих белков металлы, резерв которых обеспечивает бесперебойное функционирование лектиновых полифункциональных ансамблей.

Лектины следует отнести к факторам иммунитета в смысле их участия в защитных реакциях в биоценозах. Лектины — белки неиммуноглобулиновой природы, отличающиеся от АТ, полученных против углеводных антигенов. Поскольку константы связывания гликанов лектинами могут быть значительно (вплоть до нескольких порядков) меньше по сравнению с АТ, один и тот же лектин может многократно рециклически использоваться в биоконсорциуме в режиме сигнального узнавания широкого набора мишеней ГК, формируя статус распознавания ГК биоценозом. У ряда лектинов позвоночных животных, насекомых и бактерий обнаружены Ig-подобные домены в аминокислотных последовательностях, что позволило объединить такие лектины в иммуноглобулиновое суперсемейство (лектины I-типа). Установлено качественное сходство лектинов с АТ в реакциях белок-гликозидного узнавания с использованием сенсорных гликоципов. В сравнении с АТ и ферментами (ФУО) лектины часто характеризуются более слабым (но более обратимым) взаимодействием с более широким набором ГК, что позволяет ранжировать ГК по специфичности к лектину. Слабые взаимодействия с участием лектинов могут усиливаться как увеличением числа копий лектинов на клеточной поверхности (например, у Мф), так и кластеризацией (сближенностью) углеводных антенн и эпитопов в ГК-мишенях.

Доступно получение химерных лектинов генно-инженерным путем слияния фрагментов лектина (с его УСД или СВМ) с интересующим белковым эффектором другой (например, нелектиновой) природы. Описаны аналоги природных лектиновых ансамблей — многочисленные конъюгаты лектиновых полипептидов и субъединиц с различными эффекторами, повышающими функциональный потенциал комплексных лектинов как носителей лекарств. Возможности этого направления открыты, поскольку генно-инженерное масштабирование производства лектинов разработано. Используется экспрессия генов терапевтических белков *in vitro* и *in vivo*, слитых с олигопептидами связывания углеводов для получения вариантов полифункциональных лектинов.

Переключение функций лектинов при наличии дополнительных к УСУ участков связывания в молекуле лектина — реализация имитирующей способности самих лектинов. Описаны случаи имитирования свойств лектинов у ФУО. Лектин-подобность исследуемых белков с известными функциями относится к примерам имитирования новых свойств белками. Так, фосфолипаза A_2 (КФ 3.1.1.32) пчелы способна взаимодействовать с эритроцитами углевод-зависимым образом (модулироваться, в том числе активироваться), АТФаза (КФ 3.6.1.34-37) способна ингибироваться гликозидами.

ФУО контактируют с углеводами или ГК и поэтому среди потенциальных белковых миметиков лектинов ФУО находятся на первом месте. Имитирующий лектиновые свойства фермент после связывания каталитического участка с углеводом в оптимальных для узнавания и связывания, но недостаточных для модификации химической структуры ГК условиях должен быть способен к обратимой диссоциации. Такие процессы постоянно происходят в природе, например, в случае “поиска” ферментом адекватного углеводного субстрата или в случае минимального изменения (в том числе мутационного) структуры самого каталитического участка. Биологический смысл функционирования таких ферментов в качестве лектина представляется эволюционно важным и поддержанным в процессе отбора. Это выгодно клеткам и организму “экономически” и информационно. Такие ферменты в регулируемых условиях микроокружения в клетке, клеточном окружении, органелле, на мембране, другом носителе могли бы в режиме переключения временно выполнять функции лектина.

Slq является лектин-подобным мультисубъединичным ансамблем, поскольку он связывает отрицательно заряженные ПС и ЛПС и является миметиком лектина, чувствительным

к конформации Fc-фрагмента Ig, обеспечиваемой Asp-гликанами. Миметиками лектинов являются и олигомерные IgM с расширенной ГК-специфичностью. Значительное сходство углеводов-связывающих АТ и лектинов обнаруживается в условиях их взаимодействия с гликоциповой поверхностью, имитирующей двух- и трехмерную поверхность клеток. В системе лектин-подобные миметики—ГК могут функционировать и Ig-миметики ГК — антиидиотипические АТ против идиотипических АТ к ГК, имитирующие функциональный эпитоп ГК.

“Образные” конструкции миметиков лектинов небелковой природы, в дополнение к системам лектинов, по-видимому, присутствуют в организме, и интерес к ним востребован. Возможно их конструирование при скрининге образцов в технологиях с использованием фаговых дисплеев с повышенным сродством к гликанам и ГК. Скрининг миметиков лектинов возможен и при использовании наборов синтетических ГК на твердофазных поверхностях сенсорных чипов с возможностью детекции сравнительного сродства ГК к миметикам. К потенциальному миметированию можно отнести случаи, когда известен лишь факт вовлечения реагента в реакцию с углеводным партнером, но мало известно о структуре лектин-подобного реагента или известно, что это не белок. Миметирование лектиновой активности потенциально может возникнуть на стыках в процессе сборки любых ансамблей, подобно случаям возникновения принципиально новой специфичности лектина на стыках белковых субъединиц изолектинов пшеницы WGA.

С точки зрения неразрывности функционирования лектинов и ГК важным является и имитирование ГК. Миметики ГК могут выявляться с использованием твердофазных наборов УСУ (наборов на твердых поверхностях) или УСУ-подобных структур, аналогично чиповому скринингу миметиков лектинов. Имитирование прямого и обратного взаимодействий между миметиками лектинов и миметиками ГК, не содержащими углеводы, открывает необозримые возможности в области конструирования небелковых полифункциональных ансамблей лектинового типа для нанотехнологий и биоэлектроники.

При рассмотрении сложных лектиновых взаимодействий на молекулярном и межклеточном уровнях следует учитывать возможные “обратные связи”. Так, фитолектины и лектины животных избирательно взаимодействуют с микробными мишенями (Jégouzo et al., 2020), а лектины микроорганизмов избирательно взаимодействуют с мишенями макросистем. Очевидна необходимость системного определения

лектинов: лектин как часть системы, лектин как система, лектин в противопоставлении ГК (лигандам-партнерам). ГК-специфичность лектинов всегда зависит от системы, в которой исследуется лектин и описывается набором системных понятий. В этом выражена приспособляемость, ориентация лектина и лектиновой системы на текущий статус биоценоза в организме. На специфичность лектина может влиять выбор типа клеток, типа ГП или ГЛ, сорбированных на дне лунок планшета или ковалентно связанных с сорбентом в колонке, или присутствие альбумина в качестве фонового белка в случае блотингового анализа лектиновых форм цитокинов (например, ЭПО). Лектины распространены в одних и тех же источниках в виде системных наборов связывания и узнавания различающихся углеводов, причем с различной локализацией и различными физико-химическими свойствами. Каждый из лектинов может реагировать с системой различных углеводсодержащих структур, узнавая в них характерные составляющие — гликаны, звенья и последовательности углеводных остатков. Существует потребность в оценке системных взаимодействий и взаимовлияния между системой лектинов и системой партнерских ГК. Для лектинов характерен расширенный и ранжированный по аффинному сродству спектр узнаваемых образов — ГК, в том числе в ансамблях и на поверхности клеток, предполагающий участие дополнительных навигационных кофункционирующих систем, в том числе ФУО и цитолизин-белковой и другой природы, узнавания для “уточнения”, выделения образа ГК-мишени из набора и воздействия на выбранный образ ГК в зависимости от конечной цели (в зависимости от предполагаемого развития каскада реакций). Так работает СКЧ, защищая организм от чужеродных антигенов, и осуществляется конкурентное выживание пробиотических микробов в биоценозах, когда объединяются несколько крупных узнающих систем и подсистем: лектиновых/лектин-подобных и литических. Реагирующий с ПС и углеводной частью природных ГК СКЧ можно рассматривать как лектиновую углеводы-распознающую опсонизирующую и презентующую организму антигены систему, работающую по лектиновому и лектин-подобному принципу на этапах инициации и развития реакций СКЧ и включающую ключевые для СКЧ лектин-подобные компоненты C_3 и C_4 . В СКЧ функционирует набор лектинов (в скобках ГК-доноры): МВР (маннаны), пропердиновый фактор Р (кислые гликаны), Ра-реактивный фактор (коровые гликаны в ЛПС); L- и H-фиколины (ГК с концевыми GlcNAc); фактор Н и фактор

Н-подобный укороченный, связывающие сиаловые кислоты в мишенях; фрагменты iC_{3b} и C_{3d} (Лахтин и др., 2023б). СКЧ кофункционирует с системой свертывания крови с участием фиколинов с коллаген- и фибриноген-подобными доменами. Углеводная часть мишени, например Asn-гликаны, ЛПС, ПГ, является причиной множественных форм мишеней для лектинов. Параллельно отбору множественных форм ГК развивалась способность лектинов к восприятию широты набора гликомишеней. Это повышает эффективность межклеточного узнавания и мониторинг межклеточных контактов при функционировании микробиоценозов в организме хозяина. Все микробы симбиотических/пробиотических консорциумов способны обеспечивать человека лектиновыми наборами. Системы лектинов различаются по специфичности, локализации, биологической активности. Наборы лектинов в биоценозах включают не только лектины, производимые каждым из участников биоценоза, но и “системные лектины” сигнального характера, являющиеся продуктом совместного функционирования. Их признаки: минорные количества, сигнальные функции, “смешанная специфичность”, уникальность лектиновых ансамблей.

СВОЙСТВА И ПРИНЦИПЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЛЕКТИНОВ, ПОДХОДЫ К КЛАССИФИКАЦИИ

Лектины относятся к углеводы/ГК-связывающим белкам. Это наиболее широкое и простое определение лектинов постоянно дополняется в зависимости от прогресса науки: открытия новых свойств новых лектинов, разработки новых технологий, возникновения новых концепций. Если в основу фенотипирования лектинов положить ингибирование белок-углеводного взаимодействия, то сразу выяснится, что не только адекватные углеводы, но и соответствующие (олиго)пептиды будут приводить к одному и тому же результату — диссоциации лектинов и связанного с ним углевода или гликана. Правомочно говорить о лектинах как углевод/гликан/ГК/олигопептид-связывающих белках — инструментах исследования белков и углеводов (Лахтин, 1987; Лахтин и др., 2023а; Lakhtin et al., 2011b).

Лектины — одни из наиболее древних белков распознавания углеводов и ГК. Лектины часто представляют собой ГП, хотя встречаются и негликозилированные белки. Лектины способны узнавать простые углеводы и наборы углеводных конфигураций, что зависит от типа ГК-мишени. Лектины часто выявляются как цитоагглютини-

ны/преципитины/адгезины, причем специфичные для лектинов углеводы обычно препятствуют агглютинации или осаждению полимеров из растворов и адгезии. Лектины часто олигомерны и при этом сохраняют способность к прямому связыванию углеводов. Лектины являются инициаторами сборки полифункциональных ансамблей с сохранением лектиновых свойств. Лектины могут участвовать в процессах кристаллизации. После связывания лектинов с углеводом/ГК и последующей диссоциации лиганд остается химически неизменным в контакте. Связывания углеводов посредством лектинов может не быть, например, из-за отсутствия соответствующих катионов металлов (например Ca^{2+} в случае лектинов С-типа). Лектины содержат пространственный эпитоп-подобный УСУ с возможным вовлечением стабилизирующих пространство катионов металлов. Один и тот же УСУ в лектинах может вовлекаться или переключаться в реализацию ряда биологических активностей лектинов. Лектины способны изменять/дополнять собственную углеводную специфичность, например, в результате олигомеризации и в надмолекулярных ансамблях. Лектины, как правило, содержат дополнительные функциональные домены и эпитопы связывания отличных от углеводных мишеней, что обеспечивает их полифункциональность. Лектины могут проявлять чувствительность к углеводам без обязательного связывания с ними (на определенном минимальном расстоянии от углеводов) и с вовлечением других типов взаимодействий лектинов с мишенью.

Лектины как углеводы/ГК-связывающие белки отражают современные представления о наличии и организации УСД в аминокислотной последовательности или УСУ в пространственной организации полипептида. Такого определения лектинов достаточно для генно-инженерных работ с целью выявления УСД и УСУ, для конструирования узнающих нано- и микроансамблей на основе лектинов.

Общеприняты представления о важности лектинов для функционирования врожденного иммунитета. Ряд общепризнанных лектинов избирательно экспрессируются на иммунокомпетентных клетках. Говоря о лектинах, как белках неиммунной природы, подразумевают их отличную от Ig природу, несмотря на значительное сходство иммунохимического поведения лектинов и Ig. С открытием Ig-подобных доменов в лектинах животных (лектинах I-типа) стало не совсем корректным определение лектинов как белков с неиммуноглобулиновыми свойствами. Устарело и представление о лектинах как белках (например, ГП) с преимущественными агглютининовыми или преципитиновыми свойствами

ми в отношении углеводсодержащих веществ. По-прежнему, плюсами рассмотрения лектинов как агглютининов является подчеркивание как простоты их обнаружения, так и их нетоксичности. Решаются традиционные противоречия при рассмотрении и классификации бактериальных лектинов и лектин-подобных белков, в том числе с “приобретенными” токсическими свойствами. Укороченные до размера УСД или УСУ, минимальные лектины и многие пищевые лектины, а также образуемые лектины-ГК-взаимодействиями патологические камни в органах и тканях рассматриваются как нетоксичные. С учетом открытых в последнее время сигнальных функций лектинов млекопитающих, лектины можно рассматривать как углеводы/ГК-чувствительные считывающие нетоксичные сигнальные олигопептид(ы)-содержащие структуры, участвующие в пептид-углеводных процессах без изменения ковалентной структуры партнеров взаимодействия.

Продолжаются поиски (нет одобренного всеми исследователями согласования) удобных и одновременно полных и исчерпывающих вариантов классификационных обозначений лектинов, учитывающих таксономическое положение источника. Например, как классифицировать лектины в рамках надмолекулярных ансамблей, у которых исходные молекулы — не лектины, а лектиновая активность появляется только в ансамблях на стыках молекул? Лектин-подобные белки остаются дополнительным далеко не исчерпанным источником дальнейшего пополнения числа настоящих (не ложных) лектинов.

Представления о лектин-подобных белках часто возникают в случаях, когда: а) выявляются свойства лектинов у изученных ранее белков с другими функциями; б) в полипептиде выявлен структурный элемент лектинов, однако невозможна прямая демонстрация углевод-связывающей способности и специфичности белка; в) в полипептиде выявлены общие с лектинами структурные элементы, не относящиеся непосредственно к УСУ и УСД; г) изучение изолированного белка находится в ранней стадии на фоне обнаруженных признаков; д) встречаются разногласия, когда сходные или идентичные белки относят одними исследователями к лектин-подобным, другими — к настоящим лектинам.

Накопление знаний о лектинах идет быстрыми темпами, открываются и описываются новые лектины, новые их структурные элементы, новые подгруппы, группы, семейства, суперсемейства, надсуперсемейства, объединяющие лектины с прочими белками. Информационный поиск о лектинах затруднен в связи с: а) посто-

янно меняющимися названиями как групп, так и индивидуальных лектинов; б) переключением или подчеркиванием информационного интереса к максимально прогрессирующим группам и подгруппам лектинов.

К лектинам относят белки, не синтезируемые как Ig, способные к обратимому связыванию с углеводами без изменения химической структуры углеводов в контакте (месте связывания). Все лектины обладают широко варьирующими свойствами, которые лежат в основе всех существующих классификаций, являются резервом для предложений по объединению лектинов (Lakhtin et al., 2011b; Essentials of ..., 2022).

Принципы классификации лектинов продолжают меняться и дополняться, зависят от предпочтения групп и школ исследователей к используемому определению лектинов, от переключения исторически складывающихся интересов исследователей в отношении новых аспектов изучения лектинов и новых лектинов (Лахтин и др., 2023а).

Встречаемость способных связывать углеводы консервативных структур УСД в аминокислотной последовательности — основной относительно ранний критерий современных классификаций лектинов. Ряд исследователей не относят к лектинам (не указывают на лектиновую природу) ферменты с ПС-связывающими хорошо охарактеризованными СВМ, независимыми от каталитического участка.

Встречаемость общих дополнительных углевод-связывающих структур в лектинах является основанием для классификационного расширения групп и семейств лектинов. Например, сиглеки с Ig-подобными доменами относят к семейству лектинов I-типа, а лектины с коллаген-подобными доменами — к семейству коллектинов.

Углеводная специфичность может использоваться в качестве критерия функциональных классификаций лектинов. Трудность использования этого критерия заключается в постоянно происходящих изменениях, дополнениях и углублениях сведений о специфичности каждого из лектинов и его множественных форм. Среди галактоза/лактоза (Gal/Lac)-связывающих галектинов галектин-8 способен распознавать β -1,2-глюканы на поверхности *Candida* spp. Существуют примеры редкого сочетания углеводной специфичности лектинов, выделяющие такие лектины в особые группы, например, в случае маннозо(Man)- и (сиаловые кислоты(Sia))-связывающего лектина PCA из корневищ *Polygonatum cyrtonema* (сходного с агглютинином GNA подснежника *Galanthus nivalis*), N-ацетилглюкозамин(GlcNAc)-

и N-ацетилгалактозамин (GalNAc)-связывающих тахилектинов. Сходство углеводной специфичности стало заметным критерием классификации лектинов в связи с выросшим интересом сначала к галектинам, затем к сиалосвязывающим рецепторам — сиглекам. Среди гликозаминогликаны/ (анионные ПС)-связывающих белков многие исследователи изучают гепарин-связывающие белки как лектины из-за привлекательности уже отработанного лектинового подхода. Пентраксины, ориентированные на связывание сульфатированных галактозидов, называют лектин-подобными белками или белками с лектиновыми свойствами. Наиболее поздними являются представления о группах лектинов, специфичных к “паттернам”, обычно лектинов, представляющих собой надмолекулярные ансамбли на поверхности клетки и в местах прочих межфазных контактов.

По распространению в природе лектины делятся на лектины беспозвоночных и позвоночных животных, фитолектины из низших и высших растений, лектины бактерий, лектины вирусов (Lakhtin et al., 2011b; Sharon, 2012, Essentials of..., 2022). Среди беспозвоночных животных традиционными стали группы лектинов из слизевиков, простейших, губок, моллюсков, червей, членистоногих, эхинодерм, оболочечников. Высок интерес к р-лектинам млекопитающих; лектинам грибов (в том числе дрожжей); лектинам бактерий, особенно фимбриальным и пилиновым; лектинам вирусов, особенно лектинам с тонкой специфичностью к сиаловым кислотам и их производным. По сходству углеводной/ГК-специфичности лектинов живых организмов они могут быть объединены в функциональные надсуперсемейства, что может быть важным для оценки сбалансированного функционирования лектинов в биоценозах, например, в организме человека. Особенно это относится к лектинам быстро эволюционирующего функционального надсуперсемейства распознающих сиаловые кислоты белков, включающих не только лектины животных и растений, но и сиалоадгезины бактерий и фимбрии S и X. Важны классификации лектинов по их принадлежности к одному и тому же организму, например, биоценозу человека.

Различают следующие основные группы и семейства лектинов.

Лектины животных

Лектины животных представлены, главным образом, как: а) лектины, содержащие эволюционно консервативные УСД; б) лектины, связывающие сульфатированные гликозаминогликаны, появившиеся в результате конвергентной

эволюции. Среди эволюционно консервативных лектинов выделяются большие семейства лектинов С-типа (Ca^{2+} -содержащие), S(soluble)/Лас-типа (галектинов (Gabiuss et al., 2022)), Р-типа (акцептирующие фосфорилированные углеводы рецепторы). Лектины животных включают не менее 12 структурных подразделений. К ним также относятся лектины, пентраксины и тахилектины, лектины I-типа (Ig-домен-содержащие), фиколины, цитокиновые лектины (интерлейкины и факторные). Лектины животных характеризуются в рамках взаимодействий хозяин—микроорганизмы, что важно при анализе патологий (Jégouzo et al., 2020).

Эукариотические лектины органелл функционируют в лизосомах (лектины Р-типа), ЭР (Ca-зависимые кальретикулин и кальнексин, EDEM), интермедиаторном компартменте ЭР-Гольджи (лектин ERGIC-53), Гольджи-ком-партменте (белок VIP_{36}), секреторных гранулах тромбоцитов и эндотелиальных клеток (Р-селектин), ядрах клеток (галектин-3) и т.д.

Лектины С-типа

Лектины С-типа — это Ca^{2+} -зависимые лектины, которые могут содержать коллаген-подобные домены. Это суперсемейство включает лектины семейства коллектинов и семейства фиколинов. Суперсемейство лектинов входит в надсуперсемейство коллагеновых белков с прочими содержащими коллагены белками. Коллектины и фиколины функционально могут быть разделены на две функциональные группы: участвующие в инициации и функционировании СКЧ и действующие в качестве опсоинов.

Растворимые лектины С-типа. 1) Коллектины (маннозо/маннан-связывающий белок — МВР млекопитающих, сурфактановые белки А и D, бычий конглоутинин и др.). Связывают маннозу, N-ацетилглюкозамин, маннаны. Олигомерны, включают 3–6 одинаковых субъединиц, степень олигомеризации является ключом к типу функционирования коллектина. 2) Фиколины (Н-, L-, M-). Особенностью фиколектинов является их участие в “cross-talking” между системой свертывания крови и СКЧ. 3) Гиалектины. Пг представлены агреканами хрящей позвоночных животных и другими. 4) Сурфактантные лектины А и D (SP-A, SP-D). Функционально сходны с фосфолипид/сурфактант-связывающими белками. SP-A и SP-D распознают паттерны ПГ и липотейхоевые кислоты (ЛТК) в дополнение к МВР, распознающего паттерны ЛПС.

Рецепторные лектины С-типа включают селектины, рецепторы асиалогликопротеинов печени (ASGPR — лектины Эшвела), манно-

зосвязывающие рецепторы Мф, тромбоцитарных эндотелиоцитов и др. Наиболее известны рецепторы хоминга лимфоцитов (селектины L), рецепторные лектины эндотелиоцитов (селектины E), рецепторные лектины тромбоцитов (селектины P). Встречаются р-лектины С-типа, способные солюбилизоваться и в укороченном виде проявлять усиленные углевод-связывающие свойства.

Лектины I-типа

Рецепторные лектины I-типа — неиммуноглобулиновые белки и не Т-клеточные рецепторы, узнающие гликаны с возможным участием Ig-подобных доменов. Семейство лектинов I-типа включает сиглеки и др. Относятся к суперсемейству Ig.

Возможно расширение лектинов I-типа в суперсемейство лектинов I-типа за счет прокариотических лектинов. Обнаружен Ig-подобный структурный мотив в пилинах фимбрий грамотрицательных бактерий и показано, что лектиновые домены пилинов Ig-подобны.

Сиглеки — гомологичное подсемейство рецепторных лектинов I-типа со связывающими сиаловые кислоты активностями и характеристическими структурными особенностями N-концевой области. Семейство распознающих сиаловые кислоты лектинов, включающее 15 членов. Разделяются на подсемейства: 1) эволюционно консервативное (сиглеки 1, 2, 4); 2) быстро эволюционирующее, включающее CD₃₃ (сиглек-3)-родственные группы (сиглеки 3 и 5–13 у приматов). Группа CD₃₃-родственных Ig-подобных сиглеков является быстро развивающейся эволюционной группой белков сиалома (сиалилтрансферазы более консервативны) с перспективой дальнейшей классификационного деления. Рецепторные сиглеки после солюбилизации лучше исследуются на наличие у них лектиновых свойств.

Возможна топографическая классификация сиглеков по локализации в хромосомном аппарате (сиглеки млекопитающих локализованы в 19 хромосоме), например, сиглек 10 локализован в виде кластера генов в области 19q13.3–4.

Возможны классификационные подгруппы по: а) числу Ig-подобных доменов, сиглеки 14 и 5 имеют три или четыре домена, соответственно; б) тонкой сиалоспецифичности растворимых сиглеков 1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, в том числе для выявления тонких различий между сходными по гликан-связывающим свойствам сиглеков 5 и 14; в) функциональным признакам — участию рецепторов в метаболических путях.

Классификация сиглеков как антигенов является главной из возможных функциональных классификаций сиглеков. CD₃₃-родственные сиглеки — группа лектинов врожденного иммунитета с потенциалом запускать каскады апоптоза, реагировать на ингибиторные сигналы. CD₂₂ является В-клеточным сиглеком 2, участвующим в зависимом и независимом от сиаловых кислот сигналинге. CD₁₇₀ (сиглек 5), подобно другим CD₃₃-родственным сиглекам, содержит две тирозиновых структуры в цитоплазматической части, ответственные за сигналинг. CD₁₆₉ (сиглек 1) на CD₁₄⁺/CD₁₄⁺CD₁₆⁺-моноцитах/Мф функционирует в процессах, связанных с хроническими болезнями и опухолями.

Сиглеки 5–11 могут быть классифицированы как ингибиторные рецепторы, содержащие мембранный проксимальный ингибиторный иммунорецепторный тирозиновый мотив (I/V/L/) XYXX(L/V/).

В отдельную функциональную группу могут быть отнесены сиглеки, регулирующие иммунный ответ путем зависимой или независимой от каспаз активации иммунной системы. Специфическими для нервной системы функциями обладают ортологи сиглека 4, встречающиеся только в нервной ткани млекопитающих, обнаруживаются в геномах ряда рыб. Сиглек 8 человека является изофункциональным паралогом аллергенного сиглека F, экспрессирующегося при аллергических болезнях легких на некоторых CD₄⁺-клетках и эозинофилах мыши.

Возможно углубление классификации сиглеков за счет учета влияющих на специфичность и функционирование сиглека, ассоциированного с сиглеком адаптера, — шаперонного или навигаторного белкового или небелкового партнера, например, активирующего сиглек 14 белка DAP₁₂. Положено начало новой подгруппе сиглеков, включающей кофункционирующие комбинации сиглеков, например, в связи с открытием спаренного функционирования сиглеков 14 и 5.

Возможно функциональное объединение сиглеков с прочими узнающими сиаловые кислоты лектинами вирусов, бактерий, растений, беспозвоночных животных.

Прочие группы и семейства лектинов

Рецепторные лектины Р-типа. Белки этого семейства немногочисленны. Связывают Ман-6-фосфат в составе ГК, подлежащих сортировке в лизосомы, зависимо или независимо от катионного заряда.

Гликозаминогликан-связывающие растворимые и рецепторные лектины и лектин-подобные

белки животных, высших растений, грибов, бактерий, вирусов: гепарин-, гиалуронан-, сульфопо-ПС-, сульфопо-ГК-связывающие. К этому функциональному надсуперсемейству можно отнести и связывающие сульфатированные ГК члены семейства лектинов С-типа: растворимые протеогликановые лектины нервной ткани, L- и Р-селектины и GalNAc-4-сульфат-специфичный рецептор Мф, сиглеки, пентраксины, тахилектины, лектины гриба *Arthrobotrys oligospora*. В это же надсуперсемейство можно включить фибронектин, фактор VIII свертывания крови, антитромбин III, пропердин, ФН, цитокины с гепарин-связывающим доменом и др. Оболочечные вирусные ансамбли (простой герпес (herpes simplex), энтеровирусный везикулярный стоматит (picornavirus-foot-and-mouth-disease), вирус иммунодефицита человека (ВИЧ)), некоторые простейшие и бактерии проявляют специфичность к гепарансульфату, гепарину, декстран-сульфату.

НОВЫЕ ПОДХОДЫ К КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕКТИНОВ

Паттерн-распознающие лектины. Речь идет о реализации новых подходов к функциональным классификациям лектинов и лектин-подобных белков на основе прежних данных о ГК-специфичности лектинов как части паттерновой специфичности. Эскалация в изучении специфичности любого лектина к наборам ГК-мишеней с возрастающей по сложности организации с целью дальнейшей углубленной стандартизации лектинов должна привести к представлениям об узнавании наборов паттернов — гетерогенных/мозаичных содержащих ГК поверхностей, в том числе поверхностей надмолекулярных рецепторных и нерцепторных ансамблей. Общей для галектинов является их способность распознавать бета-структурные суперскладки типа “jelly-roll”. Важную роль играют наборы синтетических паттерновых ГК в исследовании любых лектинов. В узнавании паттернов важную роль могут играть миметические свойства ГК-компонентов паттернов, например, приближенное сходство чужеродных ЛПС, липоолигосахаридов бактерий с эндогенными антигенами мозга и других тканей человека.

Лектины как узнающие структуры могут и должны вовлекаться в функционирование сложных рецепторных каскадов узнавания, например Toll-подобных (TLR) и других рецепторов. Предполагаются активные взаимоотношения по типу “cross-talking” между системой рецепторных лектинов С-типа и TLR-системой узнавания паттернов клеточных стенок микроорганиз-

мов, между лектин-содержащими системами СКЧ и свертывания крови, между любыми прочими лектин-содержащими системами узнавания в биоценозе человека.

НАДСЕМЕЙСТВА И СУПЕРСЕМЕЙСТВА ЛЕКТИНОВ

Многие лектины способны дополнительно связывать неуглеводные лиганды без участия УСУ, что является основанием вхождения лектинов в белковые надсемейства (суперсемейства, “над” обозначает объединение по функциям сходных по структуре групп лектинов), не обязательно включающие только лектины.

В рамках функционального надсуперсемейства лектинов имеет место скоординированное участие суперсемейства лектинов С-типа и семейства галектинов с вовлечением сигналинга через L-селектин в Ig-обусловленных ответах. В пользу эволюционной закреплённости и поддержки значимости такого надсуперсемейства свидетельствуют данные о встречаемости системы гомологов MBR, галектинов, L-селектина у протохордовых.

Коллектины и пентраксины распознают паттерны ПГ и/или ЛТК.

ЛПС-связывающие белки и лектины. Растворимый укороченный антиген CD₁₄ является лектин-подобным в узнавании ЛПС-паттерна.

Пептидогликан-связывающие белки и лектины. Связывающие экспонированные в ПГ остатки D-GalNAc, например, белки из гемолимфы гусениц насекомых. Сюда относится ряд D-GlcNAc-связывающих остатки хитобиозы и хитоолигосахаридов в составе ГП и ПС фитолектинов. Могут быть объединены с нелектиновыми ПГ-паттерн-связывающими белками в функциональное суперсемейство, например, с пептидогликан-связывающим липопротеином наружной мембраны *Haemophilus influenzae*, связывающим пептидную область в ПГ.

Фимбрии типа 1 и FimH *E. coli* связывают паттерны мембраны лейкоцитов и клеток ЖКТ, фимбрии K88ab и K88ac *E. coli* распознают индивидуальные наборы паттернов.

Для лектиновых компонентов растворимых надмолекулярных ансамблей характерно ранжированное узнавание сложных ГК-паттернов, например, наборов ганглиозидов и глобозидов. Лектин-подобный gp₁₂₀ ВИЧ-1 избирательно взаимодействует через паттерн gp₄₁ с CD₄-паттерном Т-лимфоцитов человека.

Используются представления о межпаттерновом узнавании (Лахтин М. и др., 2019). CD₂ рас-

познает CD₄₃ (паттерн ГК). CD₁₄ служит рецептором узнавания паттернов ЛПС, ПГ и ЛТК, причем узнавание ускоряется вовлечением ЛПС-связывающего белка в составе антигена CD₁₄.

Фитолектины являются примером максимального разнообразия групп и семейств лектинов. Больше всего выделено и охарактеризовано лектинов из семян бобовых растений, большинство из которых относится к лектинам суперсемейства С-типа (КонА, РНА, РСА, LCA и др., см. ниже). Специфичность фитолектинов к углеводам сильно варьирует от простой, тонкой и супертонкой — к коровой и паттерновой. Возможны функциональные классификации фитолектинов — по их способности узнавать ГП, ПС, ГЛ и антигены.

Лектины вирусов. Недостаточно классифицированы, обычно — из состава оболочечных ГП. Наиболее известными лектинами вирусов являются оболочечные гемагглютинины вируса гриппа, гр ВИЧ и белки бактериофагов всех главных макросоставляющих отделов. Лектины вирусов штамма SARS-Co-2 (оригинального и его мутантов — возбудителей COVID-19) специфичны к рецепторной экзопептидазе — ангиотензинпревращающему ферменту 2 (angiotensin converting enzyme 2, ACE2, КФ 3.4.17.23) эндотелиальных клеток кровеносных сосудов человека.

(Сиаловую кислоту (Sia))—распознающие гемагглютинины со сложной специфичностью к Sia-ГК. Гемагглютинины вируса гриппа человека и животных характеризуются сложной паттерн-подобной специфичностью к поливалентным (N-ацетил-D-нейраминавая кислота (NeuNAc) и ее производные)—содержащим ГК.

D-Gal-Cer-специфичный gr₁₂₀ ВИЧ-1. Лектиновые субъединицы растворимых лектиновых ансамблей в составе формул B_nA_m (B — лектин и A — фермент). Широко распространены в природе. Углеводная специфичность B-субъединицы, как правило, известна. B-субъединица часто является D-Gal-связывающей. Изолированный лектиновый компонент этих лектиновых надполипептидных ансамблей нетоксичен и может использоваться в качестве адъювантов пищевых вакцин. Такого рода молекулы лектинов описываются формулами BA, (BA)₂, реже — (BA)₄ и полимерные формы. Встречаются формулы B₅A. B-олигомер с лектиновыми субъединицами может включать S2 и S3, специфичные к галактолипидам и ганглиозидам, соответственно. Вирусы выступают как надмолекулярные углевод-связывающие ансамбли. Эукариотические и прокариотические клетки, органеллы, фрагменты мембран как лектиновые ансамбли, специфичные к ГК и ГК-содержащим паттернам.

Ряд лектинов включает ФУО с независимыми от каталитического участка доменами сорбции на нерастворимые ПС и цитокины. К ним относятся, например, лектиновые растительные хитиназы класса I с гевеин-подобным структурным компонентом, дополнительным к каталитическому. Известно более 550 таких природных белков, содержащих около 30 типов модулей сорбции (СВМ) на нерастворимые ПС. Классифицировано около 60 типов СВМ некаталитического типа.

Цитокины с лектин-подобными УСД и УСУ. В широком смысле роль эндогенных лектинов животных рассматривается как цитокиновая, углевод-связывающие цитокины следует отнести к лектинам в качестве самостоятельного семейства.

Лектины бактерий. В значительно меньшей степени изучены и в недостаточной степени классифицированы по сравнению с лектинами животных и растений.

Пилиновые фимбриальные лектины. Фимбрии типа 1 *E. coli*; узнают паттерн-подобный набор ГП лейкоцитов с молекулярной массой (м.м.) 70–80, 100, 150 кД. FimH (D-Man/маннан-специфичный лектин) *E. coli*: узнает паттерны гликокаликса и внеклеточного матрикса клеток ЖКТ хозяина. Фимбриальные лектины K88 *E. coli*; узнают паттерн-подобный набор ГП с м.м. 25, 35, 40–42, 60, 80 кД в слизистой оболочке кишечника и ГП с м.м. 16, 23, 35, 40–70, 74, 210, 240 кД в мембранах щетинкового слоя ЖКТ. Возможно вхождение фимбриальных лектинов в суперсемейство лектинов I-типа; лектиновые домены фимбриальных адгезинов F17-G, PapGII и FimH характеризуются Ig-подобным фолдингом во вторичной структуре.

Пилиновые нефимбриальные, несубъединичные нетоксиновые лектины. Наименее изучены и мало классифицированы. Часто встречаются recombinant терапевтические лектины, в том числе слитые с УСД белки, экспрессированные в бактериях.

Непилиновые лектины поверхности бактерий. Включают лектин-подобные белки SLP поверхности бактерий, белки гликокаликса бактерий, ассоциированные с капсулами белки. Непилиновые лектины поверхности симбиотических бактерий включают лектины азотфиксирующих и пробиотических бактерий. Примеры лектинов азотфиксирующих бактерий: лектины поверхности *Azospirillum brasilense* sp7, 75; *A. lipoferum* 43, 59b, *Rhizobium leguminosarum* 252, *Paenibacillus polymyxa* 1460. Специфичные к L-Fuc (фукозе) или D-Gal (*A. brasilense*); смеси L-Ara (арабинозы), D-Man (маннозы) и глюкуроновой

кислоты (*A. lipoferum*). Лектины пробиотических штаммов бактерий (Lakhtin et al., 2011a, 2011b, 2019): лектины *Lactobacillus acidophilus*; лектины *Bifidobacterium adolescentis* MC-42 и *B. bifidum* № 1, связывающие ГК с концевыми остатками D-GalNAc или D-Man; GA1/Gal-Cer-специфичный нейтральный лектин *B. longum* SBT 2928 из культуральной жидкости; коллаген-связывающий щелочной лектин-подобный адгезин *L. fermentum* RC-14 и *L. reuteri* NCIB 11951. Лектины лактобацилл (*L. plantarum* 337D и 11/16), по-видимому, способны распознавать и связывать углеводы не только на эпителии ЖКТ хозяина, но и на собственном гликокаликсе. Это может лежать в основе межпаттернового узнавания с участием лектинов лактобацилл между паттернами гликокаликсов лактобацилл *L. acidophilus*, *L. plantarum* и эпителия ЖКТ.

Прочие непилиновые лектины поверхности бактерий, различающиеся по специфичности. Fuc(фукоза)-связывающие лектины; лектины *Pseudomonas aeruginosa* (PA-I, II), связывающие D-Man, L-Fuc, L-Gal; лектины *Streptomyces* ssp., связывающие L-Fuc, D-Man. D-GalNAc-специфичный лектин бацилл *B. thuringiensis*, устойчивый к щелочным pH, из внутриклеточных белковых включений. Глюкан-связывающие лектины: лектины поверхности стрептококков сходны по специфичности с глюкозилтрансферазами (КФ 2.4.1...) и входят вместе с ними в суперсемейство стрептококковых и клостридиальных белков с консервативным повторяющимся мотивом в С-концевой области. Sia-связывающие лектины, в том числе сиалоГЛ-связывающие; адгезины, фимбрии *E. coli*, *Neisseria subflava*, *Helicobacter pylori*, *Streptococcus suis*, *Bacillus subtilis* 316M, гемагглютинины бактерий и вирусов.

Прочие неклассифицированные лектин-подобные белки. К ним относятся дефенсины, катионные и другие антимикробные пептиды (AMP) позвоночных животных, бактериальные транспортеры углеводов, белки поверхностных слоев бактерий и бактериоцин-подобные комплексные белки и олигопептиды микроорганизмов.

Классификация лектинов по особенностям вторичной структуры

Поскольку важным свойством лектинов является их гидрофобность и амфифильность, исследованы особенности поверхности молекул наиболее типичных и хорошо охарактеризованных фитолектинов, лектинов животных и бактерий. Проведен модельный расчетный анализ 8 основных элементов вторичной структуры (Лактин и др., 2009), таких как альфа-спирали, 3_{10} -спирали, антипараллельной бета-структуры,

параллельной бета-структуры, бета-изгиба типа T_3 , остальные типы бета-изгибов, S-повороты, нерегулярная конформация лектинов и лектин-подобных белков — по результатам спектров кругового дихроизма (КД-спектров) лектинов в дальней ультрафиолетовой области и сопоставления результатов с данными литературы по КД-спектрам и рентгеноструктурного анализа (РСА) белков всех основных структурных классов. По результатам количественного содержания указанных выше элементов вторичной структуры фитолектины, лектины животных, ряд лектинов бактерий и лектин-подобные белки классифицированы на группы и подгруппы. Трехбуквенные обозначения лектинов включают название вида и слово agglutinin (A) или lectin (L).

Группа I. С выраженными бета-складчатыми полосами: фитолектины (AIA, APA-I, BPA, CAA, ConA, CSA, CSC-Ia,b; CSL, DBA, Ecol, GSA-I,IV; LCA, LOL-I, LYA, MPA, OVA, PCA, PHA-P, PLA, PNA, PSA, RPA, SBA, SJA, VFA, VVA, WFA, PTA-I, PTL, UEA-I, PRA-II), лектины беспозвоночных CRA, HPA, LPA, белки бактерий; подгруппа I-1) с варьирующим содержанием бета-параллельных, бета-антипараллельных и альфа-спиралей: I-1-1) фитолектины (BPA, CAA, CSC-Ia, CSL, MDA, PNA, VVA); I-1-2) фитолектины (AIA, CSA, DDA-I, MPA, OVA, PCA, PRA-II, PTL, RPA); I-1-3) фитолектины (APA-I, RCA-I, II); I-1-4) лектины животных (AFL, CBP30, CHL, CRA, HPA, LPA); I-1-5) фитолектины (AFA, Col, RHL, RLL).

Группа II. С варьирующим содержанием бета-изгибов “t-3” и “t-0”: II-1) фитолектины (BPA, CAA, CSC-Ia,b, CSC-II; DBA, LCA, MPA, PLA, PNA, SBA, UEA-I, VVA); II-2) фитолектины (APA-I, RCA-I, II); фитолектины и лектины животных (AFA, CBP30, CBP-C, Col, CRA, LPA, RHL).

Группа III. С варьирующим содержанием бета-поворотов “S”: III-1) фитолектины (AIA, OVA, PCA, PHA-P, PSA, PTL); III-2) фитолектины (CSA, CSC-Ia, CsC-II, PNA); III-3) фитолектины (DBA, LCA, MPA, RPA-II, SBA, UEA-I); III-4) лектины животных и фитолектины (AFA, CBP30, CBP-C, RHL, RLL); III-5) лектины животных (AFL, CRA, LPA).

Группа IV. С выраженными дисульфидными связями: фитолектины семейства Гевеина (HBA, WGA-I, II, III; UDA).

Группа V. С полипролиновой конформацией типа 2: фитолектины (DIA-I, II; STA, экстензины).

Группа VI. Со структурным компонентом лектинов С-типа: CHL, MBP-A.

Группа VII. С мотивом лектинов животных S-Лас-типа (L-14-II быка и человека; СВР30 хомья; лектин легкого крысы).

Группа VIII. С бета-складчатым периферическим расположением и бета-спирализованной бочкообразной структурой в центре: лектины бактерий и лектин-подобные белки (В-субъединица холерного токсина, термолabile токсин *E. coli*).

Группа IX. С коровой бета-складкой и парой спиралей на каждой из сторон складки. Бактериальные лектин-подобные белки: Gal-, Glc-, L-Ara (арабиноза) или Rib (рибоза)-связывающие рецепторы *E. coli* и *S. typhimurium*.

Группа X. С повторяющимся 19-членным аминокислотным мотивом короткой антипараллельной бета-структуры, соединенной с двумя бета-поворотами: лектин-подобный филаментный гемагглютинин ФНА *B. pertussis*.

Для лектинов характерна гидрофобная структура — бета-структура. Фитолектины значительно отличаются по молекулярной организации от лектинов животных, лектинов бактерий и лектин-подобных белков, что позволило расположить их в различные группы и подгруппы. Такое расположение лектинов в различных группах и подгруппах указывает на: а) потенциальную совместимость, синергизм и возможное кофункционирование в организме млекопитающих фитолектинов, поступающих с пищей или биологически активными добавками (БАДами), и лектинов хозяина (человека); б) введение в организм человека нетоксичных лектинов и их комплексов не нарушит функционирование системы собственных системных лектинов человека.

Функциональные классификации лектинов являются более поздними — надстроечными по отношению к структурным классификациям лектинов, основывающимся только на присутствии у лектинов общих структурно сходных элементов — УСД, УСУ и других (Лахтин, 1987; Lakhtin et al., 2011a, 2011b, 2021; Essentials of ..., 2022). Преимуществом функциональных классификаций лектинов является фокусирование на функционально значимых определенных областях поверхности лектинов, часто затрагивающих УСУ, и примыкающие к УСУ зоны. Установление общих особенностей функционирования лектинов животных, растений, простейших, бактерий, вирусов всегда было акцентированной задачей исследователей, позволяющей объяснить сложные процессы в биоценозах, исходя из представлений о лектиновых системах узнавания. Ближайший путь дальнейших функциональных классификаций лектинов — изучение и оценка надмолекулярных лектиновых сборок.

Это позволяет приблизиться к выяснению лектиновых механизмов межпаттернового узнавания (и его количественного контроля) — избирательного взаимодействия партнерских сложных поверхностных конфигураций, различающихся функционально и элементами вторичной структуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лектины и распознаваемые ими и связывающиеся с ними ГК играют важную защитную роль и характеризуются большим потенциалом ценных для организма человека активностей. Проведенный анализ терминов в связи с лектинами, а также подходов к их классификациям выявил ряд до сих пор до конца не решенных и спорных вопросов. Представления о лектинах неразрывно связаны с особенностями распознавания ими природных и синтетических ГК, которые способны инициировать, изменять, модулировать и переключать активности мультифункциональных лектинов при симбиотических взаимоотношениях, во врожденном иммунитете и на уровне рецепции. Лектины самостоятельно и в комплексах с ГК служат базисом для надстроечных эффекторов в растворимых и на твердых клеточных фазах в составе направленных надмолекулярных сборок. Лектины, распознаваемые ими ГК и их коммуникационный потенциал перспективны в биологии, медицине и биотехнологии. Наблюдается потребность в расширении исследований гликоконъюгатной специфичности лектинов и их систем, оценке любых комбинаций белков и их систем как лектиновых.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лахтин В.М. Лектины в исследовании белков и углеводов // Итоги науки и техники, серия Биотехнология. Т. 2. М.: ВИНТИ, 1987. 288 с.
- Лахтин В.М., Афанасьев С.С., Алешкин В.А. и др. Классификация лектинов как универсальных регуляторных молекул биологических систем // Вестник РАМН. 2009. № 3. С. 36–43.
- Лахтин В.М., Лахтин М.В., Байракова А.Л. и др. Особенности метаболомбиотиков в сравнении с метабиио-

- тиками // Гастроэнтерология Санкт-Петербурга. 2022а. № 1–2. 20 с.
- Лахтин М.В., Корсун В.Ф., Лахтин М.В. и др. Определение лектинов // Пробл. науч. мысли. 2023а. V. 2 (7). С. 18–29. ISSN 1561-6916.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=54043566>
- Лахтин М.В., Лахтин В.М., Алешкин В.А. и др. Лектины и ферменты в биологии и медицине. М.: Династия, 2010. 496 с. ISBN 978-5-98125-076-7.
- Лахтин М.В., Лахтин В.М., Алешкин В.А. и др. Распознающие гликоконъюгаты белки мукозального иммунитета человека: лектиновые системы пробиотического компартмента биотопов слизистых открытых полостей организма // Фармация. 2020а. Т. 69 (1). С. 10–16.
<https://doi.org/10.29296/25419218-2020-01-02>
- Лахтин М.В., Лахтин В.М., Афанасьев С.С. и др. Лектины и гликоконъюгаты в презентации антигенов и защите от патогенов (обзор литературы) // Клин. лаб. диагностика. 2018. Т. 63 (10). С. 619–625.
<http://dx.doi.org/10.18821/0869-2084-2018-63-10-619-625>
- Лахтин М.В., Лахтин В.М., Мелихова А.В. и др. Взаимодействия белков и гликоконъюгатов против инфекций и патогенов: ключи к применению // Изв. ГГТУ. Медицина, фармация. 2022б. № 1. С. 13–18. ISSN 2687-1521.
- Лахтин М.В., Лахтин В.М., Миронов А.Ю. и др. Лектиновые суперсистемы человека с пробиотическим и защитным действием // Клин. лаб. диагностика. 2020б. Т. 65 (4). С. 231–238.
<http://dx.doi.org/10.18821/0869-2020-65-4-231-238>
- Лахтин М.В., Лахтин В.М., Миронов А.Ю. и др. Лектиновые популяции НК-клеток против вирусассоциированных опухолей (обзор литературы) // Клин. лаб. диагностика. 2019. Т. 64 (5). С. 314–320.
<http://dx.doi.org/10.18821/0869-2084-2019-64-5-260-264>
- Лахтин М.В., Лахтин В.М., Миронов А.Ю., Алешкин В.А. Лектины и гликаны в регуляции системы комплемента человека (обзор литературы) // Клин. лаб. диагностика. 2023б. Т. 68 (5). С. 285–291.
- Caballero G.G., Beckwith D., Shilova N.V. et al. Influence of protein (human galectin-3) design on aspects of lectin activity // Histochem. Cell Biol. 2020. V. 154 (2). P. 135–153.
<https://doi.org/10.1007/s00418-020-01859-9>
- Cummings R.D. Stuck on sugars — how carbohydrates regulate cell adhesion, recognition, and signaling // Glycoconjugate J. 2019. V. 36 (4). P. 241–257.
<https://doi.org/10.1007/s10719-019-09876-0>
- Essentials of glycobiology (Internet). 4th ed. // Chapter 28. Discovery and classification of glycan-binding proteins / Eds A. Varki, R. D. Cummings, J. D. Esko et al. Cold Spring Harbor (NY): Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2022.
- Feinberg H., Jégouzo S.A.F., Lasanajak Y. et al. Structural analysis of carbohydrate binding by the macrophage mannose receptor CD206 // J. Biol. Chem. 2021. V. 296. P. 100368.
<https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100368>
- Gabius H.J., Cudic M., Diercks T. et al. What is the sugar code? // Chembiochem. 2022. V. 23 (13). P. e202100327.
<https://doi.org/10.1002/cbic.202100327>
- Jégouzo S.A.F., Nelson C., Hardwick T. et al. Mammalian lectin arrays for screening host-microbe interactions // J. Biol. Chem. 2020. V. 295 (14). P. 4541–4555.
<https://doi.org/10.1074/jbc.RA120.012783>
- Krautter F., Iqbal A.J. Glycans and glycan-binding proteins as regulators and potential targets in leukocyte recruitment // Front. Cell Dev. Biol. 2021. V. 9. Art. 624082.
<https://doi.org/10.3389/fcell.2021.624082>
- Lakhtin M., Lakhtin V., Alyoshkin V., Afanasyev S. Lectins of beneficial microbes: system organization, functioning and functional superfamily // Benefic. Microb. 2011a. V. 2 (2). P. 155–165.
<http://dx.doi.org/10.3920/BM2010.0014>
- Lakhtin M.V., Lakhtin V.M., Aleshkin V.A., Afanasyev S.S. Metabolite multiprobiotic formulas for microbial health // Oral health by using probiotic products / Ed. R. Mahmoudi. L., United Kingdom: InTech, 2019. P. 71–91.
<http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.86449>
- Print ISBN 978-1-83968-139-4; Online ISBN 978-1-83968-140-0; eBook (PDF) ISBN 978-1-83968-141-7
- Lakhtin V., Lakhtin M., Alyoshkin V. Lectins of living organisms. The overview // Anaerobe. 2011b. V. 17 (6). P. 452–455.
<https://doi.org/10.1016/j.anaerobe.2011.06.004>
- Lakhtin V.M., Lakhtin M.V., Davydkin V.Yu. et al. Enzybiotics with lectin properties and lectinbiotics with enzyme activities — multifunctional modulators of communications in organism: fundamentals and unlimited potential in food industry, biosensors and medicine // Eur. J. Biol. Biotechnol. (EJBIO). 2021. V. 2 (1). P. 38–46.
<https://doi.org/10.24018/ejbio.2021.2.1.150>
- Sharon N. Lectins. Netherlands: Springer, 2012. 127 p. ISBN 9401060290, 9789401060295
- Tuzikov A., Chinarev A., Shilova N. et al. 40 years of glycopolyacrylamide in glycobiology // Glycoconjugate J. 2021. V. 38 (1). P. 89–100.
<https://doi.org/10.1007/s10719-020-09965-5>

The Potential of Lectins and their Recognized Glycoconjugates in the Human Body

**M. V. Lakhtin, V. M. Lakhtin, A. Yu. Mironov*, V. A. Aleshkin,
S. S. Afanasyev, S. Yu. Kombarova**

Gabrichovsky Moscow Research Institute of Epidemiology and Microbiology, Rosпотребнадзор, Moscow, Russia

**e-mail: andy.60@mail.ru*

The modern concepts of lectins and glycoconjugates binding to them, the features and patterns of their interaction, the protective role and potential in the human body are summarized. The analysis of terms, approaches to classifications of lectins is carried out. The features of natural and synthetic glycoconjugates, recognized and bound by lectins, in symbiotic relationships, in innate immunity at the reception level are emphasized. The levels of specificity of lectins are considered. There is a need to expand research on the glycoconjugate specificity of lectins and their systems, to assess the communication potential of glycoconjugates in relation to any protein combinations and systems as lectins. The participation of lectin and glycoconjugate systems in signal transmission and communication is noted. Lectins manifest themselves as basic for superstructure glycoconjugate effectors in soluble and solid cell phases in cascade directed assemblies forming the interactome network. Lectins and glycoconjugates, as inextricably co-functioning, are promising in biology, medicine and biotechnologies.

Keywords: lectins, glycoconjugates, definitions, classifications, specificities, recognition systems

УДК 575.21

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА КОПЫТНЫХ ЖИВОТНЫХ, ОБИТАЮЩИХ В АРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЕ

© 2024 г. К. А. Лайшев¹*, Ю. А. Столповский²**, А. А. Южаков¹, М. Т. Семина²

¹Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

* e-mail: layshev@mail.ru

** e-mail: stolpovsky@mail.ru

Поступила в редакцию 25.09.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 24.10.2023 г.

Генетический потенциал копытных животных Арктической зоны РФ богат и разнообразен, но требует современных методов исследования. Применение генетических систем позволяет изучить геном животных, определить состояние генетического разнообразия вида, предложить разумные пути поддержания уровня гетерозиготности у одомашниваемых животных, целенаправленно получать особей, которые наделены необходимыми человеку признаками. Анализ генофондов и их структуры интересен как для современной селекции и природоохранной генетики, так и может быть востребован в будущем при планировании развития животноводства в Арктической зоне на десятилетия вперед. Уникальные адаптационные возможности животных к суровым условиям Крайнего Севера открывают широкие возможности для их рационального использования. Северный олень, овцебык и снежный баран являются важнейшими компонентами высокоширотных экосистем, в которых практически не могут обитать другие виды копытных. Таким образом они представляют собой большую научную и практическую ценность в деле сохранения агроразнообразия в Арктической зоне РФ.

Ключевые слова: Арктическая зона РФ, копытные животные, генетический потенциал

DOI: 10.31857/S0042132424010024, **EDN:** RYFBIG

ВВЕДЕНИЕ

Северное оленеводство является ведущей сельскохозяйственной отраслью традиционного природопользования в Арктической зоне РФ.

В настоящее время большое внимание уделяется исследованиям, связанным с Арктическими территориями РФ. Несомненно, в первую очередь они связаны с охраной территории, с разведкой и добычей полезных ископаемых, развитием Северного морского пути (Сапожникова и др., 2022). В то же время следует отметить, что решение периодически возникающих экологических проблем, вопросы рационального использования природных ресурсов и сохранения отраслей традиционного природопользования, повышения жизненного уровня коренных малочисленных народов Крайнего Севера и особенно вопросы продовольственной безопасности территории так же актуальны и требуют конкретных решений.

Проблему сохранения генетических ресурсов местных пород и сортов растений мировое сообщество тесно связывает с необходимостью сохранения культурных традиций, биологизацией сельского хозяйства, с продовольственной безопасностью, устойчивым развитием сельского хозяйства и агро-, экolandшафтов в мире и в его отдельных регионах, а также качеством жизни в целом (<http://www.fao.org>; Столповский и др., 2013).

В то же время некоторые авторы отмечают, что для обеспечения возрастающих потребностей в продукции животного происхождения, особенно мяса и мясопродуктов, требуется увеличение их производства, однако решение этой задачи связано с рядом проблем, одной из которых является ограниченность генетических ресурсов (Багиров и др., 2009; Савельева, 2013; Fuglie, 2004; Regmi et al., 2008).

В.А. Багиров с соавт. (Багиров и др., 2009, 2018) считают, что прогресс в животноводстве

возможен при наличии в популяции генетического разнообразия, при наличии генотипов, адаптированных к конкретным условиям. Сохранение сельскохозяйственных животных и их рациональное использование — стратегические и наиважнейшие задачи в животноводстве — это задачи федерального уровня. Одним из путей рационального ведения животноводства является создание новых источников животноводческой продукции, а также вовлечение в сельскохозяйственное производство ресурсов дикой фауны (Столповский и др., 2022).

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ЖИВОТНЫХ АРКТИКИ

При рассмотрении вопроса оценки генетического потенциала копытных, обитающих в Арктической зоне РФ, и перспективах его использования, следует определить два направления:

1. Развитие генетического потенциала domesticированных видов животных, которое в основном представлено оленеводством.
2. Сохранение и рациональное использование генетического потенциала основных видов крупных копытных животных дикой фауны.

Домашний северный олень

Домашнее оленеводство оказывает существенное влияние на формирование продоволь-

ственной базы Арктической зоны РФ, особенно в автономных округах (рис. 1).

При этом оленеводство следует рассматривать не только как исторически сложившуюся отрасль в северном хозяйстве природопользования, но и как форму сохранения уникальных северных этносов.

В 2022 г. насчитывалось около 1.7 млн голов домашних северных оленей. Наибольшее количество животных было зафиксировано в Ямало-Ненецком автономном округе (700 тыс. гол.), далее в Ненецком автономном округе (175.5 тыс. гол.), республике Саха (Якутия) (171 тыс. гол.) и Чукотском автономном округе (145 тыс. гол.).

Оценивая природный потенциал поголовья северных оленей в Арктической зоне РФ с учетом оленеемкости пастбищ, возможность увеличения поголовья животных составляет более 460 тыс. особей. Особенно большие перспективы увеличения поголовья домашних оленей имеются в Магаданской обл., Республике Саха (Якутия), Чукотском автономном округе и Эвенкийском муниципальном районе Красноярского края.

Оценивая генетический потенциал домашнего оленеводства, стоит напомнить, что в Минсельхозе СССР в 1985 г. утверждены четыре породы.

Ненецкая порода — оленей разводят на территории Мурманской, Архангельской, Тюменской областей, Коми АССР, Красноярского края (Таймырский автономный округ) (рис. 2).



Рис. 1. Стадо домашних оленей на Ямале (Фото К. А. Лайшева).

Чукотская порода — разводят на территории Магаданской обл. (Чукотский автономный округ), Камчатской обл., Республики Саха (Якутия).

Эвенская порода — разводят на территории Республики Саха (Якутия), Магаданской и Камчатской областей.

Эвенкийская порода — разводят на территории Красноярского края (Эвенкийский муниципальный район), Хабаровского края, Республики Саха (Якутия), Тувинской, Бурятской, Иркутской, Читинской, Амурской, Сахалинской областей.

Более детальный анализ краниологических и морфологических признаков позволяет внутри пород выделить экотипы. Так, например, в ненецкой породе можно говорить о пяти экотипах: кольском, печерском, ямальском, колымском, таймырском. В чукотской породе может быть выделен экотип харгин; в эвенской — тундровый и горно-таежный; в эвенкийской — эвенкийский, охотский, тофаларо-тувинский (Южаков и др., 2018, 2023).

Генетическая уникальность каждой породы обусловлена ее структурой и адаптивностью к агроклиматическим условиям разведения. Для

изучения генофондов северных оленей использовались различные генетические маркеры.

Одними из первых были исследованы белки и изоферменты крови с помощью которых был проведен геногеографический анализ (Шубин, 1969; Шубин, Ефимцева, 1988; Бороздин и др., 1989). Полученная информация позволила определить направление и интенсивность пространственно-временного течения эволюционного процесса для северного оленя.

Изучение митохондриального генома северного оленя проводилось как для изучения доместики и породного разнообразия, так и в рамках экологических и историко-демографических исследований расселения *R. tarandus*. По отдельным митохондриальным маркерам было изучено генетическое разнообразие северных оленей в северных территориях как европейской, так и азиатской части России (Харзинова и др., 2015, 2019; Доцев и др., 2020; Столповский и др., 2020; Додохов и др., 2020; Соловьева и др., 2022а, 2022б).

В настоящее время проводятся исследования генетического разнообразия ядерного генома пород и подвидов северного оленя. Проведено полногеномное секвенирование (Li et al., 2017; Weldenegodguad et al., 2020).



Рис. 2. Важенка с теленком ненецкой породы (Фото К. А. Лайшева).

Наиболее перспективное и важное направление в генетике северного оленя — поиск ассоциаций генотипа и фенотипа. Активное исследование данных направлений стало возможным благодаря открытию так называемого ОНП (однонуклеотидного полиморфизма или SNP, single nucleotide polymorphism). Считается, что за последние 40 лет открытие SNP является одним из крупных достижений в области молекулярной генетики. Создание панели SNP-маркеров, ассоциированных с хозяйственно значимыми признаками, повысит эффективность селекционно-племенной работы в оленеводстве (Семина и др., 2022; Кошкина и др., 2022; Крутикова, Пегливанян, 2023).

Точные знания о генетической специфичности популяции необходимы для выбора селекционной стратегии, для улучшения продуктивных качеств пород и для создания селекционно-племенных программ для каждого выделенного экотипа.

Например, на Нарьян-Марской сельскохозяйственной опытной станции на основании изучения межмикросателлитной последовательности ДНК у молодняка и взрослых особей оленей Малоземельской тундры и о. Колгуев была проведена сравнительная оценка внутригруппового и внутрипопуляционного полиморфизма ДНК и уровня гетерозиготности. Установлено, что, несмотря на относительно высокий уровень сходства отдельных особей по исследованным участкам ДНК, значения этого показателя свидетельствуют о существенном генетическом разнообразии соответствующих микросателлитных локусов у оленей, что дает возможность использовать оленей о. Колгуев для прилития крови оленям Малоземельской тундры и контролировать генетическое разнообразие и инбридинг, что, в свою очередь, обеспечивает устойчивое разведение популяций (Южаков и др., 2018; Романенко и др., 2020; Крутикова, Пегливанян, 2023).

Для изучения генетической дифференциации и филогении пород и популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) разработана тест-система, основанная на мультиплексном ПЦР-анализе 16 высокополиморфных STR-маркеров: Rt6, BMS1788, Rt30, Rt1, Rt9, FCB193, Rt7, BMS745, C143, Rt24, OheQ, C217, C32, NVHRT16, T40 и C276. С помощью разработанной тест-системы исследованы 397 животных из 11 выборок, четыре из которых относятся к диким формам северного оленя, а остальные представляют ненецкую, эвенскую и эвенкийскую породы, разводимые в различных климатических зонах РФ. Для 16 микросателлитных локусов идентифицировано 204 аллеля, некоторые из них могут счи-

таться породо-специфичными. Статистический анализ микросателлитных данных показал, что разработанная тест-система является эффективным инструментом для идентификации domesticированных и диких форм северного оленя, тестирования породной принадлежности животных и определения миграционных потоков вида на обширной территории их обитания.

Выявлены существенные межпородные различия в современных популяциях северных оленей. В целом, в domesticированных популяциях оленей наблюдается снижение общего уровня генетического разнообразия, возможно, это последствия снижения численности и увеличения уровня изоляции (Столповский и др., 2020).

Дикий северный олень

Дикий северный олень (*Rangifer tarandus tarandus*) — наиболее массовый вид копытных в Арктике. Наибольшее количество диких северных оленей обитает на Таймыре. Численность таймырской популяции в начале XXI в. достигала около 1 млн гол. и имела огромное хозяйственное значение. За 35 лет ее эксплуатации было изъято более 1.9 млн гол. (рис. 3).

В настоящее время из-за комплекса абиотических и биотических факторов (чаще всего это связано с бесконтрольной добычей и промышленным освоением территорий) численность диких копытных в регионе сократилась и составляет немногим более 200 тыс. особей (Якушкин и др., 2001; Колпашиков и др., 2003; Кочкарев и др., 2018; Бондарь, Колпашиков, 2019б). Численность диких северных оленей в других регионах Арктической зоны РФ существенно меньше за исключением Чукотского автономного округа и северных районов Республики Саха (Якутия) (Кривошапкин, 2019; Слепцов, Жондоров, 2023; Давыдов и др., 2023).

Генетические исследования по диким северным оленям в целом связаны с изучением характеристики современного состояния генетического разнообразия популяций дикого северного оленя, обитающих на территории Арктической зоны РФ, с разработкой тест-систем для идентификации domesticированных и диких форм северного оленя, с определением миграционных потоков вида на обширной территории их обитания.

Д.А. Баранова с соавт. (Баранова и др., 2012) провели анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей фрагмента контрольного региона мтДНК для оценки генетического разнообразия дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*), населяющего европейскую часть России, включая Республику Коми, Архангельскую,



Рис. 3. Стадо диких северных оленей на Таймыре (Фото В. А. Куксова).

Мурманскую области и Карелию. Филогенетический анализ показал близкое родство европейских северных оленей с дикими северными оленями Сибири, а у северных оленей из Мурманской обл. был описан общий гаплотип с дикими северными оленями, населяющими Юго-Западную Норвегию. Предполагается, что дикие северные олени Европейского Севера России в недавнем прошлом составляли единую популяцию с оленями, населявшими север азиатской части Евразии. Д.А. Соловьева с соавт. (Соловьева и др., 2022а) изучили характеристику современного состояния генетического разнообразия пород домашнего оленя и популяций дикого северного оленя, обитающих на территории Республики Саха (Якутия), с использованием STR-маркеров и отметили, что в структуре генетического дерева четко выделяются два кластера: дикие и домашние группы северного оленя, а полученные результаты могут быть полезны при разработке научно-обоснованных программ по сохранению дикого северного оленя.

Ю.А. Столповский с соавт. (Столповский и др., 2020) по результатам своих исследований генофондов диких и одомашненных оленей сделали вывод, что более 70% уникального ал-

лелофонда сосредоточены в диких популяциях северных оленей.

Популяции диких северных оленей — это уникальный генетический материал, который можно использовать в природоохранных и хозяйственных целях. Исследования генофондов диких северных оленей позволит оценить степень родства и/или изолированности внутривидовых группировок. Выяснение популяционно-генетической структуры дикого северного оленя России важно для разработки стратегии управления и сохранения ресурсов этого вида.

Овцебык

Овцебык (*Ovibus moschatus*) — с одной стороны, это сравнительно новый вид для Арктической зоны РФ, с другой — восстановленный, ранее живший на Таймыре вид копытных животных (рис. 4).

Реакклиматизация овцебыка началась в 1970-х гг. прошлого столетия. В 1974 г. на Восточный Таймыр и о. Врангеля выпустили 50 овцебыков, завезенных из Канады и США. Цель интродукции овцебыков на Таймыр и о. Врангеля — создание места накопления племенного материала для последующего расселения в тун-



Рис. 4. Стадо овцебыков на Таймыре (Фото В.И. Кирпиченко).

дровые зоны Российской Арктики, чтобы заполнить пустующую экологическую нишу крупными копытными животными (Якушкин, 1998; Якушкин и др., 2012).

За 50 лет реадaptации вида численность овцебыков в различных регионах РФ выросла более чем в 180 раз и составляет в настоящее время 9,07 тыс. особей (Бондарь, Колпашиков, 2019а; Борисюк, 2019; Корякина, 2021).

По данным некоторых исследователей, через 10 лет при среднегодовом приросте популяции 19% и ежегодном изъятии 2% численность овцебыков достигнет 20 тыс. особей. Расчеты показывают, что при изъятии за 10 лет 2,0 тыс. животных общая стоимость только мясной продукции будет составлять 40 млн руб. (Попов, 2019; Мишуков и др., 2020).

Следует особо отметить, что овцебык — единственное копытное животное, которое оседло живет в самых бесплодных районах Арктики. В ее отдельных регионах травянистой растительностью покрыто всего 12–15% поверхности земли, а запасы кормов составляют 2,8–7,0 ц/га. Стоит напомнить, что усвояемость корма у овцебыка в пять раз выше, чем у крупного рогатого скота, поэтому использование генетического потенциала овцебыка в гибридизации перспек-

тивно и необходимо (Якушкин, 1998; Якушкин и др., 2012; Бондарь, Колпашиков, 2019а).

Генетические исследования по овцебыку немногочисленны, что в первую очередь связано со сложностью отбора биологического материала.

Н.В. Гордеева с соавт. (Гордеева и др., 2009) провели оценку генетического разнообразия в микросателлитных локусах (ожидаемая гетерозиготность и число аллелей на локус) у интродуцированных овцебыков. Показатели генетического разнообразия оказались довольно высокими для популяций, образовавшихся от незначительного числа особей-основателей. Последствия генетического дрейфа оказались не так значительны, как можно было ожидать, очевидно благодаря высокой скорости мутирования нейтральных микросателлитных локусов и быстрому росту образовавшихся популяций.

Н.В. Бардуков с соавт. (Бардуков и др., 2011) выполнили сравнительный анализ трех популяций овцебыков, обитающих в Восточной Гренландии, на п-ве Таймыр и о. Врангеля по двум типам молекулярно-генетических маркеров — ISSR-PCR и IRAP-PCR. Обнаружены отличия; так данные по ISSR-PCR соответствовали истории происхождения популяций, степени близкородственных скрещиваний, однако полиморфизм

IRAP-PCR-маркеров оказался наибольшим у реинтродуцированных групп по сравнению с исходной популяцией.

М.И. Соколова и С.С. Кузьмина (Соколова, Кузьмина, 2020) отмечали, что активно ведутся работы по изучению генома овцебыка, проведен хромосомный анализ современных и вымерших овцебыков внутри вида, степень их родства, при этом до сих пор не разрешен вопрос: от какого подсемейства произошел овцебык, от подсемейства бычьих или от подсемейства козьих? В связи с последними достижениями науки, развитием технологий, созданием новых методик изучения ДНК этот спорный вопрос решается.

Дальнейшие наблюдения за популяционно-генетическими изменениями популяций овцебыков в ходе освоения Севера России помогут лучше представить микрореволюционные процессы, действующие в природных популяциях, позволят оптимизировать методику расселения овцебыка в Арктической зоне РФ, выявить хозяйственно-полезные гены, которые можно будет использовать в селекционно-племенной работе на других видах животных.

Снежный баран

Снежный баран (*Ovis nivicola*) — один из редких видов копытных в Северной Азии. В настоящее время по современной классификации различаются четыре подвида снежного барана (путоранский, чукотский, якутский и корякский), причем первые два относятся к особо охраняемым “краснокнижным” видам (рис. 5).

Ареал обитания снежного барана на западе охватывает плато Путорана, на востоке его граница доходит до Чукотского автономного округа. Как уникальный представитель копытных животных, адаптированный к обитанию в экстремально жестких условиях высокогорий Крайнего Севера, снежный баран имеет особую значимость. В настоящее время обширные малопродуктивные территории высокоширотных горных ландшафтов плато вовлечены в хозяйственный оборот лишь посредством промысловой эксплуатации таймырской популяции диких северных оленей. При восстановлении численности в отдельных регионах снежный баран может стать перспективным объектом охоты, что позволит получать продукцию от еще одного представителя фауны копытных животных Заполярья. Помимо хозяйственной ценности снежного барана, следует подчеркнуть важность экологической роли вида в горных биоценозах Крайнего Севера. Некоторые ученые справедливо отмечают, что снежный баран, являясь единственным крупным растительноядным млекопитающим, круглогодично

используя кормовые ресурсы верхних поясов гор, играет важную роль в энергетическом обмене между различными трофическими уровнями биоценозов (Железнов, 1975; Ларин, 1984; Филь, Мосолов, 2010; Дунайцева, 2020; Сипко, Поярков, 2021; Бондарь, 2023).

О необходимости сохранения и рациональном использовании генетических ресурсов снежного барана писали Ш.Н. Насибов с соавт. (Насибов и др., 2010), которые отмечали, что создание криобанка семени снежного барана — надежный способ резервирования генетических ресурсов, который обеспечит дальнейшее рациональное его использование с целью получения новых высокопродуктивных селекционных форм сельскохозяйственных животных с использованием методов отдаленной гибридизации.

В.А. Багиров с соавт. (Багиров и др., 2016) представили исследования, посвященные характеристике генетического разнообразия снежного барана и сохранению его генофонда в пределах крупнейшего очага распространения — горных экосистем Республики Саха (Якутия). Представлены первые результаты исследований по созданию новых высокопродуктивных селекционных форм посредством межвидовой гибридизации снежного барана с домашними овцами.

Т.Е. Денискова с соавт. (Денискова и др., 2018) по 17 микросателлитным локусам изучили генетическую характеристику аллелофонда четырех групп якутского подвида снежного барана (*Ovis nivicola lydekkeri*), обитающих в различных частях Верхоянской горной цепи: Хараулахский хребет, хребет Орулган, хребты Центрального Верхоянья, хребет Сунтар-Хаята. Обнаружен значительный дефицит гетерозигот во всех группах и показана дифференциация изучаемых групп в соответствии с их географическим происхождением.

А.В. Доцев с соавт. (Доцев и др., 2022) с помощью полногеномного анализа исследовали генетическое разнообразие 13 популяций снежного барана. Результаты генотипирования позволили выявить популяции снежного барана, которые являются обособленными, а также популяции, образованные в результате смешения соседних групп.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении следует сказать, что генетический потенциал копытных животных Крайнего Севера богат и разнообразен, но, к сожалению, мало изучен. Его, несомненно, необходимо исследовать. Существует большой интерес к использованию ДНК-технологии для изучения



Рис. 5. Снежные бараны в Путоранах (Фото А. Волкова).

диких и одомашниваемых животных Севера. Применение генетических систем позволяет изучить геном животных, определить состояние генетического разнообразия вида, предложить разумные пути поддержания уровня гетерозиготности у одомашниваемых животных, целенаправленно получать особей, которые наделены желательными для человека признаками.

Анализ описанных выше генофондов их структуры интересен как для современной селекции и природоохранной генетики, так и может быть востребован в будущем при планировании развития животноводства в Арктической зоне на десятилетия вперед. Уникальные адаптационные возможности животных к суровым условиям Крайнего Севера открывают широкие возможности по их рациональному использованию. Северный олень, овцебык и снежный баран являются важнейшими компонентами высокоширотных экосистем, в которых практически не могут обитать другие виды копытных, таким образом они представляют собой большую научную и практическую ценность в деле сохранения агроразнообразия в Арктической зоне РФ. В настоящее время крайне важно создать национальную программу поддержки арктических генофондов, глобальный план действий по

исследованию генетических ресурсов животных Севера.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 22-16-00062, а также в рамках государственных заданий Минобрнауки РФ “Генетические технологии в биологии, медицине и сельском хозяйстве” — 122022600162-0 и “Изучение генофондов сельскохозяйственных животных” (16.11.2016) — ААА-А-16-116111610182-7.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Багиров В.А., Эрнст Л.К., Насибов Ш.Н. и др. Сохранение биоразнообразия животного мира и использование

- отдаленной гибридизации в животноводстве // До-
стижения науки и техники АПК. 2009. № 7. С. 54–56.
- Багиров В.А., Иолчиев Б.С., Волкова Н.А. и др. Использо-
вание генетических ресурсов дикой фауны для по-
вышения генетического разнообразия // Актуальная
биотехнол. 2028. № 3 (26). С. 209–213.
- Багиров В.А., Охлопков И.М., Зиновьева Н.А. и др. Снеж-
ный баран Якутии: генетическое разнообразие и
пути сохранения генофонда Дубровицы: ФИЦ ВИЖ
им. Л.К. Эрнста, 2016. 272 с.
- Баранова А.И., Холодова М.В., Давыдов А.В., Рожков Ю.И.
Полиморфизм контрольного региона мтДНК диких
северных оленей европейской части России *Rangifer
tarandus* (Mammalia: Artiodactyla) // Генетика. 2012. Т.
48 (9). С. 1098–1104.
- Бардуков Н.В., Сипко Т.П., Глазко В.И. ISSR-PCR- и
IRAP-PCR-маркеры в оценках генетической струк-
туры реинтродуцированных популяций овцебыков
на севере России // Изв. Тимирязевской сельскохоз.
академии. 2011. № 6. С. 136–143.
- Бондарь М.Г. Толстороги плато Путорана // Наука из
первых рук. 2023. № 1 (96). С. 78–99.
- Бондарь М.Г., Колпащиков Л.А. Современные данные о
структуре популяции овцебыка на полуострове Тай-
мыр // Млекопитающие России: фаунистика и во-
просы териогеографии. 2019а. С. 34–37.
- Бондарь М.Г., Колпащиков Л.А. Таймырская популяция
дикого северного оленя в изменяющихся условиях
среды обитания // Науч. вестн. Арктики. 2019б. № 6.
С. 8–15.
- Борисюк В.Н. Реинтродукция овцебыка в Ямало-Ненец-
ком автономном округе // Науч. вестн. Арктики.
2019. № 6. С. 15–19.
- Бороздин Э.К., Мухачев А.Д., Савадерева Л.Ф. Проблема
генетики в северном животноводстве // Совершен-
ствование технологии и повышение экономической
эффективности северного животноводства. Ново-
сибирск: ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. МЗНИИСХ СВ,
1989. С. 45–49.
- Гордеева Н.В., Сипко Т.П., Груздев А.Р. Изменчивость
микросателлитной ДНК в популяциях овцебыков
Ovibos moschatus, акклиматизированных на Севере
России // Генетика. 2009. Т. 45 (7). С. 932–940.
- Давыдов А.В., Моргунов Н.А., Чугреев М.К., Ткачева И.С.
Северные олени Крайнего Северо-Востока России // Вестн. АПК Верхневолжья. 2023. № 2 (62). С. 12–19.
- Денискова Т.Е., Доцев А.В., Охлопков И.М. и др. Характе-
ристика генетической структуры снежного барана
(*Ovis nivicola lydekkeri*) Верхоянской горной страны // Генетика. 2018. Т. 54 (3). С. 342–348.
- Додохов В.В., Павлова Н.И., Калашишникова Л.А. Полимор-
физм микросателлитных локусов ДНК у оленей чу-
котской породы // Аграр. науч. журн. 2020. № 9. С.
49–53.
- Доцев А.В., Харзинова В.Р., Шимит Л.Д.О. и др. Генети-
ческая оценка изолированной популяции северного
оленя (*Rangifer tarandus*) из Тувы, Россия // Журн. зо-
отехн. 2020. Т. 98 (С4). С. 238–239.
- Доцев А.В., Родионов А.Н., Денискова Т.Е. и др. Полноге-
номный SNP-анализ структуры популяции и генети-
ческого разнообразия снежного барана (*Ovis nivicola*)
// Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные
проблемы териологии (XI съезд Териологического
общества при РАН) / Мат. конф. с международным
участием Общества териологов РАН, 14–18 марта
2022 г., Москва, ИПЭЭ РАН). М.: КМК, 2022. 98 с.
- Дунайцева П.Д. Особенности биологии и экологии *Ovis
nivicola* // Молодежь XXI века: образование, нау-
ка, инновации / Мат. IX Всерос. студенческой на-
уч.-практ. конф. с международным участием. Ново-
сибирск, 02–04 декабря 2020 г. Новосибирск:
Новосибирский ГПУ, 2020. С. 210–211.
- Железнов Н.К. Снежный баран Чукотки // Тр. ВСХИЗО.
М. 1975. Вып. 104. С. 67–74.
- Колпащиков Л.А., Якушкин Г.Д., Кокорев Я.И., Михайлов В.В.
Современное состояние таймырской популяции
диких северных оленей (проблемы рационально-
го использования ресурсов, мониторинг, прогноз
численности) // Таймыр: биологические ресурсы и
перспективы их использования / Таймыр. Мат. меж-
дунар. науч.-практ. конф. “Биологические ресурсы
Таймыра и перспективы их использования”. СПб.;
Дудинка, 05–08 августа 2003 г. 2003. С. 52–59.
- Корякина Л.П. Интродукция овцебыка в Якутии // Ин-
новации в природообустройстве и защите в чрезвы-
чайных ситуациях / Мат. VIII междунар. науч.-практ.
конф. “Инновации в природообустройстве и защите
в чрезвычайных ситуациях”. Саратов, 21–22 апреля
2021 г. Саратов: Амирит, 2021. С. 507–510.
- Кочкарев П.В., Колпащиков Л.А., Кочкарев А.П. Динамика
популяций диких северных оленей (*Rangifer tarandus*)
тундрной и лесной формы на севере Красноярского
края, факторы и риски // Вестн. охотоведения. 2018.
Т. 15 (4). С. 266–270.
- Кошкина О.А., Соловьева А.Д., Денискова Т.Е. и др. Изуче-
ние генетического разнообразия домашних и диких
популяций северного оленя (*Rangifer tarandus* L.,
1758) с использованием маркеров ядерного и мито-
хондриального геномов // Сельскохоз. биол. 2022. Т.
57 (6). С. 1101–1116.
- Кривошапкин А.А. Современное состояние тундровых
популяций дикого северного оленя в Якутии // Ар-
ктический вектор: стратегия развития / Мат. II-й на-
уч.-практ. конф. Якутск, 22 мая 2019 г. Редколлегия:
И.В. Самсонова [и др.]. Якутск: Академия наук Ре-
спублики Саха (Якутия), 2019. С. 176–177.
- Крутикова А.А., Пегливанян Г.К. Анализ полиморфизма
гена *BMP2* костного морфогенетического белка-2 у
северных оленей // Междунар. вестн. ветеринарии.
2023. № 2. С. 161–170.
- Ларин В.В. Некоторые особенности биологии снежного
барана гор Путорана // Охрана живой природы. М.,
1984. С. 81–82.
- Мишуков И.О., Павлов П.М., Сипко Т.П. Овцебыковод-
ство как элемент комплексного развития Арктики // Глобальные проблемы Арктики и Антарктики / Сб.
науч. мат. Всерос. конф. с междунар. участием, по-

- священной 90-летию со дня рождения акад. Николая Павловича Лавёрова, Архангельск, 02–05 ноября 2020 г. 2020. С. 1097–1102.
- Насибов Ш.Н., Багиров В.А., Кленовицкий П.М. и др. Сохранение и рациональное использование генофонда снежного барана // Достижения науки и техники АПК. 2010. № 12. С. 63–65.
- Попов А.Л. Овцебык в Арктической зоне Республики Саха (Якутия) и перспективы его использования в социально-экономическом развитии региона // Арктический вектор: стратегия развития / Мат. II-й науч.-практ. конф. Якутск, 22 мая 2019 г. Якутск: Академия наук Республики Саха (Якутия), 2019. С. 183–187.
- Романенко Т.М., Харзинова В.Р., Лайшев К.А. Сравнительная характеристика микропопуляций северных оленей ненецкой породы малоземельской тундры НАО // Генетика и разведение животных. 2020. № 2. С. 37–43.
- Савельева А.В. Роль продовольственной проблемы в современной мировой экономике // Эконом. журн. ВШЭ. 2013. № 3. С. 524–539.
- Сапожникова О.А., Полягалова А.С., Забродина Е.Н. и др. Тренды и векторы устойчивого развития в Арктике: Арктический совет и регионы Российской Арктики // Электронная монография. В двух частях / Том. Ч. 1. Возможности привлечения повестки исследований рабочих групп Арктического совета для совершенствования механизмов охраны природы и реализации устойчивого природопользования регионов Арктической зоны Российской Федерации. М.: МГИМО МИД РФ, 2022. 339 с.
- Семина М.Т., Свищева Г.Р., Сипко Т.П. и др. Популяционная структура домашних и диких популяций северного оленя (*Rangifer tarandus*) // Генетические процессы в популяциях / Мат. науч. конф. с междунар. участием, посвященной 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН и 85-летию со дня рождения академика Юрия Петровича Алтухова. 2022. Т. 56 (12). С. 1410–1426.
- Сипко Т.П., Поярков А.Д. Снежный баран *Ovis nivicola* Eschsholtz, 1829 // Красная книга Российской Федерации. 2-ое издание. М.: ВНИИ Экология, 2021. С. 1041–1045.
- Слепцов И.И., Жондоров П.Н. О диком северном олене как ценнейшем биологическом ресурсе для жителей Крайнего Севера // Аграрная экономика Севера и образование: развитие вместе / Сб. науч. статей внутривузовской науч.-практ. конф. экономического факультета, посвященной памяти профессора, д.э.н. В.Р. Дарбасова. 2023. С. 189–192.
- Соколова М.И., Кузьмина С.С. Перспективы изучения систематической принадлежности овцебыка с помощью генетической экспертизы // Науч. обозрение. Биол. науки. 2020. № 1. С. 31–39.
- Соловьева А.Д., Харзинова В.Р., Денискова Т.Е., Зиновьева Н.А. Исследование генетической структуры домашних и диких северных оленей Республики Саха (Якутия) с использованием STR-анализа // Генетика и разведение животных. 2022а. № 3. С. 5–11.
- Соловьева А.Д., Харзинова В.Р., Доцев А.В. и др. Исследование пород северного оленя Якутии по микросателлитам // Сб. науч. трудов Краснодарского научного центра по зоотехнии и ветеринарии. 2022б. Т. 11 (1). С. 29–32.
- Столповский Ю.А. Популяционно-генетические основы сохранения генофондов доместицированных видов животных // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2013. Т. 17 (4). С. 900–915.
- Столповский Ю.А., Бабаян О.В., Каштанов С.Н. и др. Генетическая оценка пород северного оленя (*Rangifer tarandus*) и их дикого предка с помощью новой панели STR-маркеров // Генетика. 2020. Т. 56 (12). С. 1410–1426.
- Столповский Ю.А., Гостева Е.Р., Солоднева Е.В. Генетические аспекты истории развития скотоводства на территории России. М.: Акварель, 2022. 88 с.
- Филь В.И., Мосолов В.И. Снежный баран Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2010. 168 с.
- Харзинова В.Р., Гладырь Е.А., Федоров В.И. и др. Разработка мультиплексной панели микросателлитов для оценки достоверности происхождения и степени дифференциации популяций северного оленя *Rangifer tarandus* // Сельскохозяйств. биол. 2015. Т. 50 (6). С. 756–765.
- Харзинова В.Р., Доцев А.В., Соловьева А.В. и др. Изучение изменчивости микросателлитов для характеристики аллелофонда и генетической структуры домашней популяции северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) // Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии / Сб. тез. докладов 19-ой Всерос. конф. молодых ученых, посвященной памяти академика РАСХН Георгия Сергеевича Муромцева. Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, 2019. С. 109–111.
- Шубин П.Н. Генетика трансферринов северного оленя и европейского лося // Генетика. 1969. Т. 5 (1). С. 37–41.
- Шубин П.Н., Ефимцева Э.А. Биохимическая и популяционная генетика северного оленя. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1988. 103 с.
- Южаков А.А., Романенко Т.М., Лайшев К.А. Новые знания, методы и модели в разведении, экологии и эпизоотологии северных оленей. СПб.—Пушкин: АльфаМиг, 2018. 72 с.
- Южаков А.А., Мухачев А.Д., Лайшев К.А. Породы и проблемы селекции северных оленей России. М.: Наука, 2023. 165 с.
- Якушкин Г.Д. Овцебыки на Таймыре. Монография / Ред. Я.И. Кокорев. Новосибирск: Рос. акад. с.-х. наук. Сиб. отд-ние. НИИ сел. хоз-ва Крайнего Севера, 1998. 236 с.
- Якушкин Г.Д., Колпашиков Л.А., Кокорев Я.И. Размещение и численность таймырской популяции диких северных оленей в 2000 г // Научное обеспечение рационального природопользования Енисейского Севера / Сб. науч. трудов. РАСХН, Сиб. отд-ние, ГНУ НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск: Ре-

- дакционнно-полиграфическое объединение СО РАС-ХН, 2001. С. 32–37.
- Якушкин Г.Д., Кокорев Я.И., Колпацников Л.А. Природные зоны и мир животных Таймыра. Монография. Белгород: ЛитКараВан, 2012. 276 с.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. Второй доклад о состоянии мировых генетических ресурсов животных для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства. <http://www.fao.org/3/a-i6132e.pdf>.
- Fuglie K.O. Challenging the bennets law: the new economies of starchy staples in Asia // Food Policy. 2004. V. 29 (2). P. 187–202.
- Li Z., Lin Z., Ba H. et al. Draft genome of the reindeer (*Rangifer tarandus*) // GigaScience. V. 6 (12). December 2017. <https://doi.org/10.1093/gigascience/gix102>
- Regmi A., Takeshima H., Unnevehr L. Convergence in global food demand and delivery / USDA Economic research report, № 56, March 2008. 39 p.
- Weldenegodguad M., Pokharel K., Ming Y. et al. Genome sequence and comparative analysis of reindeer (*Rangifer tarandus*) in Northern Eurasia // Sci. Rep. 2020. V. 10 (1). 8980. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65487-y>

Prospects of Using the Genetic Potential of Ungulates Living in Arctic Zone

K. A. Laishev^{a, *}, Yu. A. Stolpovsky^{b, **}, A. A. Yuzhakov^a, M. T. Semina^b

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

^bVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

* e-mail: layshev@mail.ru

** e-mail: stolpovsky@mail.ru

The genetic potential of ungulates of the Arctic zone of the Russian Federation is rich and diverse, but requires modern research. The use of genetic systems makes it possible to study the genome of animals, determine the state of the genetic diversity of the species, suggest reasonable ways to maintain the level of heterozygosity in domesticated animals, purposefully obtain individuals that are necessary for humans. The analysis of the above-described gene pools of their structure is interesting both for modern breeding and environmental genetics, and may be in demand in the future when planning the development of animal husbandry in the Arctic zone for decades to come. The unique adaptive capabilities of animals to the harsh conditions of the Far North open up wide opportunities for their rational use. Reindeer, musk ox and snow sheep are the most important components of high-latitude ecosystems, in which other ungulate species can practically not live, so they are of great scientific and practical value in preserving agro-diversity in the Arctic zone of the Russian Federation.

Keywords: Arctic zone of the Russian Federation, ungulates, genetic potential

КОГНИТИВНОЕ И ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВОЛКА (*Canis lupus* L.): БАРЬЕРЫ, ПРЕПЯТСТВУЮЩИЕ ВЫЕДАНИЮ ПОПУЛЯЦИИ ЛОСЯ (*Alces alces* L.) ХИЩНИКОМ

© 2024 г. В. В. Кочетков*

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
Тверская обл., Нелидовский р-он, Заповедник, Россия

* e-mail: kvaldai@mail.ru

Поступила в редакцию 04.09.2023 г.

После доработки 22.09.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Важная составляющая жизнедеятельности животных — поведение. В статье рассмотрены две формы поведения: когнитивное, генетически закрепленное, и интеллектуальное, приобретенное как адаптация к среде обитания. Научная новизна исследования заключается в интерпретации этих форм на примере гнездостроительного, территориального и кормодобывающего поведения семей в популяционной группировке волка. Показан консерватизм когнитивного и пластичность интеллектуального, совместно обеспечивающие высокую жизнестойкость и устойчивость популяций волка в биогеоценозе. В результате сравнительного анализа было установлено, что при увеличении контактов волка с лосем (Центрально-Лесной биосферный заповедник), волка с оленем (Йеллоустонский национальный парк и юго-западная Монтана) у жертвы произошли изменения в поведении. У лосей это проявилось в повышенной настороженности, что затруднило волку приближение к жертве на расстояние для успешной атаки, а олени покинули кормные места и предпочли более безопасные местообитания с лучшим обзором для обнаружения волков — это последствия включения рефлекса естественной осторожности. Повышенная настороженность или бдительность явилась барьером от выедания жертвы хищником. Но и волк не может изменить генетически закрепленный процесс умерщвления жертвы, сменив стратегию охоты: перейдя от кратковременного преследования при неудачной атаке — к длительному.

Ключевые слова: волк, лось, когнитивное и интеллектуальное поведение, гнездостроение, территориальность, кормодобывание, эффект повышенной настороженности, консерватизм и пластичность поведения

DOI: 10.31857/S0042132424010036, EDN: RYCOJY

ВВЕДЕНИЕ

Ч. Дарвин (Дарвин, 1991) считал, что зачатки разума (способность к рассуждению — reasoning) так же присущи многим животным, как инстинкты и способность к формированию ассоциаций (то есть способность к обучению). Разницу между психикой человека и высших животных он определял как разницу “в степени, а не в качестве”.

Рассматривая особенности поведения животных, принято считать, что действия животных могут быть наследственно обусловленными (закрепленными генетически) — безусловные рефлексы (инстинкты), а также и приобретенными особями и не входящими в генетический код последних — условные рефлексы. Безусловные рефлексы могут пропадать, возникать

и меняться, но остаются характерными чертами данного вида и имеют большое значение для его популяций (Мантейфель, 1980). В определенных ситуациях условные рефлексы, например, оборонительный рефлекс на хищника, могут преобладать над безусловными, вызывая их прекращение (Павлов, 1970).

Ранее проявления способностей к рассуждению у животных принято было считать как проявление когнитивного поведения, а у человека — интеллектуального. Но четкой границы между этими типами поведения не было. А к какому типу поведения отнести “групповое опосредованное обучение” (Мантейфель, 1980)? Не углубляясь в детали различных нюансов трактовок когнитивного и интеллектуального поведений,

выделим главное отличие — когнитивное базируется на инстинктах, заложенных на генетическом уровне (например, гнездостроительное поведение), а интеллектуальное — как совокупность всех познавательных функций индивида. “Не вызывает сомнения положение о том, что любая форма поведения включает как врожденные, так и приобретенные компоненты, и важно выявить относительную роль тех и других, но решить это натуралистические наблюдения в природе не смогут” (Слоним, 1976, с. 27). Но он же констатирует, что “уже сейчас отечественная этология располагает достаточным материалом, чтобы анализировать пути формирования поведения животных в поле” (Слоним, 1976, с. 63), то есть следует понимать так: лаборатории получили материал и предоставляют исследователям применять и интерпретировать его в полевых условиях.

Исследования этих процессов в лаборатории и в природных условиях не только углубили знания, но и выявили несоответствие полученных результатов. Поэтому было решено разделить понятия “этология” — изучение в лабораторных условиях, и “поведение” — наблюдения в природной среде обитания (или же “поведенческая экология” (Дьюсбери, 1981)). Они не только дополняют друг друга, но и выявляют расхождение в полученных результатах. Например, при изучении поведения группы волков в лаборатории исследователи расставляют особей по статусу доминирования и переносят полученные результаты на популяции. Но в природных семьях этого хищника не было зарегистрировано конфликтного или антагонистического доминирования. Есть родители и их дети, которых они должны успеть за год выкормить, воспитать и подготовить к самостоятельной жизни. Смогут ли низкоранговые особи при таком варианте создать полноценную семью?

Как правило, результаты лабораторных исследований не сразу становятся заметны для специалистов, изучающих экологию и поведение животных в природной среде обитания. Следует обратить внимание на важность выводов при изучении рефлекса естественной осторожности как ограничителя скорости когнитивного процесса (Ещенко и др., 1999). Исследуя зависимость характера обучения от выраженности рефлекса осторожности в популяции крыс Вистар, авторы пришли к следующим выводам: чем ниже была выраженность рефлекса осторожности, тем менее устойчивым оказывалось сформированное поведение. Подавление рефлекса осторожности всегда приводило к интенсификации познавательной деятельности. Авторы позволяют предположить, что рефлекс

осторожности можно рассматривать в качестве инстинктивного механизма, адаптирующего скорость работы “когнитивной машины” к реальным физиолого-биохимическим возможностям субстрата. Но является ли алгоритм включения адаптивного поведения в ответ на реакцию рефлекса осторожности под воздействием среды обитания аналогичным у хищных млекопитающих и их потенциальных жертв, а также значение ответных реакций? Ведь часть низкоранговых хищников, согласно трофической пирамиде, должны остерегаться высокоранговых, а последние — человека и, например, волк — медведя, лося.

Поведение вида является основным маркером, позволяющим установить не только его адаптации к состоянию среды обитания на уровне особи, семьи, популяционной группировки и популяции, но и генетически заложенные формы поведения, не подверженные изменениям под влиянием внешних факторов. В статье под когнитивным поведением понимаются проявления генетически закрепленных форм, а под интеллектуальным — приобретенные, как проявления приспособительных ответных реакций на условия среды обитания.

В ранней статье автора (Кочетков, 2012б) внимание было уделено интеллектуальному поведению волка при охотах на лося, а цель настоящей работы — на примере поведенческих особенностей популяционных группировок волка и лося на исследуемой территории указать на возможные механизмы предотвращения выедания хищником популяции жертвы. Для этого необходимо решить следующие задачи: на примере гнездового, территориального и кормодобывающего поведения волка выявить проявления интеллектуальной и когнитивной его форм; показать различия между когнитивным и интеллектуальным поведением волка; выделить особенности консерватизма когнитивного и пластичность интеллектуального поведения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран с 1975 г. по 2021 г. на контрольной территории в 1000 км²: заповедное ядро Центрально-Лесного биосферного заповедника, его охранный зона и прилегающие охотничьи хозяйства (ЦЛБЗ).

Основные методы исследования — регистрация следов жизнедеятельности волка на постоянных и временных маршрутах с последующим их картированием; тропление следов в снежный период; имитация воя волка при установлении места нахождения логова и состава семьи. Для идентификации родительских пар семей и оди-

ночных особей в летний период в след от передней правой стопы волка на почве автор вливал раствор гипса и получали слепок отпечатка. По длине (от пяточного рубца и до кончика когтей второго и третьего пальцев) и ширине (от наружного края подушечек первого и четвертого пальцев) идентифицировались индивидуальные размеры следа родительских пар семей (Кочетков, 2007). Это дало возможность выявить динамику расширения летне-осенних границ семейных участков обитания. В снежный период количество, половой и возрастной (взрослые и молодые особи) составы семьи устанавливали при троплениях по следам, лежкам, характеру мочевых меток. При длительных троплениях выяснялся характер перемещения семьи и пары по территории, количество пересечений со следами лося, кабана, зайца-беляка, приемы и процесс охот на лося, места успешных охот, а также поведение отдельных семей и лосей (рис. 1).

Границы территорий семей определялись по крайним точкам зарегистрированных следов конкретной семьи. Перемещения лосей на маршрутах фиксировались в течение снежного периода для понимания характера перемещений и оседлости на участках обитания в естественной среде обитания и нарушенной (вырубки, окраины деревень, полей (рис. 1)).

С 2004 г. при сборе полевого материала применялся навигатор Garmin GPS 60, а впоследствии — Garmin GPSMAP 62s. Данные полевых исследований в дальнейшем были включены в

банк данных в программах Excel 2003 и MapInfo Professional 8.5 SCP.

По следам волка во все сезоны года пройдено около 2500 км, а по маршрутам — более 19000 км (пешком, на лыжах, на лошади, на велосипеде, на снегоходе). В летний период было установлено ориентировочное местонахождение логова (на участке в 2,5 км²) у 53 семей, осмотрены логова у 18 семей; в зимний период определены территории обитания у 24 семей, трех пар и семи одиночных особей. Приемы охот и процесс умерщвления лося волками определялся по результатам осмотра 127 охот (успешных и неудачных). Подробно методика и примеры изложены в статье автора (Кочетков, 2012а).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечалось выше, любые акты животных поведенческого характера обязательно включают в себя наследственно обусловленные и приобретенные действия, то есть проявления когнитивного и интеллектуального планов являются единым целым. Рассмотрим это на примере особенностей гнездового, территориального и кормодобывающего поведения популяционной группировки волка в ЦЛБЗ.

Гнездовое поведение

Роды у самок волка проходят в специально обустроенном месте — логове. Основные требования к его территориальному расположению

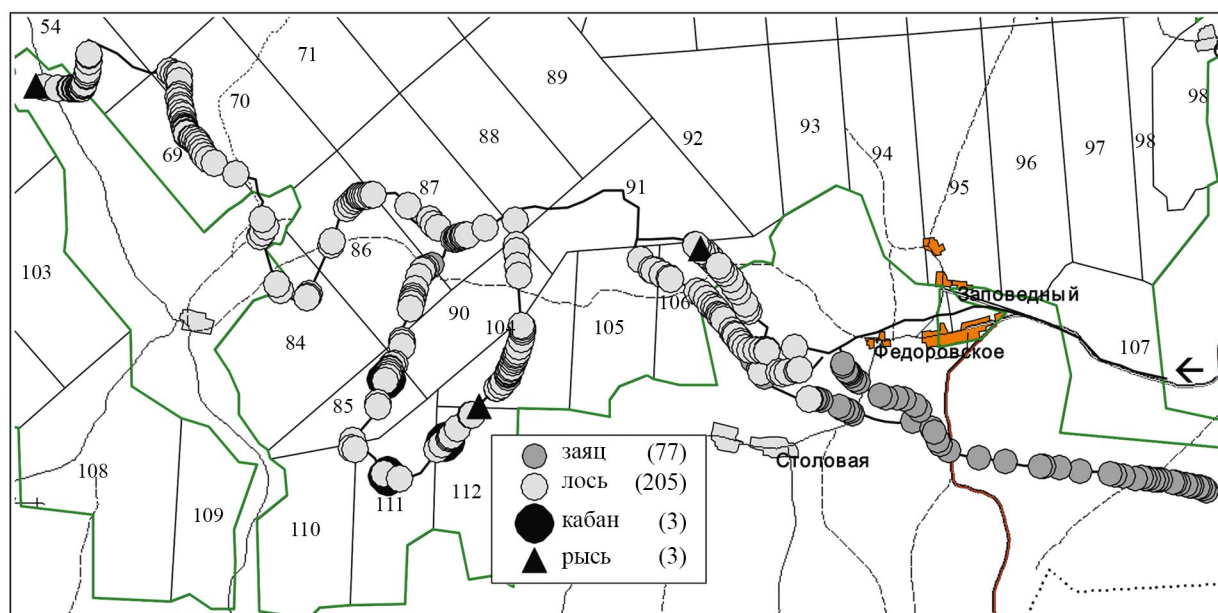


Рис. 1. Перемещения Столоватской пары по семейному участку обитания в поисках жертвы. 15 февраля 1979 г.

— защита от неблагоприятных погодных условий, безопасность, источник воды и кормовые ресурсы. Место для логова самка выбирает заранее, в границах семейной территории. Если необходимость рожать волчат в обустроенном логове является когнитивным проявлением, то есть генетически обусловленным процессом, то его месторасположение является результатом интеллектуального поведения. Последнее очень лабильно и основано на приспособительных реакциях к конкретным условиям. Самка выбирает место для логова с учетом территориального размещения потенциальных жертв. При низкой обеспеченности основными кормами, как это наблюдалось в последнее десятилетие, семейная пара может отсутствовать более месяца на территории будущего летнего участка обитания с логовом, сохраняя плотность потенциальных жертв, в первую очередь диких копытных.

В ЦЛБЗ логова обнаруживали под стволами ветровальных еловых деревьев, в барсучьей норе, поленнице дров, а в Кувшиновском р-не Тверской обл. — в подполе дома заброшенной деревни. Наблюдались семейные традиции в выборе места под логово. Горбуновская семья устраивала его на заповедной территории возле ручья, речки в глухом участке леса; Белейкинская — на краю поля, возле речки, ручья; Устинская — на краю зарастающих вырубок, а в качестве водопоя пользовалась водой из дренажных канав, ручьев. Место под логово устраивают в комфортных условиях. Для переходов часто используют дороги, просеки. Логово Горбуновской семьи находилось на берегу р. Тюдьма в 20 м от квартального столба, логово Столоватской семьи — возле ручья в 100 м от поля и в 70 м от просеки.

С переходом выводка на мясную пищу, родители уже вдвоем обеспечивают его необходимым количеством еды. Структурная организация использования территории в ЦЛБЗ в районе логова была характерна для всех семей волка: логово, маршруты в разных направлениях от логова, мочевые метки и экскременты (с поскребками и без), что следует рассматривать как когнитивное поведение, то есть генетически закрепленная форма организации участка обитания семьи для эффективного использования ее ресурсов (рис. 2).

“Веерная” структура троп от логова способствует эффективному использованию кормовых ресурсов семейной территории обитания. Во-первых, периодичность посещения мест обитания потенциальных жертв снижает у них настороженность, что повышает шансы хищника на успешную охоту. “Плановый” обход участков обитания жертв “по графику” подтверждается тропами от логова. Во-вторых, у лосей,

основного объекта охот волка, в первые три дня после рождения лосята ходят еще с трудом, но еще через пять дней они не отстают от матери (Калецкий, 1978). Поэтому важно найти самку с детенышем в первые 8–10 дней после отела. Посещение разных мест обитания лося в разных направлениях в этот период повышает шансы на обнаружение самки с лосенком.

Маршруты с экскрементами и мочевыми метками (чем ближе к логову, тем заметнее тропа и плотнее расположены экскременты и мочевые метки) расширяют зону действия сигнальных биологических полей, что важно в летний сезон как расселяющимся молодым и половозрелым особям, оставляющим своих родителей и семейную территорию в поисках особи противоположного пола для создания семьи, так и вновь образованным родительским парам, формирующим свою семейную территорию. Следовательно, такая структура является проявлением когнитивного поведения, идентичного для всех популяций волка и направлена на информирование других особей о наличии в данном месте семейной пары. Многочисленные наблюдения исследователей и охотников подтверждают правило, что на близость логова указывают заметные тропы волков, плотность расположения экскрементов и мочевых меток с поскребками.

Присутствие человека вблизи логова не всегда включало рефлекс опасности. Нередко реакция родителей на антропогенный фактор проявлялась только при активном внимании человека к их следам в районе логова. Логово № 1 (рис. 2) было случайно обнаружено таксаторами при описании выделов в северной части 44 квартала. Следы инспекторов на просеках заповедника, а затем и таксаторов волки встречали часто, но опасности для них они не представляли. Семья переместилась в другое место, лишь когда лесостроители потревожили их в районе логова.

При угрозе обнаружения выводка родители переходят в другое место, формируя аналогичную “гнездовую” структуру, или же меняют тактику передвижений на скрытный режим: уходят и возвращаются разными маршрутами, не набивая заметной тропы, и, при возможности, вблизи логова передвигаются по стволам ветровальных деревьев. Следовательно, когнитивное поведение остается прежним — сохраняется структура маршрутов, но вносятся поправки интеллектуального плана — максимально скрытный подход к логову.

Рассмотрим проявления интеллектуального поведения волка при обустройстве логова в общих чертах в разных природных зонах. Места расположения выводковых гнезд самки находили в норах барсуков, лисиц, бобров, сурков,

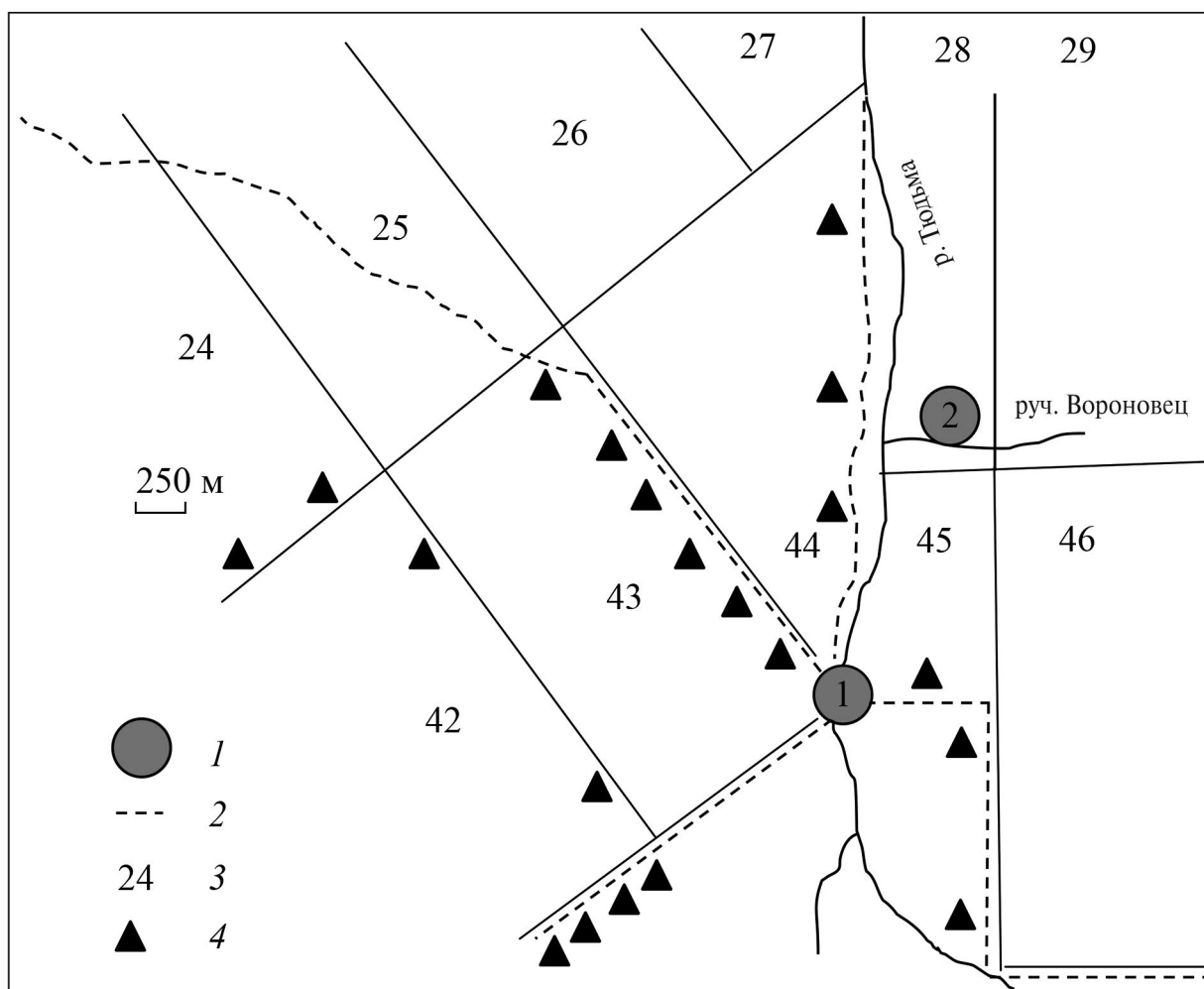


Рис. 2. Картограмма размещения логова и троп Горбуновской семьи в июле 1976 г. 1 — место логова (1 — в 1976 г., 2 — в 1957 г.), 2 — тропа волков, 3 — номер квартала заповедника, 4 — экскременты (по: Кочетков, 2015).

песцов, шакалов, под валежиной, выворотнем, в густом еловом подросте, под кучей сучьев, в разрытом старом муравейнике, в дупле упавшего дерева, в древесных завалах, в корнях дуба, старой медвежьей берлоге, в неглубокой ямке, в земляном валу, под нависшим обрывом или кустом в поле, в развалинах старой лесной избушки, в заброшенной деревне, в развалинах чабанских зимовок, среди камней, в расщелинах скал, пещерах, в самостоятельно вырытых норах или же устраивали вне нор на небольшой площадке среди густого бурьяна, тальника или тростника, в скирдах соломы или сена. Место под логово выбирали около родника, болотца, озера, ручья, реки, солончака, снежника (в горах) и даже возле источников горько-соленой воды (Макридин, 1978; Федосенко и др., 1978; Козловский, 1996). В густо заселенных людьми регионах волки приспособляются к хозяйственной деятельности

человека. Например, в Одесской обл. в условиях сельскохозяйственного освоения ландшафта волки часто меняют месторасположение выводка, уводя щенков сначала в посевы хлебов, а затем в поля кукурузы, подсолнечника. Смена мест не только позволяла сохранить выводок, но и полнее использовать корма на семейной территории (Гурский, 1978). Обозначенные выше разнообразные варианты обустройства логова подчеркивают высокую пластичность интеллектуального поведения семей волка в разных частях его ареала.

Родители вначале приносят части крупной жертвы к логову, позже приводят волчат к убоям лося, а затем, после поедания, возвращаются обратно. Например, родители Устинской семьи 7 августа 1979 г. привели выводок к убитому лося в 96 квартале заповедного ядра за 7 км от логова, но затем, через 6 дней, вернулись обратно.

Лишь осенью семья оставляет логово, переходя на активный образ жизни, осваивая новые участки обитания и расширяя границы семейной территории, что является проявлением консервативности когнитивного поведения, то есть генетически заложенной формой поведения — переход от оседлости к активному перемещению по семейной территории. Это связано не только с увеличенными потребностями в пище подросших волчат, но и обучению их приемам охоты на диких и домашних животных и передаче по наследству правил использования кормовых ресурсов семейной территории.

Район логова для волков ассоциирует с безопасной территорией. Это подтверждается на основе изучения направления выхода особей из оклада при охотах с флагами. 32 волка или 91% пересекли флаги в направлении логова и только три особи выбрали иной путь. Выбор в сторону логова предпочли взрослые (16 особей) и молодые (16 особей); из разных семей; в декабре и марте (Кочетков, 2015). Вероятно, такую реакцию следует считать также проявлением когнитивного поведения: сохранение в памяти безопасного места, которое в данном контексте выполняет район логова.

Отметим, что у волка спектр размещения логов весьма широк: от естественных укрытий до антропогенных; в случае опасности они меняют расположение логова или переходят на режим “повышенной осторожности”, что способствует большей сопротивляемости негативным воздействиям среды обитания. Для сравнения, сурки или суслики копают норы на возвышенных местах с невысокой травой; птицы устраивают гнезда на деревьях и земле. Они привязаны к своим местообитаниям, поэтому и более уязвимы.

Территориальное поведение

Структура сети постоянных и временных маршрутов, а также часто и редко посещаемых местообитаний связаны с сезонностью и биологическими ритмами семей волка. В начале летнего периода размеры семейно-гнездового участка семьи не превышают 65 км², но в конце лета составляют 120–150 км². Темпы увеличения семейного участка были более высокими у пар, чьи логова располагались на территории заповедного ядра. Это связано с меньшим разнообразием биотопов, по сравнению с охотничьими хозяйствами, и, как следствие, меньшей доступностью и кормностью угодий.

В первую очередь осваиваются небольшие участки, затем все больше и в снежный период под контролем уже вся семейная территория, включающая логовищный район, охотничьи

участки, постоянные и временные переходы. Структура территории семьи и характер ее использования запоминаются молодыми особями, и при формировании ими родительских пар они придерживаются этого варианта, что является, на наш взгляд, проявлением сигнальной наследственности (или преемственности) (Лобашев, 1961; Мантейфель, 1980) в семейных группах в результате биологического контакта поколений (Промптов, 1929). “Происходит как бы передача по наследству ненаследственной информации, не входящей в генетическую структуру организма, но через подражание и память передающейся из поколения в поколение и в то же время постоянно изменяющейся адекватно изменениям факторов среды с каждым последующим поколением” (Мантейфель, 1980, с. 111).

Семейный участок обитания волка, вне зависимости от лабильности его размеров и границ, структурирован стандартно, включая в себя район логова, охотничьи участки, постоянные и временные маршруты и переходы. Его территория является не только местом для проживания и пропитания семьи, но и площадкой для воспитания и обучения молодых особей, в том числе и передач по наследству “свежей” информации. Например, в ЦЛБЗ с зарастанием лесных дорог между деревьями, сенокосных и пахотных полей, вырубков, отсутствием посевов озимых культур изменяется размещение кормовых ресурсов и, естественно, структура охотничьих участков, маршрутов и переходов волка.

Так же происходит и передача особенностей сигнальных полей: накопление рядом поколений фиксированной в среде информации и ее использование последующими поколениями. Такой способ передачи информации по своему значению равен кодированию информации в геноме или воспитанию потомства родителями у высших животных и возможен только на популяционном уровне (Наумов, 1973). Этим обеспечивается адаптация к конкретным условиям жизни каждого поколения за счет “достройки” основных функциональных систем организма (Симкин, 1973).

Интересны особенности использования кормового потенциала семейного участка обитания. В период низкой численности популяционной группировки волка в ЦЛБЗ регистрировались единичные нападения на домашних животных — при изобилии и доступности государственного и частного скота на фоне высокой численности диких животных. В фазе роста количество нападений и ущерб скотоводству значительно возросли, но на пике численности и ее снижении (на фоне заметного сокращения популяций лося и кабана) существенно уменьши-

лись (Кочетков, 2018). Аналогичная динамика этого процесса наблюдалась в США и Италии: даже отмечалось сокращение числа нападений за 2–3 года до пиковой численности популяций (Treves et al., 2002; Gazzola et al., 2008) — то есть, правило “больше волка — больше ущерб животноводству” не подтвердилось. Это проявление сигнальной наследственности, но, вероятно, с перспективой на будущие поколения — сохранить в долговременной памяти особенности охот на домашних животных.

В период низкой численности популяционной группировки волка в ЦЛБЗ размер семейной территории был больше, а в фазе роста численности — меньше (рис. 3).

При увеличении численности популяционной группировки (ЦЛБЗ) и популяции (территория Тверской обл.) волка наблюдались рост числа семей и уплотнение участков обитания, менялась конфигурация границ, но не наблюдались конфликтные ситуации с новыми семьями. Следовательно, когнитивное поведение волка выражено в самой возможности лабильности размера и границ семейной территории. Такие изменения наблюдаются ежегодно: если стабильны семьи, то изменения незначительны.

Приведем примеры интеллектуального поведения. Охотничьи участки и перемещения в пределах семейной территории популяционной группировки не были постоянными и зависели от погодных условий и размещения кормовых ресурсов. Зимой волки прокладывали маршруты по местам, обеспечивающим возможность встречи с жертвой и перемещение с наименьшими энергетическими затратами. Использо-

вали для маршрутного обследования семейного участка обитания дороги, следы от снегоходов, речки. По дороге или речке, в местах вероятной встречи с лосями, волки часто шли цепью, что позволяло при обнаружении жертвы атаковать без промедления. Как правило, такие нападения происходили при нахождении лося не далее 50 м от дороги или речки. Например, в феврале 1978 г. на 3-километровом маршруте семьи по р. Ночна на расстоянии до 50 м в обе стороны от русла учтено 27 лежек лосей двухдневной давности в кормовых участках. При глубине снега 53 см волки проваливались на поле на 18 см, а на реке — на 13 см. При высоком и рыхлом снежном покрове передвигались в ельниках, где снега было мало, а в морозы вели поиск жертвы в кормовых участках лосей, передвигаясь, не проваливаясь, по затвердевшим следам этих копытных.

В летний период родительская пара охотилась на зайца-беляка, кормящегося молодыми растениями в посевах озимых хлебов: один волк шел по кромке леса, а второй — передвигался параллельным курсом в 50 м от края поля. Обнаружив волка, заяц убежал к лесу и становился добычей второго участника охоты.

Кормодобывающее поведение

Рассматривая охотничье поведение волка, авторы публикаций единогласны во мнении, что его приемы очень разнообразны и выбор способа добычи основывается на знании конкретного участка местности для успешной атаки (Федосенко и др., 1978; Вырыпаев, 1980; Павлов, 1982; Кудактин, 1982; Корытин, Бибииков, 1985).

Не постоянен и видовой состав жертв, зависящий от условий среды обитания. В качестве примера приведем проявления сигнальной преэмптентности в охотах семей волка на кабана и бобра. В связи с потеплением зим, уменьшением высоты снежного покрова численность популяции кабана увеличилась, что отразилось и на питании волка. В ЦЛБЗ на кабанов волки начали успешно охотиться с 1972 г. В Дарвинском заповеднике в 1973–1986 гг. добыто всего лишь три особи, но в прилегающих к заповеднику Брейтовском и Весьегонском районах — 11 особей. Если соотношение в добыче волка между лосем и кабаном в процентном соотношении в заповеднике составило 98.1 : 2.9, то в районах — 20.6 : 73.4 (Нестеренко, 1989). Кабаны в Карелии были замечены в конце 1960-х гг., но успешно охотиться на них волки начали через 10 лет, а с 1980-х гг. они стали их обычной жертвой (Данилов, 2005).

В ЦЛБЗ только у одной семьи была обнаружена шерсть бобра в экскрементах в 1976 г.

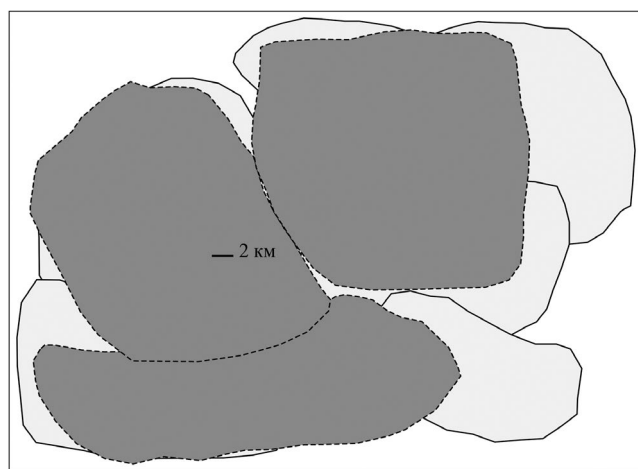


Рис. 3. Пространственное размещение участков обитания семей волка в ЦЛБЗ зимой 1975/76 гг. (темная заливка) и 1979/80 гг. (светлая заливка).

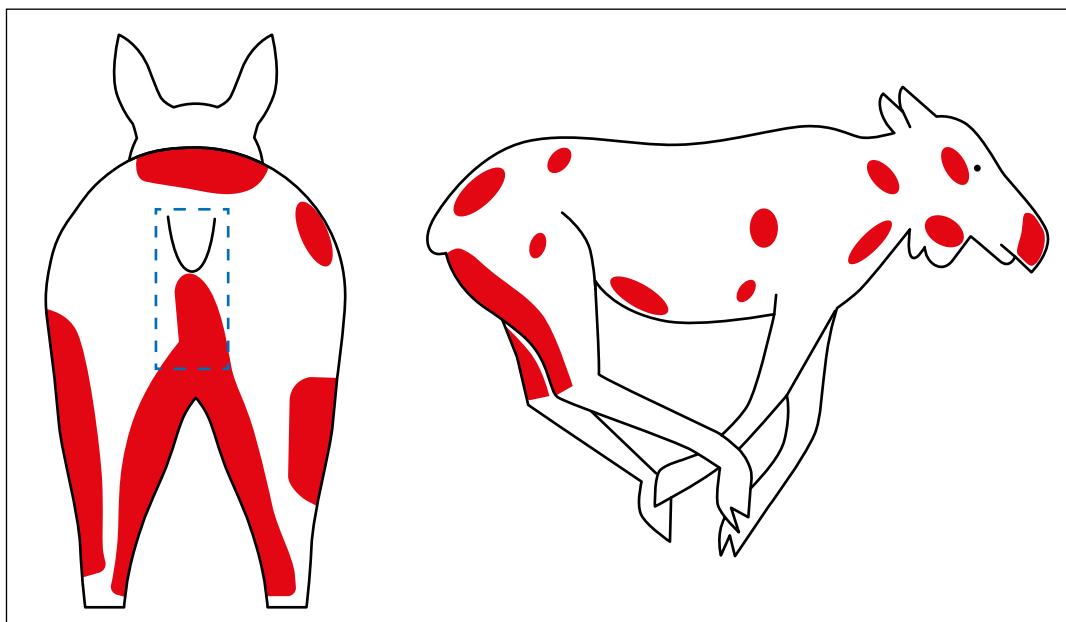


Рис. 4. Места нанесения хваток волком лосю, обобщенная схема (по: Кочетков, 2012а).

В последующие годы в рационе волка бобр не регистрировался и лишь с 2006 г. он стал присутствовать в питании семей и одиночек волка. Аналогичная ситуация отмечалась и с акклиматизированными в Западной Сибири европейскими бобрами, на которых волки долго не охотились (Бондарев, 2002).

Анализ питания волка позволяет установить приоритет в выборе охотничьих объектов. В ЦЛБЗ в 1976–1997 гг. рацион шести семей составили следующие основные компоненты питания (в %% встречаемости, $n = 1228$ экскрементов): лось — 46.2–67.0; кабан — 6.3–22.2; заяц-беляк — 5.0–22.0; бобр — 0.0–3.9; домашние животные — 2.6–11.8 (Кочетков, 2014). В 2015/2016 биологическом году (в %%; $n = 42$) показатели были следующими: лось — 28, кабан — 38, заяц — 7, бобр — 16, теленок — 5, енотовидная собака, белка и голубь — 6. Несмотря на снижение встречаемости лося, 66% рациона составили дикие копытные.

Следовательно, основу питания популяционной группировки волка составляют дикие копытные, в первую очередь — лось, что является проявлением когнитивного поведения, то есть генетически закрепленный стимул к охоте на диких копытных животных. Как общепризнанный факт, в зависимости от местообитаний популяции волка в том или ином месте ареала, объекты его охот — разные виды животных, как диких,

так и домашних, но основа рациона — это обитающие в данном регионе копытные животные. В питании волка наблюдалось доминирование других видов при росте численности последних или в нарушенных экосистемах при низкой численности диких копытных животных. Например, в Алгонкинском национальном парке с сокращением численности основной жертвы — белохвостого оленя — доля его в питании волка упала с 80.5 до 36.0%, а размножившихся бобров увеличилась с 7.0 до 55.0% (Theberge, Strickland, 1978).

Охота волка на лося проходит в два этапа: первый — применение различных способов, чтобы войти в контакт с жертвой для нанесения хваток, и второй — умерщвление лося, наноса укусы в определенные части тела. Значит, умерщвление жертвы есть проявление когнитивного поведения, закрепленного на генетическом уровне. Оно не зависит ни от состояния среды обитания, ни от применяемого приема охоты. Места нанесения хваток лосю подтверждают знание волком уязвимых мест жертвы (Кочетков, 2012а). В ЦЛБЗ большинство хваток наносилось в промежность — 42.5%, бедро, голень — 29.6, шею — 16.5, а наименьшее — в брюхо — 3.5, голове — 3.5, грудь — 2.6, бок — 0.9 и крестец — 0.9% (рис. 4.).

Нанося хватки в промежность, бедро и голень волки “подрезают” сухожилия и лишают жертву

маневренности, а укусы в грудь, шею связаны с нарушением целостности крупных вен или легкого и быструю смерть из-за воздушной эмболии.

При охотах на лося волки применяли разнообразные приемы: преследование, загон, нагон, скрадывание, охват, тропление, отсечение теленка (Кочетков, 2012а). Длительное преследование не характерно для охот этого хищника, и успех зависел от грамотно применяемого в каждом конкретном случае приема. Разнообразие приемов есть проявление интеллектуального поведения, потому что связано с применением того или иного способа в зависимости от особенностей местности. Например, если есть топкие места, чистый лед реки или озера, ветроломные участки леса, волки стремятся загнать жертву в это место. Аналогично вели себя волки, учитывая особенности местности, при охотах на копытных животных и в других частях ареала (Ишадов, 1977; Вырыпаев, 1980; Кудактин, 1982; Mech, 1970). Охотничье поведение волка основывается на знании излюбленных мест обитания лося — это кормовые места: речные уремы, зарастающие вырубki, сенокосы и пашни, граница леса с полем, ветровальные участки леса. В зимний период в местах обитания лося можно выделить кормовые пятна (изредка посещаемое место кормежки) и кормовые участки (часто посещаемое место с лежками, экскрементами, покусками, заломками и задирами). Частота повторного посещения кормовых участков составила от 2 до 33 дней, а мест успешной охоты на лося — от 15 до 30 дней: эти посещения связаны с использованием остатков жертвы в голодные периоды семьи. При удачной охоте на лося жертва поедается

не полностью, что является когнитивным поведением, имеющим значение не только для волка (подпитка в сложные периоды), но и для сообщества животных, обеспечивая белковой пищей отдельные виды млекопитающих и птиц в зимний сезон. Следовательно, генетически закреплены функции волка как потребителя кормовых ресурсов, так и “хранителя” биологического разнообразия сообществ.

Частота контактов хищника с жертвой зависит от соотношения численности волка и лося. Динамика численности популяционной группировки волка в ЦЛБЗ представлена на рис. 5.

В ЦЛБЗ численность лося в 1975 г. на контрольной территории в 1000 км² составляла 320–350 особей (при плотности 3.2–3.5 особи на 1000 га), в 1977 г. — 3.0, в 1978 г. — 2.6, в 1979 г. — 1.2, в 1980 г. — 0.7, в 1981 г. — 0.9, в 1982 г. — 1.7, в 1983 г. — 0.8 особи на 1000 га. По данным Калининского (Тверского) областного общества охотников и рыболовов численность популяции лося в регионе также была высокой: в 1976 г. — 17616 особей, в 1977 г. — 18080, в 1978 г. — 19548. Снижение регистрировалось в последующие годы: по данным авиаучета в 1984 г. было учтено 12000, в 1985 г. — 8000 особей.

В 2015–2022 гг. численность группировки лося в ЦЛБЗ была низкой, особенно в заповедном ядре, она сократилась до 18 особей на 210 км² (при высокой численности здесь обитало 60–75 особей). На это указывают изменения в социальной структуре популяционных группировок волка и лося (рис. 6).

Согласно диаграмме, в популяционной группировке лося преобладали одиночные особи

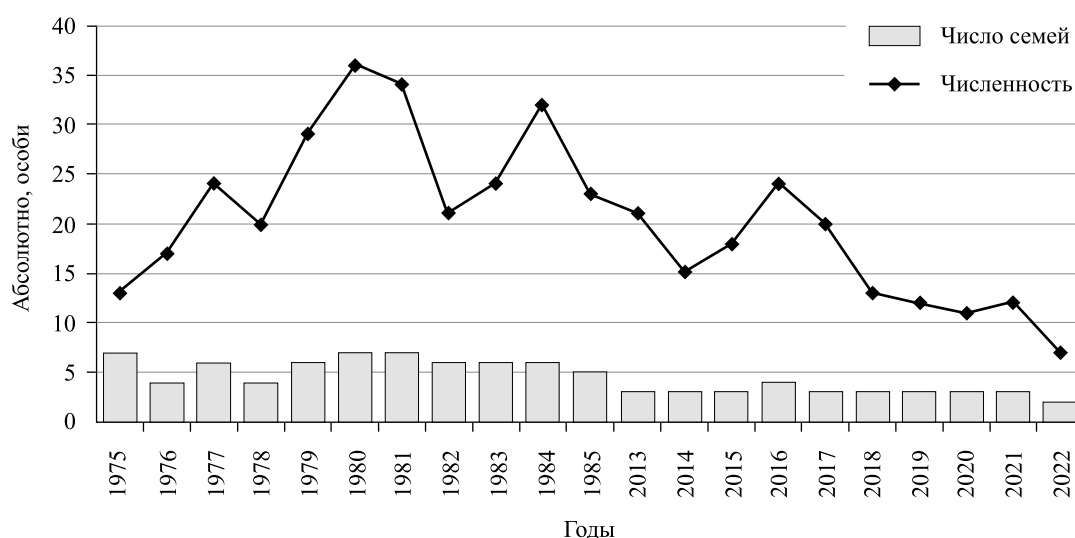


Рис. 5. Динамика числа семей и численности популяционной группировки волка с 1975 г. по 1985 г. и с 2013 г. по 2022 г.

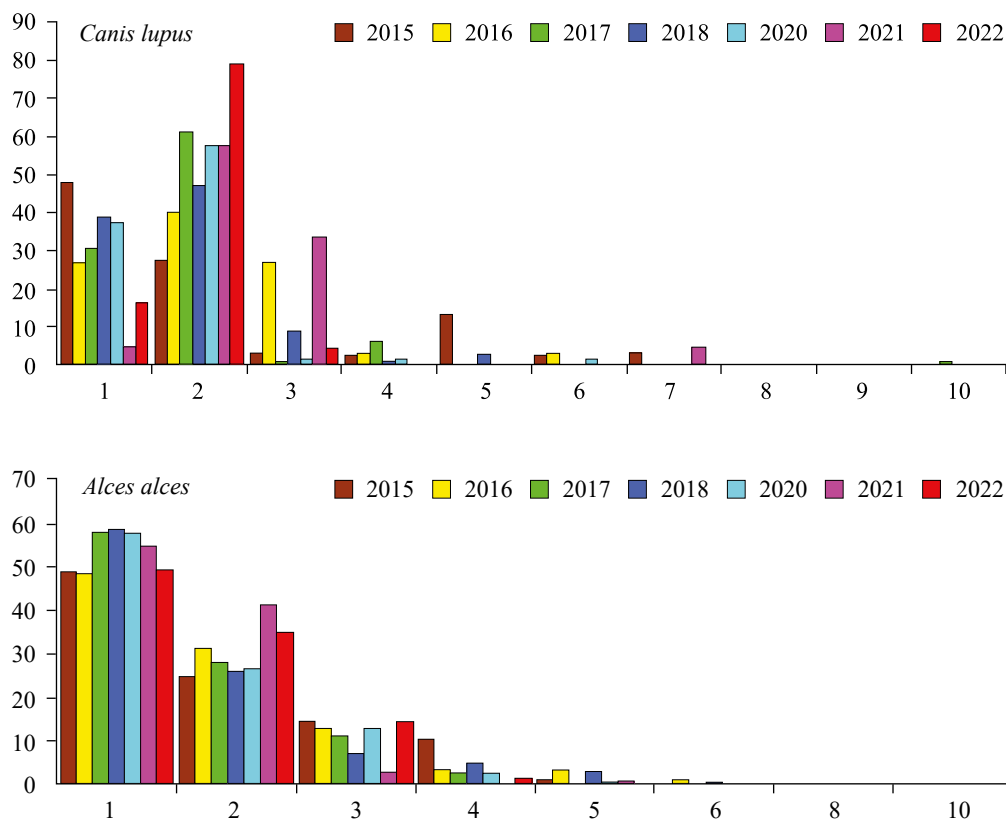


Рис. 6. Особенности многолетней динамики социальной структуры волка (*Canis lupus*) и лося (*Alces alces*). По оси абсцисс: количество особей в группе, по оси ординат: частота встречаемости групп в процентах.

(49.0–59.0%) и группы, состоящие из двух особей (25.0–41.0%). Но чем выше в популяции доля таких социогрупп и меньше показатель стадности, тем ниже численность. Так, при плотности населения лося свыше 10–12 особей на 1000 га число групп из трех и более лосей достигает 35.7–50.1%, при низкой — одиночные особи составляют до 42.8% на фоне невысокого показателя стадности (Зайцев, 1994).

Ежегодные наблюдения на постоянных маршрутах в снежный период также подтверждают низкую плотность популяционной группировки лося, не превышающую 0.5 особей на 1000 га за последние 8 лет.

В течение 10 лет (1975–1985 гг.) в ЦЛБЗ обнаружено 108 мест охот волка на лося (79 убоев), в период 2015–2023 гг. — 8 убоев (рис. 7).

В 1981 г. в ЦЛБЗ учтено 20 убоев лося, в 1982 г. — 17, что является показателем хорошей доступности и обеспеченности кормом популяционной группировки волка. Это подтверждается и состоянием добытых охотниками волков:

подкожный жир был на всем туловище, а у молодых особей его толщина на спине достигала 1 см.

В зимний сезон 2015/2016 гг. в ЦЛБЗ и на прилегающих территориях обнаружено лишь 4 добытых волками лося, в 2016/2017 гг. — 4, в 2017/2018 гг. — 3, в 2020/2021 гг. — 1, в 2022/2023 гг. — 2, что указывает на низкие численность жертвы и эффективность охот семей хищника. В 1981 г. в среднем одна семья добыла 4 лося, в 1982 г. — 4.3. Напротив, в период с 2015 г. по апрель 2023 г. регистрировалось присутствие трех семей (только в 2016 г. — 4) и обнаружено 14 убоев, в среднем на год — 1.8, а на одну семью — от 0 до 1.3 лося. Если пересчитать на одного семейного волка (без одиночек), то в 1981 г. этот показатель был равен 1.05, в 1982 г. — 1.22, а в период с 2016 по зиму 2023 гг. колебания составили от 0 до 0.27. Почему успешных охот стало меньше?

Численность популяционной группировки лося снизилась до 40–50 особей на 1000 км². Увеличился пресс на бобра и кабана. Волки чаще стали посещать подкормочные площадки для

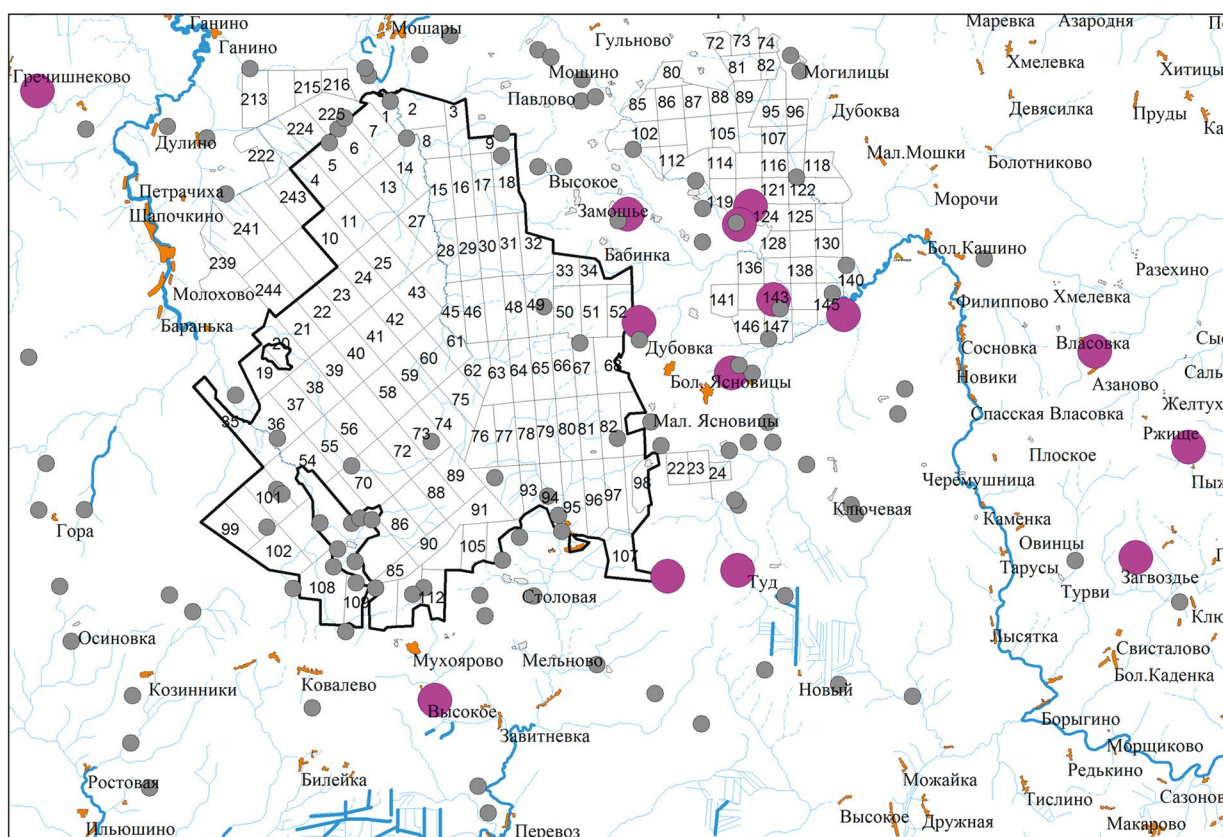


Рис. 7. Пространственное размещение убоев лося в период 1975–1985 гг. (серая заливка) и в 2015–2023 гг. (крупно, цветная заливка); жирной ломаной линией выделена территория заповедного ядра.

кабана и успешно охотиться на молодых особей в стаде. Увеличилась встречаемость шерсти бобра в экскрементах волка. Если ранее поиск жертвы на участке обитания семьи определялся размещением лося, то в последние годы заметно возросла посещаемость рек и ручьев, населенных бобрами.

Количественные соотношения в системе волк–лось затронули и качественные изменения в поведении хищника и жертвы. В охотах семей обнаружены новые проявления интеллектуального поведения: если ранее волки готовили атаку на лося после обнаружения, то в настоящее время отмечен новый прием у одной семейной пары. Возвращаясь по ранее пройденному маршруту и запомнив места кормежек лосей, волки неожиданно на зарастающем поле с шага перешли на прыжки и пробежали так 100 м к козьей иве, на которой были следы покусов лося и рядом старая лежка, надеясь, вероятно, встретить здесь лося.

Чем выше численность лося, тем реже “встречи” с волком. При низкой численности жерт-

вы вероятность контактов возрастает, и у лося включается адаптационный механизм — эффект повышенной настороженности (Павлов, 1970; Ещенко и др., 1999). Чем чаще волки попадают в зону внимания лосей, тем короче период “забывания” встреч с хищником, тем продолжительнее сохраняется состояние настороженности и поэтому результативность охот хищника снижается.

Вторая причина — когнитивное поведение, проявляющееся в особенностях генетически запрограммированного процесса охоты: от атаки на лося до его гибели волки не преследуют жертву длительное время. При неудачном нападении, то есть хищники не смогли приблизиться к жертве на необходимую дистанцию для нанесения хваток или жертва смогла уйти от атакующих, преследовали жертву на дистанции 30–200 м; по данным Н. Москвина (1978) для условий Тверской обл. — 20–300 м. При обнаружении лося волки начинают атаку с 30 м, а расстояние от начала атаки и до места гибели животного составило от 30 до 725 м, то есть это расстояние

умерщвления жертвы, когда волки сумели приблизиться к жертве для нанесения удачных хваток. В Белоруссии пара волков бросилась к находившимся на лежке лосям с расстояния в 20–25 м от их маршрута. Преследовали 70–80 м. Другого лося, самку, убили на лежке, не дав ей подняться (Поярков, 1980).

Акцентирую внимание на минимальной дистанции до жертвы, которая при неуспешных и успешных охотах составляла 30 м, то есть успешность атак хищника возможна, если удалось приблизиться к жертве на небольшое расстояние. Суточная активность у лося полифазная, во все сезоны: летом и осенью 5–6 периодов покоя чередуются с 5–6 периодами активности, а в зимний период пики активности и отдыха чередуются 7–10 раз. На отдых уходит 62% всего времени, на передвижение — 20% и питание — 18% (Калецкий, 1978). Следовательно, идеальные условия для успешной атаки, если во время обнаружения лосей они кормятся (переходят от куста к кусту ивы, откусывают части веток или ломают их), но на питание у них уходит всего 18% времени. Большую часть суток лоси лежат, но у них хороший слух и обоняние: лось, благородный и северные олени улавливают запахи на расстоянии до 1000 м, а волк — до 100 м (Корытин, 1979). Поэтому осторожно подойти на 30 м, не обнаружив себя, — непросто. Если удалось приблизиться и атаковать, и пока лось поднимется с лежки и бросится бежать, волки успеют нанести несколько удачных хваток, а при благоприятных ситуациях (например, направление ветра, непогода) атаковать жертву на лежке. Учитывая эти сложности, семьи применяли и такой прием интеллектуального поведения: охватывали с двух сторон место ранее успешной охоты на лося или его кормового участка. Если жертва оказывалась в кольце — нападали.

Следовательно, столь эффективно охотиться, как при высокой численности жертвы, волки не в состоянии и, следовательно, элиминировать лося полностью не могут, так как этому противодействует, с одной стороны, возросшая настоятельность жертвы, а с другой — когнитивное поведение хищника, не позволяющее ему изменить генетически заложенный процесс умерщвления жертвы.

Влияние волка (*Canis lupus* L.) на территориальное и пищевое поведение оленей (*Cervus elaphus* L.) отмечают и ученые из США. Появление этого хищника после 75-летнего отсутствия, вызвало следующие изменения в повадках оленей. В юго-западной Монтане вдоль 3000-метрового участка р. Галлатин с притоком исследовали восстановление ивы Бута (*S. boothii*). Там, где долина реки относительно узкая (высокий

риск хищничества), ивы начали отрастать в 1999 г. и к 2002 г. были относительно высокими (150–250 см). В отличие от этого, высота ивы на более широком участке долины, на открытой местности притока и на возвышенном участке (все с низким риском хищничества), как правило, оставалась низкой (<80 см). При появлении волков олени ушли из кормных угодий (узкая долина) в наиболее безопасные места, где, находясь на возвышенном участке, могли заранее обнаружить приближение этих хищников (Ripple, Beschta, 2004).

В Йеллоустонском национальном парке наблюдали за поведением 85 самок оленей в летний и зимний сезоны в двух вариациях: ближе 30 м от ближайшего препятствия для бегства и более 30 м. Уровень бдительности животных был значительно выше при вхождении в 30-метровую зону или при приближении на это же расстояние к краю хвойного леса (Halofsky, Ripple, 2008). Таким образом, сработал рефлекс естественной осторожности, который вызвал изменения в территориальном и пищевом поведении (меньше времени затрачивали на поедание растительности, так как чаще поднимали голову и осматривались). С появлением волков маралы стали вести себя гораздо осторожнее: кормиться стали быстро, постоянно оглядываясь и прислушиваясь, передвигаться стали с частыми остановками (Собанский, 2008).

В Алгонкинском национальном парке при сокращении численности белохвостого оленя увеличилась доля размножившегося бобра в питании волка, но снизилась — оленя (Theberge, Strickland, 1978). Авторы связывают нарушения в рационе питания с изменениями численности между этими видами: больше белохвостого оленя — чаще встречи с ним, меньше — реже, следовательно, выгоднее охотиться на чаще встречающихся бобров. Не вдаваясь в анализ сколько бобров заменят одного добытого оленя, учитывая эффективность охот на эти виды, полагаю, что эти изменения следует рассматривать как включение адаптационного механизма — эффект повышенной настороженности и, как следствие, снижение успешных охот. Подтверждают это и результаты исследований в провинции Квебек (Канада). Было установлено (Messier, Crête, 1985), что при плотности лося более 5 особей на 1000 га популяция жертвы не контролировалась волками; при плотности 4 особи на 1000 га пресс волков значительно возрос, оказывая регуляционное влияние на популяцию лося; при плотности 2 особи на 1000 га пресс волков был незначительным, и хищники более широко использовали альтернативные пищевые ресурсы.

Гипотетические модели функционирования системы хищник—жертва не столь объективны: в их основе зачастую короткие ряды полевых наблюдений или изначально неверная гипотеза. Так, авторитетнейший специалист в области изучения экологии и поведения волка Дэвид Мич (Mech, 1966), опираясь на гипотезу, что колебания численности хищника и жертвы взаимосвязаны, спрогнозировал дальнейшие изменения в динамике популяционных группировок волка и лося на о. Айл-Ройаль, но взял за основу короткий промежуток наблюдений за этими видами. Последующие исследования опровергли этот прогноз.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере гнездового, территориального и кормодобывающего поведения популяций волка показаны особенности когнитивной и интеллектуальной его форм. Роды в специальном гнезде (логове), веерная структура маршрутов с маркировкой экскрементами и мочевыми метками с поскребками (сигнальными биологическими полями), переход выводка семей волка оселости на активности передвижения в границах семейной территории, непостоянство размеров и границ семейных территорий, процесс умерщвления лося (жертвы), приоритет в охотах на диких копытных животных — это проявления когнитивного поведения, закрепленного на генетическом уровне и поэтому являющегося консервативным, не меняющимся под воздействием среды обитания.

Разнообразие мест расположения выводковых гнезд самки волка, быстрая смена охотничьих участков и маршрутов перемещения семей волка как реакция на изменения окружающей среды, применение разнообразных способов добычи копытных животных с учетом конкретного места охоты, знание мест размещения потенциальных жертв на территории семьи — это проявления интеллектуального поведения, которое следует рассматривать как приспособительную реакцию к условиям среды обитания, чутко реагирующей на ее изменения. В этом заключается пластичность этого вида поведения.

Когнитивное и интеллектуальное поведение выступают в качестве единого инструмента, обеспечивающего высокую жизнестойкость популяций волка, способствуя большей устойчивости вида в биогеоценозе.

В ЦЛБЗ и Йеллоустонском национальном парке критическое расстояние, определяющее возможность успешной атаки между хищником и жертвой, на примере волка и лося, волка и оленя, составило 30 м. Поэтому для жертвы

важно своевременно обнаружить хищника за пределами этой дистанции, что достигается переходом на режим повышенной настороженности или бдительности. Это является защитным барьером, препятствующим выеданию жертвы хищником, так как когнитивные особенности поведения волка при умерщвлении жертвы препятствуют изменить этот, генетически закрепленный, процесс на иную стратегию охоты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит работников службы охраны Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника за оказанную помощь в сборе полевого материала по экологии и поведению волка. Автор признателен редакции журнала за добросовестное исполнение своих обязанностей и точность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания по теме “Динамика явлений и процессов в южнотаежном комплексе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника” (1-22-87-1).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Подтверждаю, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарев А.Я. Волк юга Западной Сибири и Алтая: монография. Барнаул: Изд-во Барнаульского гос. пед. ун-та, 2002. 178 с.
- Вырыпаев В.А. Об охотничьем поведении волка (*Canis lupus*) в Тянь-Шане // Зоол. журн. 1980. Т. 59 (12). С. 1870—1874.
- Гурский И.Г. Волк в северо-западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83 (3). С. 29—38.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 337 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л.: Наука, 1991. 544 с.
- Дьюсбери Д.А. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981. 479 с.
- Еценко О.В., Шпинькова В.Н., Никольская К.А., Костенкова В.Н. Рефлекс осторожности как ограничитель скорости когнитивного процесса // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119 (3). С. 303—310.

- Зайцев В.А. Пространственная структура популяции лося центральной части Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99 (3). С. 3–14.
- Ишадов Н.И. Численность и поведение волка в Каракумах // Вопросы териологии: поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 213–220.
- Калецкий А.А. Лось // Крупные хищники и копытные звери. Лес и его обитатели. М.: Лесная пром-сть, 1978. С. 87–129.
- Козловский И.С. Волк Северо-Востока европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров: ВНИИОЗ, 1996. 24 с.
- Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во московского университета, 1979. 223 с.
- Корытин С.А., Бибилов Д.И. Охотничье поведение // Волк (Происхождение, систематика, морфология, экология). М.: Наука, 1985. С. 311–324.
- Кочетков В.В. Динамика и структура популяций волка в фазе роста численности при антропогенном прессе: особенности и закономерности // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 229–238.
- Кочетков В.В. Волк (*Canis lupus*) и лось (*Alces alces*): умерщвление жертвы // Успехи соврем. биол. 2012а. Т. 132 (3). С. 259–267.
- Кочетков В.В. Интеллектуальное поведение волка (*Canis lupus*) при охотах на лося (*Alces alces*): новый взгляд на взаимоотношения хищника и жертвы // Успехи соврем. биол. 2012б. Т. 132 (4). С. 405–419.
- Кочетков В.В. Особенности питания семей волка (*Canis lupus* L.) в Центрально-Лесном заповеднике // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий / Мат. науч.-практ. конф., посвященной 20-летию Государственного природного заповедника "Полистовский", 9–11 октября 2014 г., поселок Бежаницы, Псковская обл.: Великолукская городская типография, 2014. С. 92–98.
- Кочетков В.В. Филопатрия и дисперсия в популяции волка // Сиб. экол. журн. 2015. № 3. С. 388–397.
- Кочетков В.В. Новый аспект в понимании биоценотической роли домашних копытных животных в жизни волка (*Canis lupus* L.) // Экология. 2018. № 1. С. 1–9.
- Кудактин А.Н. Охотничьи повадки волков на Западном Кавказе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87 (1). С. 24–30.
- Лобашев М.Е. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. С. 3–11.
- Макридин В.П. Волк // Крупные хищники и копытные звери. Лес и его обитатели. М.: Лесная пром-сть, 1978. С. 8–50.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 220 с.
- Москвин Н. Волк Молого-Шекснинского междуречья // Охота и охотн. хоз-во. 1978. № 2. С. 26–28.
- Наумов Н.П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34 (6). С. 808–817.
- Нестеренко В.В. Формирование специализации питания волка на примере его взаимоотношений с кабаном в зоне южной тайги // Экология, поведение и управление популяциями волка / Сб. науч. трудов. М., 1989. С. 96–102.
- Павлов Д.С. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 1970. 145 с.
- Павлов М.П. Волк. М.: Лесная пром-ть, 1982. 208 с.
- Поляков А.Д. Некоторые черты поведения волков, выявленные методом тропления // Поведение волка. М.: АН СССР, 1980. С. 111–122.
- Промптов А.Н. Плейотропная геновариация Polimorpha у *D. funebris* // Журн. эксперим. биол. 1929. Т. 5 (3–4). С. 149–181.
- Симкин Г.Н. Запечатления и модификационные формы поведения животных // Зоол. журн. 1973. Т. 52 (10). С. 1437–1450.
- Слоним А.Д. Среда и поведение: формирование адаптивного поведения. Л.: Наука, 1976. 211 с.
- Собанский Г.Г. Звери Алтая. Ч. 1: Крупные хищники и копытные. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 414 с.
- Федосенко А.К., Жиряков В.А., Грачев Ю.А. Материалы по экологии и поведению волка в Северном Тянь-Шане и Джунгарском Алатау // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83 (3). С. 5–18.
- Halofsky J.S., Ripple W.J. Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA // Oecologia. 2008. V. 155. P. 869–877. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0956-z>
- Gazzola A., Capitani C., Mattioli L., Apollonio M. Livestock damage and wolf presense // J. Zool. 2008. № 274. P. 261–269.
- Mech L.D. The wolves of Isle-Royale // US Nat. Park Serv. Fauna Ser. 7. Wash. 1966. 210 p.
- Mech L.D. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. N.Y., Garden City: The Natural History Press, 1970. 384 p.
- Messier F., Crête M. Moose–wolf dynamics and the natural regulation of moose populations // Oecologia. 1985. V. 65 (4). P. 503–512. <https://doi.org/10.1007/BF00379664>
- Ripple W.J., Beschta R.L. Wolves, elk, willows, and trophic cascades in the upper Gallatin Range of Southwestern Montana, USA // Forest Ecol. Manag. 2004. V. 200. P. 161–181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.06.017>
- Theberge J.B., Strickland D.R. Changes in wolf numbers, Algonquin provincial park, Ontario // Can. Field. Natur. 1978. V. 92 (4). P. 395–398.
- Treves A., Jurewicz R.R., Naughton-Treves L. et al. Wolf depredation on domestic animals in Wisconsin, 1976–2000 // Wildlife Soc. Bull. 2002. V. 30 (1). P. 231–241.

Cognitive and Intellectual Behavior of the Wolf (*Canis lupus* L.): Barriers Preventing the Breeding of a Population of Elk (*Alces alces* L.) by a Predator

V. V. Kochetkov*

Central Forest State Natural Biosphere Reserve, Tver region, Nelidovsky district, Reserve, Russia

** e-mail: kvaldai@mail.ru*

An important component of animal life is behavior. The article examines two forms of behavior: cognitive, genetically fixed, and intellectual, acquired as an adaptation to the environment. The scientific novelty of the study lies in the interpretation of these forms using the example of nest-building, territorial and foraging behavior of families in the wolf population group. The conservatism of the cognitive and the plasticity of the intellectual are shown, which together ensure high vitality and stability of wolf populations in the biogeocenosis. As a result of a comparative analysis, it was found that with increasing contacts between a wolf and a moose (Central Forest Biosphere Reserve), and a wolf and a deer (Yellowstone National Park and southwestern Montana), changes in behavior occurred in the prey. In moose, this manifested itself in increased alertness, which made it difficult for the wolf to approach the prey at a distance for a successful attack, and deer left feeding areas, but with an increased risk of attack by a predator, and preferred safer habitats with better visibility to detect wolves. These are the consequences of turning on the natural caution reflex. Increased alertness or vigilance was a barrier against the predator eating the prey. But the wolf cannot change the genetically fixed process of killing the victim by changing the hunting strategy: moving from a short-term pursuit in case of an unsuccessful attack to a long one.

Keywords: wolf, elk, cognitive and intellectual behavior, nest building, territoriality, foraging, the effect of increased alertness, conservatism and plasticity of behavior

УДК 599.742.21+591.5

ИЗБИРАТЕЛЬНЫЙ ПО ПОЛУ ИНФАНТИЦИД И СОЦИАЛЬНОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ БУРОГО МЕДВЕДЯ

© 2023 г. С. В. Пучковский*

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

* e-mail: SVPuch@mail.ru

Поступила в редакцию 17.05.2023 г.

После доработки 12.06.2023 г.

Принята к публикации 19.06.2023 г.

Представлен аналитический обзор научных публикаций, содержащих материалы или обсуждение концепции сексуально избирательного инфантицида (СИИ) применительно к популяциям бурого медведя *Ursus arctos*. Эти представления базируются на довольно зыбкой почве — идее полового отбора. Сама концепция СИИ сложилась в значительной мере на основе материалов, полученных при изучении внутривидовых отношений в популяциях льва *Panthera leo*. Однако факты из поведенческой экологии льва, которые накапливаются относительно быстро, могут толковаться довольно многозначно, и даже только в применении к этому виду концепция СИИ выглядит недостаточно убедительно и явно излишне антропоморфна. Инфантицид, каннибализм и их сочетание регистрируются в популяциях и льва, и бурого медведя. Однако поведенческая экология этих видов существенно различается. Для популяций бурого медведя характерны: ярко выраженная сезонность размножения; наличие у медведиц репродуктивного интервала, который может существенно различаться в разных по условиям обитания популяциях и варьирует от 1 до 5 лет; модели брачных отношений могут различаться от нестрогой моногамии до панмиксии. В пределах помета бурой медведицы возможно множественное отцовство. Также для популяций бурого медведя характерны многие черты социальности, образ жизни медведей — одиночно-групповой. Вряд ли правильно относить бурого медведя (и другие виды медведей) к однозначно несоциальным. Из проведенного анализа публикаций по поведенческой экологии бурого медведя следует, что применение концепции СИИ без существенных дополнений вряд ли полезно для понимания внутривидовых отношений этого вида.

Ключевые слова: бурый медведь, лев, избирательный инфантицид, избыточность, половой отбор, социальность

DOI: 10.31857/S0042132424010048, EDN: RXZTTF

ВВЕДЕНИЕ

Аналитические обзоры распространения инфантицида среди млекопитающих представлены в публикациях (Hrdy, 1979; Ebensperger, 1998; Knörnschild et al., 2011; Lukas, Huchard, 2014). Их авторы обсуждают ряд гипотез (основных названо четыре-пять) о биологическом значении инфантицида, при этом обращаются к идее полового отбора (Darwin, 1886). Как среди современников Дарвина, так и в последующем не было единого мнения в оценке справедливости его учения о половом отборе. Это учение так и не обрело статуса научной теории, и во многих публикациях, выполненных за полтора века, констатируется описательность фактических материалов, малая степень определенности и дис-

куссионность представлений о половом отборе (Морган, 1936; Майр, 1968; Шмальгаузен, 1969; Любищев, 1973; Грант, 1980; Пучковский, 2013; Панов, 2014; Glutton-Brock, Vincent, 1991). Несмотря на шаткость концептуальной основы в виде идеи полового отбора, представления о сексуально избирательном инфантициде (СИИ), подкрепляемые результатами исследований популяций льва, обрели заметную популярность и нашли отражение в публикациях, посвященных поведенческой экологии бурого медведя (Bellemain et al., 2005; Ballesteros et al., 2021; Ito et al., 2022). В этой сфере науки продолжается традиция эволюционной биологии двух прошлых веков (Воронцов, 1999): имея некоторую биологическую эрудицию, взяв на вооружение

идею панселекционизма (все в выживших биосистемах есть результат естественного отбора (Любичев, 1973; Левонтин, 1978)), можно на материалах по биологии, например, бурого медведя порассуждать об отборе медведицами самцов, самцами — медведиц, теми и другими — медвежат, не забыв про конкуренцию гамет (Грант, 1980; Bellemain et al., 2005) и про отбор на успех в размножении (Майр, 1968, с. 168–169; Lukas, Huchard, 2014; Morehouse et al., 2021). Объективности ради отметим, что концепция СИИ по отношению к популяциям бурого медведя характеризуется некоторыми исследователями как дискуссионная и нуждающаяся в уточнении и развитии (Пучковский, 2023; Bellemain et al., 2005, 2006; Frank et al., 2017).

Цель статьи — аналитический обзор опубликованных материалов и имеющихся мнений относительно пригодности гипотезы СИИ для понимания поведенческой экологии и социальной организации популяций бурого медведя.

КОНЦЕПЦИЯ СЕКСУАЛЬНО-ИЗБИРАТЕЛЬНОГО ИНФАНТИЦИДА

Удобным объектом, который оказался доступным для изучения в природных условиях и поведенческая экология которого, видимо, послужила образцом для формирования концепции СИИ, оказался лев *Panthera leo* (Packer, Pusey, 1995). Гипотеза полового отбора предполагает, что инфантицид является репродуктивной стратегией, согласно которой особи мужского пола убивают потомство конкурирующих самцов, чтобы увеличить свой собственный репродуктивный вклад (Trivers, 1972; Packer, Pusey, 1995). В случае успеха самец лишает кормящую самку детенышей, вследствие чего лактация прерывается. У самки происходит гормональный сдвиг, и в ближайшие дни наступает эструс. Самец (или самцы — резиденты львиного прайда) получает шанс спариться с этой самкой и внести в ближайшие поколения именно своих потомков и свои гены. Такой вариант внутривидовых отношений и последовательности событий при размножении выявлен на материалах, полученных при изучении львиных прайдов (Schaller, 1972; Packer, Pusey, 1995; Grinnell, McComb, 1996). Выигрыш самцов — выживание в составе прайда, что обеспечивается коллективной охотой, и успех в противостоянии конкурентам мужского пола. Потеря лактирующими самками детенышей, видимо, окупается защищенностью и успешной охотой при обитании в прайде. В концепции СИИ самец льва характеризуется как природный селекционер, озабоченный увеличением собственного вклада в генофонд

прайда. Интересно, что в сравнительно ранней обзорной публикации (Hrды, 1979) основной предмет обсуждения — последствия инфантицида, осуществляемого самцами, для репродуктивных стратегий самок. Однако широкую известность среди исследователей, изучающих крупных хищных млекопитающих, получила репродуктивная стратегия именно самцов.

Модель СИИ нашла среди зоологов не только сторонников, но и оппонентов. В анонимной статье (<https://felidae-g2n.jimdofree.com/panthera/panthera-leo/%D1%81%D0%BE%D1%86%D0%B8%D1%83%D0%BC-%D0%BVD1%8C%D0%B2%D0%BE%D0%B2/> дата обращения 27.04.2023) представлен полезный аналитический обзор публикаций о социальности и особенностях репродукции в популяциях львов, достаточно подробно изученных. Существенны уточнения по биологии этого вида, названные в обзоре. Вот некоторые из них: не все львы организованы в прайды; самки в прайде более филопатричны, чем самцы; жизнь самцов-лидеров (производителей) в прайде редко превышает 2 года, то есть элиминация (и, соответственно, оборот) самцов весьма интенсивна; социальная организация разных популяций львов может существенно различаться; изучение родственной близости потомков (методами молекулярной биологии и радиослежения) показало, что и самцы, и самки львов могут спариваться и за пределами своего прайда.

Уже из цитируемых фрагментов обзора можно заключить, что концепция СИИ даже в применении к популяциям льва не очень убедительна, и факты из поведенческой экологии львов могут толковаться довольно многозначно. В частности, возникает вопрос: так ли уж значим вклад самцов-производителей в генофонд прайда, если время их индивидуального лидерства в среднем 2 года и лишь очень редко достигает 4 лет? Достойны внимания и выявленные факты реализации самками контрстратегий, которые направлены на противодействие детоубийству самцами львов (Hrды, 1979; Ebensperger, 1998). Львицы, находящиеся в составе прайда, могут противодействовать вторжению чужих самцов, в частности, вероятность таких событий может снижаться совместным ревом взрослых самок (Grinnell, McComb, 1996).

ИНФАНТИЦИД В ПОПУЛЯЦИЯХ БУРОГО МЕДВЕДЯ

Инфантицид (детоубийство) — практика, свойственная множеству животных видов (Hrды, 1979; Pusey, Packer, 1994; Ebensperger, 1998) и также зарегистрированная в популяциях бурого

медведя *Ursus arctos* (Смирнов, 2017, 2021; Пучковский, 2023; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Morehouse, Boyce, 2017). Виновниками детоубийства обычно оказываются взрослые самцы, но в редких случаях на такие действия способны медведицы Камчатки (Гордиенко, 2012).

Отметим, что популяции льва и бурого медведя по социальной организации различаются очень сильно (см. ниже). Тем не менее самец бурого медведя (как и льва) тоже изображается некоторыми авторами как своего рода селекционер, озабоченный вкладом в генофонд популяции именно своих генов (Bellemain et al., 2005, 2006). Насколько целесообразно детоубийство в такой форме для выживания популяций бурого медведя — большой вопрос. Некоторые зарубежные коллеги предполагают, что бурые медведи-самцы целенаправленно выслеживают и преследуют конспецифичные семьи, стараясь убить медвежат (Swenson et al., 2001). Считается, что гибель детенышей инициирует включение у медведицы эстрального цикла (Craighead et al., 1969; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014). Через несколько дней она готова к спариванию, а самец получает шанс передать потомству именно свои гены. На мой взгляд, в “медвежьей” модели СИИ заложена изрядная доля антропоморфизма. Фактов детоубийства из разных частей ареала этого вида известно достаточно много, однако их значение для популяции является предметом дискуссии (McLellan, 2005; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014). Для ответа на вопрос о полезности/вредности инфантицида для популяции потребуются дальнейшие исследования с применением методов генетического мониторинга и социальной этологии.

О вероятном значении инфантицида для популяций бурого медведя в научных публикациях высказано несколько основных гипотез: внутривидового хищничества; детоубийства как части механизма внутривидового регулирования; конкуренции за пищевые ресурсы; СИИ; случайных аномалий социальности. Имеются также варианты в пределах этих гипотез. Их доказанность на сегодня явно недостаточна, эти логические построения продолжают оставаться темой обсуждения специалистов в биологии бурого медведя (McLellan, 2005; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014; Yellowstone grizzly..., 2017, с. 43; Penteriani et al., 2020; Ballesteros et al., 2021; Ito et al., 2022) и служат “своего рода тренажерами для кабинетных упражнений” (Пучковский, 2023, с. 83). Для меня очевидно некоторое ограничение инфантицидом численности популяции и его влияние на поведение и размещение по территории потенциальных объектов нападения со сто-

роны сильного и агрессивного самца: медвежат и медвежьих семей, молодых или ослабленных конспецифичных особей. Существенное эволюционное следствие угрозы инфантицида — выработка разных форм оборонительного поведения медведицы, имеющей медвежат, которые включаются при появлении взрослого медведя (Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Гордиенко, 2012; Ebensperger, 1998). Можно также предположить, что агрессивная реакция на людей имеет ту же природу, и медведица реагирует на приближение человека к медвежатам так же, как и на взрослого самца своего вида, угрожающего благополучию ее медвежат (Пучковский, 2009).

Столь интимная черта поведения бурых медведей, обитающих в закрытых (лесистых) ландшафтах, доступна визуальным регистрациям лишь в редких случаях; непосредственно и сравнительно чаще она обнаруживается в особо благоприятных для визуальных наблюдений (открытых) ландшафтах. На территории Южно-Камчатского заказника 37 случаев нападения взрослых самцов на медвежьи семьи и 2 случая нападения одиночных взрослых самок на медвежат (Гордиенко, 2012). Автор этого исследования также отмечает, что в общей массе наблюдений крупные старые самцы (ширина пальмарной мозоли 22–24 см) заметной репродуктивной активности во время гона не проявляют, но агрессивное поведение в отношении медвежат, медведиц и молодых медведей у этих зверей проявляется и во время гона, и в осенний (нажировочный) период.

По отдельным наблюдениям или косвенным признакам реальность инфантицида признается для многих популяций бурого медведя России (Воронов, 1974; Медведи..., 1993; Гилязов, 2011; Данилов, Тирпонен, 2011; Смирнов, 2017) и зарубежья (Stringham, 1980; Bunnell, Tait, 1981; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Yellowstone grizzly..., 2017; Penteriani et al., 2020; Ballesteros et al., 2021; Ito et al., 2022). Предполагаю, что представления о биологической значимости инфантицида пока складываются, в основном, за счет возможностей умозрительного творчества при замедленном накоплении фактической основы. Допускаю также, что инфантицид, как и каннибализм, есть свойство не только отдельных популяций бурого медведя, но и вида в целом. Более того, инфантицид зарегистрирован также в популяциях полярного *U. maritimus* (Derocher, Stirling, 1990) и гималайского *U. thibetanus* (Колчин, 2019; Tamatani et al., 2021) медведей.

Итак, многочисленные факты надежно свидетельствуют: смертельную опасность для медвежат представляют взрослые самцы сво-

ей популяции (Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Гордиенко, 2012; Stringham, 1980; Bunnell, Tait, 1981; Dahle, Swenson, 2003; McLellan, 2005; Steyaert et al., 2013). Зафиксированы наблюдения зарубежных авторов, свидетельствующие о том, что в природе в период гона потерявшая медвежат из-за инфантицида медведица через несколько дней может вновь обрести готовность к спариванию (Craighead et al., 1969; Swenson et al., 2001; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014). Однако такую причинно-следственную связь названных событий нельзя считать обязательным правилом для популяций бурого медведя (см. ниже).

КАННИБАЛИЗМ В ПОПУЛЯЦИЯХ БУРОГО МЕДВЕДЯ

Каннибализм (внутривидовое хищничество) распространен в животном мире (Polis, 1981), включая класс млекопитающих, а среди них отряд хищных Carnivora. Согласно опубликованному обзору (Пучковский и др., 2017), каннибализм бурых медведей зарегистрирован в 11 субъектах РФ пяти федеральных округов России: Северо-Западного, Южного, Приволжского, Уральского и Сибирского. Факты внутривидового хищничества регистрируются в единичных случаях, хотя очевидно, что значительная часть явлений внутривидовой биологии остается скрытой от человека.

Каннибалами обычно оказывались более крупные звери, почти во всех случаях, когда половая принадлежность авторами публикаций регистрировалась, это были самцы. Известны исключения: поведение двух медведиц на Камчатке (Гордиенко, 2012). Каннибалами проявили себя шатуны в республике Коми (Нейфельд, 2004) и единственный шатун, обнаруженный в Кировской обл. (Торопов, 1991). В двух зарегистрированных случаях (Мурманская и Томская обл.) взрослые медведи убили и съели медвежат (Жданов, Павлов, 1972; Гилязов, 2011). Из обзора обобщающих публикаций также следует, что, начиная от бас. Енисея, Алтайско-Саянской горной страны и далее к востоку, факты каннибализма регистрируются в популяциях бурого медведя всех сибирских и дальневосточных субъектов РФ (Бромлей, 1965; Кучеренко, 1983; Медведи..., 1993; Чернявский, Кречмар, 2001; Смирнов, 2017), включая Камчатский край (Честин и др., 2006; Гордиенко, 2012). За весь период наблюдений (1996–2005 гг.) на модельных площадках в Южно-Камчатском федеральном заказнике исследователями было зафиксировано визуально и по следам 37 случаев нападения самцов на медвежьи семьи (при этом погибли

44 медвежонка и 5 медведиц); дважды одиночные взрослые самки нападали на медвежат (убит и съеден один сеголеток). В пяти эпизодах погибли и были съедены пять средних по размерам медведиц, из них две с двумя сеголетками, остальные три имели по одному сеголетку. Все погибшие при защите медвежат самки по размерам были значительно (в 2–2.5 раза) меньше самцов (Гордиенко, 2012, с. 113).

В Кантабрийских горах (Испания), где обитают около 200 бурых медведей, зарегистрирован случай нападения в брачный период самца бурого медведя на семью с медвежонком-сеголетком (Ballesteros et al., 2021). Медведица пыталась защитить медвежонка, но была убита. Нападавший самец кормился на ее туше несколько дней. В Норвегии и Швеции каннибализм бурого медведя хорошо известен и основательно изучается (Swenson et al., 2001). В Северной Америке внутривидовое хищничество бурого медведя изучается многими коллективами исследователей в течение многих лет. Например, из 6976 экскрементов гризли Йеллоустонской экосистемы, собранных за 1975–1990 гг., 12 содержали остатки гризли и 10 — барибала *U. americanus* (Mattson et al., 1992). Очевидно, что присутствие шерсти и других останков в экскрементах может быть следствием не только внутривидового хищничества, но и поедания трупов зверя, погибшего от неизвестной причины.

Каннибализм бурого и других видов медведей расценивается зоологами как существенная часть механизма саморегуляции численности и состава популяций (Polis, 1981; Mattson et al., 1992; Swenson et al., 2001; Miller et al., 2003). Этого теоретического положения придерживаются и наши соотечественники (Пажетнов, 1990а; Данилов, 2017; Смирнов, 2017).

Представленный обзор публикаций дает основания сделать вывод: каннибализм бурого медведя широко распространен в пределах ареала вида и может рассматриваться как адаптация общевидового значения (Кожечкин, Смирнов, 2017; Пучковский и др., 2017).

Зарубежные коллеги опубликовали обзор достоверных случаев каннибализма медведей мира (Allen et al., 2022), причем в обзор не включались результаты анализа экскрементов. Из этой работы следует, что из восьми видов медведей внутривидовое хищничество свойственно четырем: барибалу, бурому, гималайскому, полярному. Среди этих видов повышенной частотой зарегистрированных фактов каннибализма заметно выделяется полярный медведь. Но этот же вид среди названных четырех и плотояден в наибольшей степени.

ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ БУРОГО МЕДВЕДЯ

Итак, инфантицид, каннибализм и сочетание этих форм внутривидовых отношений встречаются в популяциях льва и бурого медведя. Однако можно ли по аналогии с популяциями льва уверенно приписывать бурому медведю стратегию СИИ? Далее обсуждаются характеристики популяций бурого медведя, в том числе те, которые не свойственны (или свойственны в малой степени) популяциям льва, но являются правилом (или не представляют редкости) для популяций бурого медведя. Социальность бурого медведя тоже заметно отличается от таковой льва и обсуждается в особом разделе.

Популяции бурого медведя характеризует ярко выраженная сезонность размножения (Строганов, 1962; Гептнер и др., 1967; Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Смирнов, 2017; Пучковский, 2023; Couturier, 1954; Bears..., 1994), причем гон происходит в бесснежный период, а рождение медвежат — в период зимнего сна в берлогах.

Для львиц с прекращением лактации (вне зависимости от причины) правилом является наступление эструса и отсутствие временного перерыва в размножении.

Для медведиц правилом (с некоторыми исключениями) оказывается репродуктивный интервал (Пучковский, 2023; Yellowstone grizzly..., 2017). Считается, что в средней полосе России медведица участвует в гоне раз в два года, хотя в более южных частях ареала и в неволе медведицы могут рожать каждый год (Гептнер и др., 1967; Пажетнов, 1990а). Согласно работам зарубежных коллег, интервал между рождениями в популяциях североамериканского бурого медведя варьирует от 1 до 5 лет (Stringham, 1980; Ballard et al., 1982; McLellan, 1989), средние значения этого показателя близки к 2.5–3 годам. В провинции Альберта (Канада) средний интервал между пометами у медведицы составляет 4.4 года (Garshelis et al., 2005). Как следует из обобщающей публикации (Yellowstone grizzly..., 2017), североамериканские бурые медведи из мест с более суровым климатом и длительной зимой созревают позднее, и паузы между рождениями медвежат у них продолжительней. Согласно этой сводке, в Северной Америке средний интервал между рождениями — 3 года и более. Обработка многолетних материалов, полученных на 20 обследованных территориях (Швеция, Аляска, Канада, континентальные США), показала, что в среднем бурые медведицы рожают медвежат каждые 3 года (Schwartz et al., 2003). На о. Хоккайдо интервалы между рождениями обычно составляют 2, реже — 3 года (Moriwaki et al., 2017).

Согласно экспертной оценке (Завацкий, 2004), таков же режим участия в размножении медведей Западного Саяна.

Особый пример представляет реликтовая популяция бурого медведя, обитающая в Апеннинах (Центральная Италия), которую основательно изучали с 2005 по 2014 гг. (Tosoni et al., 2017a, 2017b), и ее мониторинг продолжается. Медведицы этой популяции перестают кормить медвежат приблизительно в возрасте 1.4 года, но интервал между рождениями у медведиц составляет в среднем 3.7 года! Замедленный темп размножения апеннинской популяции авторы исследования объясняют давней изоляцией и предполагаемым высоким уровнем инбридинга (Tosoni et al., 2017a, 2017b). Высказано предложение (Ciucci, Voitani, 2008) считать эту популяцию особым подвидом *U. a. marsicanus*.

Репродуктивный интервал медведиц в заново созданной растущей популяции медведей из Северной Италии (Groff et al., 2017) составил 2.12 года.

В Национальном парке Деосай (Пакистан) проводится мониторинг реликтовой популяции гималайского бурого медведя *U. a. isabellinus* (Nawaz et al., 2008), которая охраняется с 1993 г. и с тех пор прирастала на 5% ежегодно. Как предполагают цитируемые авторы, прирост происходил за счет размножения и иммиграции, причем популяция имела очень низкие собственные репродуктивные характеристики. Разовая плодовитость местной популяции в среднем — 1.33 медвежонка, начало размножения медведиц — 8.25 лет, репродуктивный интервал медведиц — 5.8 лет, период семейной жизни — 4.2 года.

Как следует из краткого обзора материалов о репродуктивном интервале популяций бурого медведя, не прослеживается обязательной причинно-следственной связи между окончанием лактации или периода семейной жизни с наступлением течки.

Описаны разные модели брачных отношений в популяциях бурого медведя. Медведица может спариваться в один сезон с одним самцом (Пажетнов, 1990а; Couturier, 1954), либо с несколькими (Строганов, 1962; Couturier, 1954; Craighead et al., 1969; Schwartz et al., 2003; Yellowstone grizzly..., 2017). Бурые медведи Камчатки в период гона ведут себя примерно так же, как и медведи Йеллоустона (Yellowstone grizzly..., 2017), спариваясь с разными партнерами (Николаенко, 2003; Гордиенко, 2012). В целом многие характеристики гона бурого медведя в природе, видимо, весьма изменчивы, все еще недостаточно полно изучены и освещены в литературе (Steyaert et al., 2012; Moriwaki et al., 2017). Но есть

достаточные основания присоединиться к заключению (Steyaert et al., 2012), что в популяциях бурого медведя возможны разные модели брачных отношений: от нестрогой моногамии до полиандрии и полигинии, либо даже их сочетания. Применение методов анализа ДНК из материалов, полученных в популяциях бурого медведя Скандинавии и Северной Америки, позволило установить, что медвежата из одного помета могут иметь разных отцов (Bellemain et al., 2005; Yellowstone grizzly..., 2017). Исследование, проведенное на о. Хоккайдо, показало, что в местной популяции бурого медведя множественное отцовство в пределах одного помета зафиксировано с вероятностью 14.6–17.1% (Shimozuru et al., 2019). С меньшей частотой случаются факты инбридинга. Цитируемые авторы полагают, что расселение взрослых особей, особенно самцов, снижает вероятность инбридинга и его отрицательных последствий.

СОЦИАЛЬНОСТЬ БУРОГО МЕДВЕДЯ

В ряде публикаций высказывается достаточно определенная точка зрения, в соответствии с которой бурый медведь отнесен к несоциальным, одиночно живущим видам (Гептнер и др., 1967; Seton, 1937; Couturier, 1954; Swenson et al., 2001; Støen et al., 2005; Bellemain et al., 2005; Steyaert et al., 2014).

Представлена и противоположная точка зрения, из которой следует, что для популяций бурого медведя (а также других видов медведей) характерны многие проявления социальности (Пажетнов и др., 1999; Колчин, 2015; Пучковский, 2023; Stonorov, Stokes, 1972; Egbert, Stokes, 1976; Derocher, Stirling, 1990; Gilbert, 1999). Предложена (Пажетнов, 1990а, 1990б) и поддерживается многими авторами (Кудактин, Честин, 1993; Юдин, 2011; Смирнов, 2017; Пучковский, 2023) логически стройная схема парцеллярного устройства сообществ бурого медведя: доминирующий самец является организатором, поблизости от которого располагаются более слабые сородичи, в том числе взрослые самцы. Большое значение придается (Данилов, 2017) динамичности социальных отношений в зависимости от обеспеченности пищей, особенностей распределения медведиц — с медвежатами и без них.

Часть жизни, действительно, медведи (эта часть особенно велика у самцов) проводят как одиночные животные, однако и у них есть периоды совместной жизни (в семье, гонной группе и проч.), и отмечены другие проявления социальности. Я придерживаюсь мнения (Пучковский, 2009, 2023), что образ жизни бурых медведей характеризуется как одиночно-групповой. С

функцией воспроизведения связаны кратковременные объединения взрослых зверей в гонные группы с очень напряженными отношениями между членами группы, а также семейные группы, которые объединяют медведей на более длительный срок — год и более (Чернявский, Кречмар, 2001; Смирнов, 2017; Пучковский, 2018, 2023; Egbert, Stokes, 1976; Gilbert, 1999). Млекопитающим свойственно создавать временные скопления особей (агрегации) в местах с благоприятными условиями (Панов, 2010). При значительной концентрации пищевых ресурсов медведи тоже способны проявлять некоторую терпимость к совместному пребыванию на ограниченной территории, образуя агрегации (Тирронен, 2010; Смирнов, 2017; Egbert, Stokes, 1976; Gilbert, 1999; Lewis, Lafferty, 2014; Sorum et al., 2023). В условиях неволи при удовлетворительной обеспеченности пищей также обнаруживается некоторая толерантность и даже привязанность между отдельными зверями (Colmenares, Rivero, 1983a, 1983b). Все названные свойства популяций бурого медведя и динамика их соотношения могут рассматриваться как примеры своеобразного уровня социальности в популяциях этого вида.

Семейные группы в популяциях бурого медведя хорошо известны (Гептнер и др., 1967; Пажетнов, 1990а; Медведи..., 1993; Данилов, 2017; Пучковский, 2023; Couturier, 1954; Bears..., 1994; Yellowstone grizzly..., 2017), в них медведи проводят первые годы жизни: от одного до четырех. Родственные отношения могут сказываться и на поведении молодых зверей в первые годы самостоятельной жизни: медвежата-лончаки могут держаться вместе до наступления берложного периода; нам известны примеры, когда молодая медведица с потомством (сеголетки) держалась поблизости от медведицы-матери, у которой были медвежата очередной генерации, а в другом случае два лончака весь летний сезон держались совместно (без медведицы) на ограниченной территории близ нашего лагеря. Подобные терпимые отношения между медведицами (мать и дочь) подтверждены на материалах Европейского Севера РФ (Данилов, 2017). Согласно исследованиям, проведенным в Швеции, предполагается, что у самок бурого медведя возможны территориальные отношения двух типов: одиночное использование территории и групповое (Støen et al., 2005). Работа, сделанная в Финляндии (использовались генетические методы и радиоошейники), показала наличие положительной корреляции между близостью расположения индивидуальных территорий медведиц и степенью их родства (Olejarz et al., 2022).

Взрослая самка для самцов бурого медведя — фактор интеграции в гонные группы из двух или

более особей (Пучковский, 2018, 2023). Отношения между членами такой группы являются очень напряженными; при этом с утратой самкой привлекательности для самцов (окончание поры эструса) гонная группа быстро распадается.

Источники достаточно богатых пищевых ресурсов также могут стать причиной интеграции и формирования на этой основе более или менее тесных агрегаций медведей. Свое значение имеют концентрация пищи в сочетании с более или менее узкой локализацией, наличие семейных отношений; в агрегации медведей также устанавливается своя временная иерархия с элементами толерантности, доминирования и агрессии (Пажетнов, 1990б; Гордиенко, 2012; Смирнов, 2017; Gilbert, 1999). Т.А. Гордиенко (Гордиенко, 2012) приводит много примеров наблюдений за медведями Камчатки, в частности описывает пять образцов активного социального поведения, ряд поведенческих форм, которые свойственны медведям при встрече с незнакомым самцом одного высокого ранга и т.д. Полное отсутствие терпимости к особям своего вида свойственно медведям-шатунам (Строганов, 1962; Бромлей, 1965; Смирнов, 2017; Пучковский, 2021), для которых любое другое животное (своего или другого вида) или человек — потенциальная жертва.

Из обобщающей публикации (Пучковский, 2023) следует, что образ жизни бурого медведя обнаруживает значительную динамичность в пространственном и временном аспектах. Соответственно, уровень изменчивости социальных отношений в популяциях этого вида зависит от эколого-географических различий регионов, обеспеченности пищевыми ресурсами, многолетней динамики урожая наживочных кормов, сезонности воспроизводства популяций бурого медведя.

В естественных объединениях особей бурого медведя прослеживается иерархия и элементы территориальных отношений (указано выше). При содержании в неволе исследователи обнаруживают становление отношений доминирования/подчинения уже в группах медвежат-сеголетков (Пажетнов, 1990а; Пажетнов и др., 1999). В отечественной литературе иногда используется очень спорная возрастная категория “пестун” (Миддендорф, 1851; Гептнер и др., 1967): медвежонок-нянька, который якобы проявляет заботу о младших медвежатах. Не все специалисты признают реальность такого персонажа из медвежьих семей. Однако сотрудники центра спасения медвежат, основанного в Тверской обл. В.С. Пажетновым, в своей богатой практике наблюдений за медвежатами отмечали реальные примеры заботливого отношения некоторых из них к мед-

вежатам, отстающим в развитии (Пучковский, 2023, с. 67).

Все названные свойства популяций бурого медведя и динамика их соотношения могут рассматриваться как причины (факторы) поддержания и адаптивной самоподстройки своеобразного уровня социальности популяций этого вида. Обсуждение темы дает основания для утверждения: в популяциях бурого медведя имеется некоторый уровень социальности, отличающийся от типовых крайностей в понимании социальности животных различных таксонов (Панов, 2010) прежде всего своей динамичностью. Социальность в подобной форме свойственна также барибалу (Jonkel, Cowan, 1971; Gilbert, 1999; Stringham, 2012), полярному (Derocher, Stirling, 1990) и гималайскому медведям (Юдин, 2011; Колчин, 2015).

Принято считать, что самцы льва отличаются своих львят от потомков других самцов. Насколько я знаю, нет доказательств, что способностью различать своих и чужих потомков обладают самцы бурого медведя. Зато использование генетических методов при исследовании популяций этого вида доказывает, что множественное отцовство в пределах выводка вполне реально (отмечено выше).

Биология бурого медведя обнаруживает в пространственной организации популяций этого вида взаимодействие двух тенденций: дезинтеграции (разобщения) и интеграции (Пучковский, 2023). Необходимость избирательного использования природных ресурсов (пространственных, пищевых, защитных и т.д.) и избегания опасных факторов вынуждает медведей распределяться по территории. Однако в определенные моменты времени появляется необходимость сократить дистанцию между особями либо даже тесно общаться в составе агрегаций, семейных и гонных групп: обнаруживается сезонно реализуемая тенденция к интеграции. Динамичность взаимодействия этих двух тенденций обеспечивается коммуникациями, в составе которых работают дистанционные сигнальные системы (Наумов, 1973; Темброк, 1977; Пажетнов, 1990а; Биологическое сигнальное..., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Напомним о панселекционизме: это концепция, в соответствии с которой все в организации живых систем есть только адаптивное и является результатом естественного отбора (Любищев, 1973; Нельсон, 1988; Пучковский, 2013; Gould, 1977; Goldsmith, 1990). В действительности организация биосистем любого уровня включает в себя адаптивные, нейтральные и даже умерен-

но вредные фрагменты (Северцов, 1939; Любичев, 1982; Шмальгаузен, 1982; Кимура, 1985; Лима-де-Фариа, 1991; Пучковский, 1999; Vosk, 1980).

Концепция СИИ сформулирована как обобщение сведений о внутривидовой борьбе за существование животных разных классов (Hrdy, 1979), в том числе млекопитающих нескольких отрядов (Ebensperger, 1998; Knörnschild et al., 2011; Lukas, Huchard, 2014).

Предполагается, что стратегия СИИ свойственна популяциям льва, которые из всех крупных хищных зверей наиболее доступны для изучения и в отношении которых достигнут значительный прогресс в накоплении знаний о внутривидовых отношениях. Центральное место в этой концепции занимает активная роль взрослых самцов, которые убивают львят — потомков других самцов и обеспечивают воспроизводство и сохранение в популяции собственных потомков и, соответственно, собственных генов.

Обсуждение особенностей внутривидовых отношений в популяциях бурого медведя обнаруживает черты значительного своеобразия и отличия от внутривидовой борьбы в популяциях льва. В чистом виде “львиная” модель СИИ мало соответствует накопленным знаниям о внутривидовых отношениях в популяциях бурого медведя. На мой взгляд, концепция СИИ — пример антропоморфной вербальной модели, которая нуждается в замене на более перспективную концепцию.

Я склонен обратиться к концепции избыточности живых систем (Пучковский, 1998, 1999): некоторый избыток медвежат в популяциях бурого медведя обеспечивает воспроизводство, восстановление популяции после депрессии, потенциал для расширения ареала и т.д. В условиях нестабильности продукции пищевых ресурсов (или их недостаточной доступности) это — пищевой ресурс на черный день. Кроме того, надо учесть цикличность участия в размножении медведиц — рождение ими медвежат однажды в два, три и более лет, в силу чего в популяции образуется избыток самцов, готовых к репродуктивным услугам в период гона. В это время самцы озабочены реализацией своего репродуктивного потенциала, но готовность к размножению означает также повышенную агрессивность (пример качественной избыточности: Пучковский, 1999) и как следствие — инфантицид.

Наступление у медведицы эструса и ее готовности к спариванию, а в дальнейшем возможность вклада самца в генофонд популяции — необходимые для выживания популяции элементы репродукции. Но целевая установка

самца на сексуально избирательный инфантицид и воспроизводство именно собственных генов — телеология и антропоморфизм чистой воды. Нужно еще доказать, что убийца медвежат не был их отцом и что только он оплодотворит эту медведицу — их мать, поскольку течка у медведицы наступает не сразу, а в гонной группе может быть два и более самцов. В естественных условиях нет никакой гарантии, что все медвежата (их в семье может быть 2–4) будут нести его гены, поскольку медведица может спариваться с другими самцами, не являющимися доминантами.

Добавлю: значительная часть львов африканских популяций живет прайдами, в которых среди взрослых особей львицы обычно составляют большинство (Schaller, 1972; Packer, Pusey, 1995; Grinnell, McComb, 1996; Kotze et al., 2018). Видимо, у них нет резко выраженной сезонности размножения, обязательной в популяциях бурого медведя. В тех же популяциях бурого медведя, в которых эпизодически обнаруживается феномен шатунизма, в годы бескормицы происходит массовое появление и последующая гибель шатунов, среди которых большинство — взрослые самцы (Формозов, 1976; Смирнов, 2017; Пучковский и др., 2019; Пучковский, 2021). Вероятно, в следующие годы избыток самцов в гонных группах снижается, уменьшается и потенциал для избирательной элиминации.

Из названных особенностей поведенческой экологии бурого медведя следует, что концепция СИИ недостаточна для понимания внутривидовых отношений этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит редакцию журнала “Успехи современной биологии” и лично зав. редакцией Татьяну Юрьевну Павлову за качественную и высокопрофессиональную работу по редактированию статьи и подготовку ее к публикации.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо материалов исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Ред. А.А. Никольский, В.В. Рожнов. М.: КМК, 2013. 323 с.
Бромлей Г.Ф. Медведи юга Дальнего Востока СССР. М.: Л.: Наука, 1965. 120 с.

- Воронов В.Г. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 164 с.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция, 1999. 640 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Морские коровы и хищные // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высш. шк., 1967. 1004 с.
- Гилязов А. Медведь Лапландии // Охота охот. хоз. 2011. № 11. С. 8–12.
- Гордиенко Т.А. Бурый медведь полуострова Камчатка: экология, поведение, управление популяцией: Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2012. 225 с.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 384 с.
- Данилов П.И., Тирронен К.Ф. Мониторинг популяций бурого медведя Северо-Запада России // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком / Мат. VIII Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей (17–21 сентября 2011 г., Торопецкая биологическая станция “Чистый лес”). Великие Луки, 2011. С. 77–92.
- Жданов А., Павлов М. Агрессивность бурого медведя // Охота охот. хоз. 1972. № 6. С. 16–20.
- Завацкий Б.П. Снежный барс, бурый медведь и волк Саяно-Шушенского заповедника. Шушенское: Саяно-Шушенский биосферный заповедник, 2004. 127 с.
- Кимура М. Молекулярная эволюция. Теория нейтральности. М.: Наука, 1985. 394 с.
- Кожечкин В., Смирнов М. Каннибализм у бурых медведей Центральной Сибири // Охота охот. хоз. 2017. № 1. С. 12–18.
- Колчин С.А. Сложные социальные объединения гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) и эколого-поведенческие аспекты их формирования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120 (5). С. 36–45.
- Колчин С.А. Первый зарегистрированный случай каннибализма у гималайского медведя (*Ursus thibetanus*) на Дальнем Востоке России // Зоол. журн. 2019. Т. 98 (2). С. 222–226.
- Кудактин А.Н., Честин И.Е. Кавказ // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. С. 136–169.
- Кучеренко С.П. Экология и промысел бурого медведя юга Дальнего Востока // Экология и промысел охотничьих животных / Ред. Б.А. Михайловский, Г.И. Моныхов. М.: ВНИИОЗ, 1983. С. 123–132.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М.: Мир, 1991. 455 с.
- Любичев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 31–56.
- Любичев А.А. Проблема целесообразности // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 149–196.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. М.А. Вайсфельд, И.Е. Честин. М.: Наука, 1993. 519 с.
- Миддендорф А.Ф. Естественная история медведя обыкновенного (*Ursus arctos* L.). СПб: Тип. К. Вингебера, 1851. С. 187–296.
- Морган Т.Г. Экспериментальные основы эволюции. М.: Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.
- Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34 (6). С. 808–817.
- Нейфельд Н.Д. Бурый медведь // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника / Ред. А.В. Бобрецов. Сыктывкар: Коми книжное изд., 2004. С. 316–329.
- Нельсон Г. Викарианс и кладирика: историческая перспектива и выводы на будущее // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 400–422.
- Николаенко В.А. Камчатский медведь. М.: Логата, 2003. 120 с.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990а. 215 с.
- Пажетнов В.С. Территориальность у бурого медведя и определяющие ее факторы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990б. Т. 95 (2). С. 3–11.
- Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Пажетнова С.И. Методика выращивания медвежат-сирот для выпуска в дикую природу. Тверь: Алексей Ушаков и Ко, 1999. 48 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций / Ред. В.Е. Соколов. М.: Либроком, 2010. 424 с.
- Панов Е.Н. Половой отбор. Теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания. М.: КМК, 2014. 412 с.
- Пучковский С.В. Избыточность жизни. Ижевск: УдГУ, 1998. 376 с.
- Пучковский С.В. Избыточность живых систем: понятие, определение, формы, адаптивность // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60 (6). С. 642–653.
- Пучковский С.В. Человек и бурый медведь в России: как обеспечить бесконфликтное сосуществование и устойчивое развитие. Ижевск: УдГУ, 2009. 106 с.
- Пучковский С.В. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск: УдГУ, 2013. 443 с.
- Пучковский С. Гон бурого медведя // Охота охот. хоз. 2018. № 6. С. 8–11.

- Пучковский С.В. Бурый медведь в России: управление популяциями. Ижевск: УдГУ, 2021. 320 с.
- Пучковский С.В. Бурый медведь в России: пространственная организация и интеграция популяций. Ижевск: УдГУ, 2023. 368 с.
- Пучковский С.В., Рублёва Е.А., Буйновская М.С. Каннибализм бурого медведя // Вестник УдГУ. Биология. Науки о Земле. 2017. Т. 27 (3). С. 306–310.
- Пучковский С.В., Рублева Е.А., Буйновская М.С. Шатуны бурого медведя в России // Вестник УдГУ. Биология. Науки о Земле. 2019. Т. 29 (1). С. 124–136.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: АН СССР, 1939. 536 с.
- Смирнов М.Н. Бурый медведь в Центральной Сибири (образ жизни, поведенческая экология). Красноярск: Поликом, 2017. 292 с.
- Смирнов М. Медведицы и медвежата: особенности экологии // Охота охот. хоз. 2021. № 3. С. 12–14.
- Строганов С.У. Звери Сибири. Хищные. М.: АН СССР, 1962. 458 с.
- Темброк Г. Коммуникация у млекопитающих // Успехи соврем. териол. / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1977. С. 255–278.
- Тирронен К.Ф. Заметки о временных концентрациях медведей и возможности наблюдения за ними в естественной среде // Биологические ресурсы / Мат. междунар. науч.-практ. конф., посв. 80-летию Вят. ГСХА и 45-летию подготовки биологов-охотоведов (3–5 июня 2010 г., Киров). Киров: Вятская ГСХА, 2010. С. 279–281.
- Торопов В. Шатун // Охота охот. хоз. 1991. № 2. С. 45.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 309 с.
- Чернявский Ф.Б., Кречмар М.А. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) на Северо-Востоке Сибири. Магадан: ИБПС СВНЦ ДВО РАН, 2001. 73 с.
- Честин И.Е., Болтунов А.Н., Валенцев А.С. и др. Популяция бурого медведя полуострова Камчатка: состояние, управление и угрозы в 1990-х гг. // Бурый медведь Камчатки: экология, охрана и рациональное использование. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 6–42.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Юдин В.Г. Поведение гималайского медведя в репродуктивный период // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком / Мат. VIII Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей (17–21 сентября 2011 г., Торопецкая биологическая станция “Чистый лес”). Великие Луки, 2011. С. 304–319.
- Allen M.L., Krofel M., Yamazaki K. et al. Cannibalism in bears // *Ursus*. 2022. V. 33e10. P. 1–9. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-20-00031.2>
- Ballard W.B., Miller S.D., Spraker T.H. Home range, daily movements and reproductive biology of brown bear in Southcentral Alaska // *Can. Field-Natur.* 1982. V. 96 (1). P. 1–5.
- Ballesteros F., Palomero G., Blanco J.C., López-Bao J.V. Sexually selected infanticide or predation? Killing and consumption of a female brown bear in a male infanticide attempt // *Eur. J. Wildl. Res.* 2021. V. 67 (2). P. 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01466-6>
- Bears — their biology and management / Eds J.J. Claar, P. Schullery. Yellowstone National Park (YNP): Internat. Association for Bear Research & Paperback, 1994. 587 p.
- Bellemain E., Zedrosser A., Manel S. et al. The dilemma of female mate selection in the brown bear, a species with sexually selected infanticide // *Proc. R Soc.* 2005. V. 273. P. 283–291.
- Bellemain E., Swenson J.E., Taberlet P. Mating strategies in relation to sexually selected infanticide in a non-social carnivore: the brown bear // *Ethology*. 2006. V. 112. P. 238–246.
- Bock W.J. The definition and recognition of biological adaptation // *Integr. Compar. Biol.* 1980. V. 20 (1). P. 217–227.
- Bunnell F.L., Tait D.E.N. Population dynamics of bears — implications // Dynamics of large mammal populations / Eds C.W. Fowler, T.D. Smith. N.Y., Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: Wiley-Interscie., 1981. P. 75–98.
- Ciucci P., Boitani L. The Apennine brown bear: a critical review of its status and conservation problems // *Ursus*. 2008. V. 19 (2). P. 130–145.
- Glutton-Brock T., Vincent A. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females // *Nature*. 1991. V. 351. P. 58–60. <https://doi.org/10.1038/351058a0>
- Colmenares F., Rivero H. Displays occurring during conflict situations convey chemical and visual intimidation messages in bears living under captive group conditions // *Acta Zool. Fenn.* 1983a. V. 174. P. 145–148.
- Colmenares F., Rivero H. Male-male tolerance, mate sharing and social bonds among adult male brown bears living under group conditions in captivity // *Acta Zool. Fenn.* 1983b. V. 174. P. 149–151.
- Couturier M.A. L'ours brun (*Ursus arctos* L.). Grenoble, 1954. 905 p.
- Craighead J.J., Hornocker M.G., Craighead F.C. Reproductive biology of young female grizzly bears // *J. Reprod. Fert.* 1969. Suppl. 6. P. 447–475.
- Dahle B., Swenson J.E. Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears *Ursus arctos* // *J. Anim. Ecol.* 2003. V. 72 (4). P. 660–667. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00737.x>
- Darwin Ch. The origin of species: by means of natural selection, on the preservation of favoured races in the struggle for life. 6th ed. L.: J. Murray, 1886. 458 p.
- Derocher A.E., Stirling I. Observation of aggregating behavior in adult male polar bears (*Ursus maritimus*) // *Can. J. Zool.* 1990. V. 68 (7). P. 1390–1394.

- Ebensperger L.A.* Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals // *Biol. Rev.* 1998. V. 73. P. 321–346.
- Egbert A.L., Stokes A.W.* The social behavior of the brown bears on an Alaskan salmon stream // *Int. Conf. Bear Res. Manag.* 1976. V. 3. P. 41–56.
- Frank Sh.C., Ordiz A., Gosselin J. et al.* Indirect effects of bear hunting: a review from Scandinavia // *Ursus*. 2017. V. 28 (2). P. 150–164.
- Garshelis D.L., Gibeau M.L., Herrero S.* Grizzly bear demographics in and around Banff National Park and Kananaskis Country, Alberta // *J. Wildl. Manag.* 2005. V. 69. P. 277–297.
- Gilbert B.K.* Opportunities for social learning in bears // *Mammalian social learning: comparative and ecological perspectives* / Eds H.O. Box, K.R. Gibson. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1999. P. 225–235.
- Goldsmith E.* Evolution, neo-Darwinism and the paradigm of science // *Ecologist*. V. 20 (2). 1990. P. 67–73.
- Gould S.J.* Ever since Darwin. Reflections in natural history. N.Y., L.: Norton, 1977. 285 p.
- Grinnell J., McComb K.* Maternal grouping as a defense against infanticide by males: evidence from field playback experiments on African lions // *Behav. Ecol.* 1996. V. 7 (1). P. 55–59.
- Groff Cl., Bragalanti N., Pedrotti L.* Brown bear population in the Central Alps (Trentino, Italy) has stabilized // *Int. Bear News*. 2017. V. 26 (2). P. 14.
- Hrdy S.B.* Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females // *Ethol. Sociobiol.* 1979. V. 1. P. 13–40.
- Ito T., Katsushima H., Tomita K.M., Matsumoto T.* Infanticide or predation? Cannibalism by a brown bear in Hokkaido, Japan // *Ursus*. 2022. V. 33e13. P. 1–5. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-22-00006.1>
- Jonkel Ch.J., Cowan I.Mc.T.* The black bear in the spruce-fir forest // *Wildl. Monographs*. 1971. V. 27. P. 1–57.
- Knörnschild M., Ueberschaer K., Helbig M., Kalko E.K.V.* Sexually selected infanticide in a polygynous bat // *PLoS One*. 2011. V. 6 (9). P. e25001. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025001>
- Kotze R., Keith M., Winterbach Ch.W. et al.* The influence of social and environmental factors on organization of African lion (*Panthera leo*) prides in the Okavango Delta // *J. Mammal.* 2018. V. 99 (4). P. 845–858.
- Lewis T., Lafferty D.J.R.* Brown bears and wolves scavenge humpback whale carcass in Alaska // *Ursus*. 2014. V. 25 (1). P. 8–13. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-14-00004.1>
- Lukas D., Huchard E.* The evolution of infanticide by males in mammalian societies // *Science*. 2014. V. 346. P. 841–844.
- Mattson D.J., Knight R.R., Blanchard B.M.* Cannibalism and predation on black bears by grizzly bears in the Yellowstone ecosystem, 1975–1990 // *J. Mammal.* 1992. V. 73 (2). P. 422–425.
- McLellan B.N.* Dynamics of a grizzly bear population during a period of industrial extraction. 3. Natality and rate of increase // *Can. J. Zool.* 1989. V. 67 (8). P. 1865–1868.
- McLellan B.N.* Sexually selected infanticide in grizzly bears: the effects of hunting on cub survival // *Ursus*. 2005. V. 16 (2). P. 141–156.
- Miller S.D., Sellers R.A., Keay J.* Effects of hunting on brown bear cub survival and litter size in Alaska // *Ursus*. 2003. V. 14 (2). P. 130–152.
- Morehouse A.T., Boyce M.S.* Evaluation intercept feeding to reduce livestock depredation by grizzly bears // *Ursus*. 2017. V. 28 (1). P. 66–80.
- Morehouse A.T., Loosen A. E., Graves T. A., Boyce M.S.* The smell of success: reproductive success related to rub behavior in brown bears // *PLoS One*. 2021. V. 16 (3). P. e0247964. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247964>
- Moriwaki J., Shimozuru M., Tsuruga H. et al.* Estimation of reproductive parameters and their annual variation in brown bears of Hokkaido, Japan // *Ursus*. 2017. V. 27 (2). P. 99–109.
- Nawaz M.A., Swenson J.E., Zakaria V.* Pragmatic management increases a flagship species, the Himalayan brown bears, in Pakistan's Deosai National Park // *Biol. Conserv.* 2008. V. 141. P. 2230–2241.
- Olejarz A., Aspi J., Kojola I. et al.* Ain't nothing like family — female brown bears share their home range with relatives // *Diversity*. 2022. V. 14 (1). P. 1–15. <https://doi.org/10.3390/d14010041>
- Packer C., Pusey A.E.* The lack clutch in a communal breeder: lion litter size is a mixed evolutionary stable strategy // *Amer. Natur.* 1995. V. 145 (5). P. 833–841.
- Penteriani V., Zarzo-Arias A., del Mar Delgado M. et al.* Female brown bears use areas with infanticide risk in a spatially confined population spatially confined population // *Ursus*. 2020. V. 31 (2). P. 1–9.
- Polis G.A.* The evolution and dynamics of intraspecific predation // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 1981. V. 12. P. 225–251.
- Pusey A.E., Packer S.* Infanticide in lions: consequence and counterstrategies // *Infanticide and parental care* / Eds S. Parmigiani, F.S. vom Saal. Amsterdam: Harwood Acad., 1994. P. 277–299.
- Schaller G.B.* The Serengeti lion: a study of predator–prey relations. Chicago: Univ. Chicago Press, 1972. 504 p.
- Schwartz C.C., Keating K.A., Reynolds III H.V. et al.* Reproductive maturation and senescence in the female brown bear // *Ursus*. 2003. V. 14 (2). P. 109–119.
- Seton E.T.* Lives of game animals. V. 2. N.Y.: Literary guild of America, 1937. 746 p.
- Shimozuru M., Shirane Y., Tsuruga H. et al.* Incidence of multiple paternity and inbreeding in high-density brown bear populations on the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan // *J. Hered.* 2019. V. 110 (3). P. 321–331. <https://doi.org/10.1093/jhered/esz002>
- Sorum M.S., Cameron M.D., Crupi A. et al.* Pronounced brown bear aggregation along anadromous streams in interior Alaska // *Wildl. Biol.* 2023. V. 2023 (3). P. e01057. <https://doi.org/10.1002/wlb3.01057>

- Steyaert S.M.J.G., Endrestøl A., Hackländer K. et al. The mating system of the brown bear *Ursus arctos* // Mammal Rev. 2012. V. 42 (1). P. 12–34.
- Steyaert S.M.J.G., Kindberg J., Swenson J.E., Zedrosser A. Male reproductive strategy explains spatiotemporal segregation in brown bears // J. Anim. Ecol. 2013. V. 82 (4). P. 836–845.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12055>
- Steyaert S.M.J.G., Swenson J.E., Zedrosser A. Litter loss triggers estrus in a nonsocial seasonal breeder // Ecol. Evol. 2014. V. 4 (3). P. 300–310.
<https://doi.org/10.1002/ece3.935>
- Stonorov D., Stokes A.W. Social behavior of the Alaska brown bear // IUCN Publ. New Ser. 1972. № 23. P. 232–242.
- Støen O.G., Bellemain E., Sæbø S., Swenson J.E. Kin-related spatial structure in brown bears *Ursus arctos* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2005. V. 59. P. 191–197.
<https://doi.org/10.1007/s00265-005-0024-9>
- Stringham S.F. Possible impacts of hunting on the grizzly/brown bear, a threatened species // Bears Biol. Manag. 1980. V. 4. P. 338–349.
- Stringham S.F. Salmon fishing by bears and the dawn of cooperative predation // J. Comp. Psychol. 2012. V. 126 (4). P. 329–338.
<https://doi.org/10.1037/a0028238>
- Swenson J.E., Sandegren F., Brunberg S., Segerström P. Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden // Ursus. 2001. V. 12. P. 69–80.
- Tamatani H., Hiorns A., Yamamoto T. An apparent case of infanticide in the Asiatic black bear in Japan // Ursus. 2021. V. 32e16. P. 1–6.
<https://doi.org/10.2192/URSUS-D-20-00019.2>
- Tosoni E., Boitani L., Mastrantonio G. Counts of unique females with cubs in the Apennine brown bear population, 2006–2014 // Ursus. 2017a. V. 28 (1). P. 1–14.
- Tosoni E., Boitani L., Gentile L. et al. Assessment of key reproductive traits in the Apennine brown bear population // Ursus. 2017b. V. 28 (1). P. 105–116.
- Trivers R.L. Parental investment and sexual selection // Sexual selection and the descent of man, 1871–1971 / Ed. B. Campbell. Chicago: Aldine, 1972. P. 136–179.
- Yellowstone grizzly bears: ecology and conservation of an icon of wildness / Eds P.J. White, K.A. Gunther, F.T. van Manen. Yell. Forever, Yell. Nat. Park, U.S. Geological Survey, Northern Rocky Mountain Science Center, 2017. 150 p.

Sex-Selective Infanticide and Sociality in Brown Bear Populations

S. V. Puchkovskiy*

Udmurt State University, Izhevsk, Russia

* e-mail: SVPuch@mail.ru

An analytical review of scientific publications containing materials or discussion of the concept of sexually selective infanticide (SSI) in brown bear populations (*Ursus arctos*) is presented. The authors of the SSI concept refer to the idea of sexual selection, which is a rather shaky conceptual basis. The concept was formed largely on the basis of materials obtained during the study of intraspecific relations in lion populations (*Panthera leo*). However, the facts from the behavioral ecology of the lion, which accumulate relatively quickly, can be interpreted quite ambiguously and even only when applied to this species, the concept of this does not look convincing enough and is obviously unnecessarily anthropomorphic. Infanticide, cannibalism and their combination are recorded in both lion and brown bear populations. However, the behavioral ecology of these species differs significantly. Brown bear populations are characterized by: pronounced seasonality of reproduction; the presence of a reproductive interval in bear females, which can vary significantly in populations with different habitat conditions and varies from 1 to 5 years; mating patterns can vary from lax monogamy to panmixia. Multiple paternity is possible within the litter (single fertility) of a brown bear. It follows from the review that brown bear populations are characterized by many features of sociality, the lifestyle of bears being both solitary and group. It is hardly correct to classify the brown bear (and other species of bears) as uniquely unsocial. From the analysis of publications on the behavioral ecology of the brown bear, it follows that the application of the SSI concept without significant additions is hardly useful for understanding the intraspecific relations of this species.

Keywords: brown bear, lion, selective infanticide, redundancy, sexual selection, sociality

УДК 57.574+91.911.913.929

ПУТИ РЕАЛИЗАЦИИ ЕДИНОЙ ТРИАДЫ РЕГИОНАЛЬНОГО МОНИТОРИНГА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ ГЛОБАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ

© 2024 г. Э. Г. Коломыц*

*Пушкинский научный центр Российской академии наук, Институт фундаментальных проблем биологии,
Пушино, Московская обл., Россия*

** e-mail: egk2000@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.08.2023 г.

После доработки 28.08.2023 г.

Принята к публикации 29.08.2023 г.

Развиваются выдвинутые ранее автором программные положения по геосистемному мониторингу лесов в связи с современными изменениями климата. Стратегия поиска представлена в форме экспериментального геоэкологического анализа (на примере лесных экосистем Волжского бассейна), с реализацией полной триады мониторинга состояние—контроль—управление, согласно концепции Израэля—Герасимова. Рассмотрены теоретические и научно-методические основы геосистемного мониторинга, приведены разработанные автором методы базового и прогнозного эмпирико-статистического моделирования функциональных и структурных характеристик лесных биогеоценозов. Комплексный ландшафтно-экологический подход к мониторингу представлен анализом и прогнозом климатогенных изменений трех групп инвариантных показателей структурно-функциональной организации лесных биогеосистем: 1) численных параметров, характеризующих тесноту межкомпонентных связей (как показателя территориальной целостности гео(эко-)системы); 2) первичной биопродуктивности как основного показателя работы биологического круговорота; 3) индекса лабильной (фитоценотической) устойчивости гео(эко-)систем как интегральных показателей их экологического резерва. Представлен рабочий алгоритм геосистемного мониторинга лесов, в котором изложена последовательная смена стадий наблюдения, прогноза и регуляции с выявлением эффектов митигации и адаптации по углеродным балансам лесных экосистем.

Ключевые слова: глобальное потепление, лесные экосистемы, геосистемный мониторинг, единая триада “наблюдение—прогноз—регуляция”, базовое и прогнозное эмпирико-статистическое моделирование

DOI: 10.31857/S0042132424010052, **EDN:** RXPALL

ВВЕДЕНИЕ

Среди основных проблем современной экологии человека следует назвать, во-первых, оценку состояния качества природной среды, характеризующего геофизическими, геохимическими и биотическими параметрами, а во-вторых, установление экологического резерва гео(эко-)систем и предельно допустимых антропогенных нагрузок в целях разработки принципов экологического нормирования с учетом экономических и социальных аспектов. Перечисленные вопросы входят в перечень задач двух основных направлений мониторинга — биоэкологического (Израэль, 1984) и геосистемного (Герасимов,

1985). Мониторинг включает “... наблюдения за факторами воздействия и состояния окружающей среды, прогноз ее будущего состояния и оценку фактически прогнозируемого состояния природной среды” (Израэль, 1984, с. 11). При этом “проблема регулирования (и управления) качества природной среды опирается на экологическое прогнозирование и требует построения эколого-экономических моделей” (там же, с. 16). Вся систему контроля над окружающей средой (Израэль, 1974; Герасимов, 1975) кратко можно охарактеризовать следующей триадой: наблюдение (оценка состояния)—контроль (прогноз)—управление (регулирование).

Основное содержание геосистемного мониторинга, по определению (Герасимов, 1975, 1985), составляют комплексный анализ состояния гео(эко-)систем как целостных природных образований и как разнопорядковых структурных единиц биосферы, оценка их устойчивости к внешним воздействиям, а также прогнозирование их антропогенных изменений.

В традиционном геоэкологическом мониторинге обычно рассматриваются экологические последствия преимущественно очаговых антропогенных воздействий на природную среду: агро- и лесопромышленного, индустриального, транспортного. Особенно широко известны исследования по биоиндикации техногенного загрязнения природных сред. К настоящему времени получило развитие изучение возможных функциональных и структурных преобразований природных экосистем под влиянием фоновых антропогенных изменений климата, в том числе современного глобального потепления как актуальной экологической проблемы человечества (Состояние и ..., 2001).

Экологическая безопасность континентальной биосферы существенно зависит от состояния зонально-региональных типов природных экосистем и в первую очередь лесного покрова (Сукачев, 1972), который играет на суше основную роль в смягчении климатических колебаний (Швиденко и др., 2017). В глобальной и жизненно необходимой для человека функции растительности экологическая роль лесов особенно велика — и прежде всего в лесодефицитных регионах. Необходимость сохранения воспроизводства лесных ресурсов на южной границе лесной зоны умеренных широт, где лесные сообщества находятся в состояниях, близких к критическим, относится к числу фундаментальных экологических проблем. Она всегда была актуальной для России, в пределах которой обширная переходная полоса от леса к степи, то есть бореальный экотон (Коломыц, 2008), входит в индустриальное и демографическое “ядро” нашей страны. На примере бореального экотона Волжского бассейна проведено обоснование путей и методов установления тех параметров структурно-функциональной организации лесных экосистем юга бореального пояса и севера пояса суббореального, которые наиболее чувствительны к глобальным климатическим изменениям и которые, следовательно, могут быть использованы для проведения регионального геосистемного мониторинга.

Настоящее сообщение развивает представленные ранее автором (Коломыц, 2001) научно-методические аспекты геосистемного мониторинга. Новым является описание этих аспектов

в форме экспериментального ландшафтно-экологического исследования с реализацией полной триады мониторинга наблюдение—прогноз—управление. Проблема климатогенного геосистемного мониторинга лесов освещается на основе эмпирически устанавливаемых локальных и региональных ландшафтных связей, которые рассматриваются в качестве механизмов метаболической реакции лесных биогеосистем на климатические тренды, в том числе на современное глобальное потепление (Коломыц, 2008, 2018).

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА ЛЕСОВ

С самого начала своих исследований Ю.А. Израэль подчеркивал, что мониторинг в его полном объеме должен включать не только “слежение” (повторные наблюдения), но “... также оценку и прогноз состояния среды ... и регулирование качества среды” (1984, с. 11, 12), то есть реализацию его всей операционной триады (см. выше). К сожалению, это важнейшее методологическое положение учения о геоэкологическом мониторинге выполняется крайне редко, особенно в региональных и локальных экологических исследованиях, хотя каждый раз упоминается сам термин “мониторинг”. Как в отечественной, так и зарубежной литературе по мониторингу подавляющее большинство работ ограничивается анализом исходного (базового) состояния природных и антропогенных экосистем и в лучшем случае — выявлением причинно-следственных связей динамики почвенно-биотических компонентов с изменениями климата как основы для экологических прогнозов.

Дадим несколько примеров, излагающих конкретные экологические исследования и характеризующих лишь первый этап геоэкологического мониторинга. Планетарные дистанционные данные по распределению и динамике растительности и построенные по ним карты окружающей среды рассмотрены как потенциал для мониторинга и моделирования воздействия глобальных изменений климата на растительные сообщества (Franklin et al., 2017). Проведенные в течение 1993–2003 гг. по Программе BERMS измерения потоков CO_2 над бореальными лесами провинции Саскачеван (Канада) выявили отрицательную роль засухи в поглощении углерода лиственными насаждениями (Kljun et al., 2007). Описан комплекс инвентаризации лесонасаждений Новой Зеландии (преувеличенно названный как “система мониторинга”), который в сочетании с моделями используется для

облегчения прогнозирования запасов углерода в лесах (Beets et al., 2011).

Весьма значителен спектр аналогичных исследований на территории России. Разработаны новые подходы к оценкам климатически обусловленной чистой продукции лесных экосистем как объективного показателя их реакции на климатические изменения (Швиденко и др., 2017). Осуществлены 7-летние круглогодичные наблюдения за потоками CO_2 из дерново-подзолистых почв под лесной и луговой растительностью в Окском бассейне (Курганова и др., 2007). Этот эксперимент назван “многолетним мониторингом” в его весьма распространенной редуцированной трактовке. Проведены многочисленные опыты изучения влияния современных метеорологических и климатических условий на состояние, фенологию и тренды растительных сообществ в различных регионах Русской равнины, а также Среднего и Южного Урала (Гордиенко, 2017; Иванова, Скок, 2019; Максимова и др., 2021 и др.).

Особняком от тематики выше перечисленных и многих других аналогичных исследований стоят весьма содержательные работы второго этапа мониторинга — по региональному и планетарному эколого-географическому прогнозу, а также по прогнозированию углеродного баланса лесов. Здесь можно отметить прогнозные сценарии климатогенных изменений зональных и региональных экосистем Русской равнины, Западной и Средней Сибири (Кобак и др., 2002; Коломыц, 2008; Tchebakova et al., 2009). По климатическим сценариям прогнозных моделей ЕСНАМ4/ОРУС3 и HadCM3 рассчитаны и закартированы возможные изменения продуктивности растительного покрова России в XXI в. на основе ее современной геофизической ординации (Голубятников и др., 2005). Разработаны прогнозные аналитические и картографические модели углеродного баланса лесов России, основанные на интегральной наземной и спутниковой информации (Замолотчиков и др., 2011; Швиденко, Щепаченко, 2014 и др.). Сочетание глобальной модели растительности DGVM (dynamic global vegetation model) и модели общей циркуляции атмосферы позволило рассчитать и закартировать на основе спутниковых данных запасы и баланс углерода в лесах и почвах Центральной Сибири (Quegan et al., 2011).

Третий, заключительный этап мониторинга — управление (регулирование) находится еще в состоянии выдвигаемых определений, концептуальных гипотез и предлагаемых научно-методических программ. Прежде всего, речь идет об экологическом нормировании как системе ограничений антропогенных воздействий рамками экологических возможностей (Израэль,

1986). Управление природными экосистемами обеспечивается введением контура их отрицательной обратной связи с климатом. Следует отметить также предложенное понятие “геоинженерия климата” как целенаправленное изменение параметров климатической системы с целью предотвращения катастрофических экологических последствий глобального потепления (Израэль, Рябошапка, 2011).

Глобальные прогнозные оценки роли лесного покрова в регуляции парникового эффекта атмосферы представлены в мелкомасштабных сценариях углеродного бюджета циркумполярных бореальных лесов Евразии и Северной Америки на основе корреляционных связей их биомов с ареалами температуры и осадков (Швиденко и др., 2017; Gauthier et al., 2015). Весьма конструктивной является выдвинутая концепция “мониторинга адаптации”, которая расширяет существующую систему климатического мониторинга и представляет его заключительный этап в качестве “мониторинга климатической деятельности — смягчения климатических колебаний (митигации) и адаптации” (Романовская, 2019).

В целом решение экологических задач по оценке роли лесов в смягчении глобального потепления не получило еще широкого распространения. Соответственно единичными оказываются работы по изучению потенциала этого смягчения средствами лесного хозяйства (Швиденко и др., 2017). В обобщающей сводке Европейского Института леса (Леса России ... и др., 2020) лишь ставятся вопросы об устойчивом и климатически оптимизированном лесопроизводстве и лесовосстановлении для смягчения последствий изменения климата и развития лесной биоэкономики замкнутого цикла. Редким исключением является фундаментальная разработка стратегий управления лесами Национальных парков США в целях повышения их способности связывать атмосферный углерод и адаптироваться к ожидаемым изменениям климата (Ontl et al., 2020).

Беглый (и весьма неполный) обзор отечественной и зарубежной литературы показывает, что каждая из трех частей триады геоэкологического мониторинга к настоящему времени уже получила самостоятельное научно-методическое развитие, однако остается практически несоединенной их интеграция в единую операционную систему локального и/или регионального мониторинга. Провозглашенная почти 50 лет назад рамочная концепция геоэкологического мониторинга оказалась до сих пор не реализованной. По-прежнему стоит задача осуществления полного цикла климатогенного мониторинга лесов наблюдение—контроль—управление на

примере конкретного экорегиона, с разработкой единой системы моделирования состояния лесных экосистем в прошлом, настоящем и будущем, а также соответствующих прямых и обратных связей леса с климатом. Предлагаемые подходы к проведению такого экологического эксперимента локально-регионального порядка изложены в настоящем сообщении.

ИСХОДНЫЕ НАУЧНО-МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Если для слежения за общими климатогенными изменениями состояния зонально-региональных типов природной среды широко используются методы дистанционного радиометрического и лазерного зондирования с применением геоинформационных технологий (Барталев, Исаев, 2004; Franklin et al., 2017; Santoro et al. 2021 и др.), то "... методология традиционных полевых наблюдений ... остается наилучшей для мониторинга постепенной трансформации фитоценозов, включая экзогенные сукцессии" (Израэль и др., 1993, с. 11). Будучи территориально достаточно ограниченными, наземные крупномасштабные исследования дают несоизмеримо более разнообразный и глубокий по своему содержанию материал по сравнению с данными сканирующих радиометров и лазерных локопоров при дистанционном зондировании лесного покрова обширных территорий со спутников, дронов и беспилотных вертолетов. Например, обнаружено, что содержание карт дистанционного зондирования по глобальному пулу биомассы для тропических и субтропических лесов и лесов умеренного пояса имеют отклонения от данных наземной инвентаризации от 25 до 120% (Rodriguez-Veiga et al., 2016; Santoro et al., 2021). Не случайно также результаты повторного дистанционного зондирования бореальных лесов Центральной Канады в 1990–2009 гг. верифицировались материалами наземных исследований (Gamon et al., 2004; Stinson et al., 2011). Только наземная коррекция фитомассы лесов на ключевых участках позволила поднять точность разрешения спутниковых данных по Марийскому Заволжью до 57–87% (Курбанов и др., 2010).

Рациональная система геоэкологического мониторинга должна базироваться на уже имеющихся достижениях в практике изучения и регулирования состояния окружающей среды (Израэль и др., 1981). Отправной точкой научного поиска по климатогенному мониторингу могут служить теоретические и методические разработки локальных и региональных ландшафтно-экологических прогнозов по Волжскому бассейну, которые были получены автором

(Коломыц, 2008, 2018, 2020). Отметим основные результаты этих исследований.

1. Региональное прогнозное моделирование исходит из принципов актуализма и самоподобия прогнозно-климатической системы и основано на пространственных взаимосвязях гидротермических параметров. Эти связи используются, согласно закону эргодичности, для установления временной траектории состояний гео(эко-)систем. В основу прогнозных построений положены современные ландшафтно-геофизические связи в регионе, замыкающиеся на растительном покрове, почвах и первичной биопродуктивности. Известно (Высоцкий, 1960), что гидроэдафический фактор является определяющим в пространственной дифференциации геосистем малой размерности. Через гидроэдафотопы осуществляется управляющее воздействие глобальной климатической системы, и по ним можно проследить движение и преобразование вещественно-энергетических и информационных сигналов по иерархической лестнице геосистем — от субпланетарных через региональные до локальных.

2. Установлено, что для равнинных и низкоргорных территорий умеренного пояса замыкающими звеньями в системе региональных связей гидротермических параметров являются летние запасы продуктивной влаги в почве, которые оказывают прямодействующее влияние на распределение фитоценологических и почвенных объектов. Обнаружены высокие корреляции летнего влагосодержания почвы с двумя параметрами глобальных и региональных климатических прогнозов: со средней температурой июля и годовым количеством осадков (соответственно обратная и прямая экспоненциальные зависимости).

3. При прогнозных оценках на первые несколько десятков лет с точки зрения времен релаксации объектов первостепенное внимание должно быть уделено не структурным преобразованиям гео(эко-)систем, а направленной смене их функционирования. Речь идет об изменениях скорости малого биологического круговорота и о переходе экосистемы на новый уровень сбалансированности продукционной и детритной ветвей метаболизма. Такие процессы занимают в таежной зоне первые несколько лет, а в подзоне широколиственных лесов завершаются в течение года. Эти характерные времена функциональной релаксации примерно соответствуют продолжительности углеродного цикла в лесных фитомассах (живых и мертвых) и мобильном гумусе почвы. Функциональная релаксация (сдвиги в малом биологическом круговороте) как первоочередная реакция экосистем на внешнее воздействие является приоритетным

объектом ландшафтно-экологического прогнозирования и в целом мониторинга.

4. Существенным корректирующим фактором климатогенных преобразований почвенно-растительного покрова служит функциональный изоморфизм природных экосистем. Основные структурные перестройки у экосистемы должны быть избирательными — предпочтительными в направлении тех систем, которые функционально изоморфны ей, то есть имеют с ней наибольшее сходство либо по первичной биопродуктивности (показателю автотрофного биогенеза), либо по подстилочно-опадному коэффициенту (параметру, отображающему скорость прохождения органики по детритной ветви метаболизма). Фактор функционального изоморфизма позволяет определить наиболее вероятные направления фитоценологических и почвенных переходов среди того их множества, которое вырисовывается в результате прогнозно-экологических расчетов.

Из двух главных метаболических циклов, определяющих функциональный изоморфизм, — водно-балансового и биогеохимического — явный приоритет остается за вторым циклом. Как показал региональный информационный анализ (Коломыц, 2018), структурная перестройка экосистем на три четверти определяется сдвигами в малом биологическом круговороте и лишь на одну четверть зависит от изменений режимов тепло-влагообмена. В этом состоит основной механизм воздействия функциональной релаксации экосистем на релаксацию структурную. При внешнем возмущении экосистема “выбирает” ту траекторию своих структурных преобразований, которая отвечает наименьшим изменениям процессов ее функционирования и которая тем самым быстрее обеспечивает ей новую устойчивость.

ОБЩЕЕ НАПРАВЛЕНИЕ НАУЧНОГО ПОИСКА

Одним из наиболее перспективных направлений исследований в области климатогенного геосистемного мониторинга может быть постановка серии экспериментов по изучению механизмов локального отклика на глобальные и региональные гидроклиматические сигналы с выявлением системы передаточных и трансформирующих функций в ландшафтных связях. Экотонный спектр природных зон, охватывающий основной водосбор Волжского бассейна, — весьма благоприятная модельная территория для проведения таких экспериментов. В условиях экотонов лесные сообщества обладают повышенной чувствительностью к внешним воздействиям (Сочава, 1979; Соколов, Пузаченко, 1986).

Сложность выявления антропогенной составляющей в глобальных изменениях природной среды в значительной мере связана с многозначностью реакции разнопорядковых ландшафтных структур и их элементов на одни и те же фоновые возмущения, что выдвигает на первый план проблему иерархии масштабов этой реакции и ее пространственной интеграции. В основе интеграционной пирамиды лежит структурно-функциональная организация природных комплексов локального уровня.

Ландшафтно-экологический подход к разработке геосистемного мониторинга рассматривает природные комплексы локального (топологического) уровня (ландшафтные фации, или биогеоценозы) в качестве исходных объектов анализа. Стратегическая цель наземных мониторинговых исследований состоит в развитии применительно к обширной зоне перехода от бореального пояса к поясу суббореальному прогнозной топоэкологической концепции “Глобальные изменения на локальном уровне” как научно-методической основы локального геосистемного мониторинга глобальных изменений (Коломыц, 2008). Продуктивное значение этой концепции состоит в том, что биогеоценоз как элементарная ячейка биогеохимической работы биосферы (Тимофеев-Ресовский, 1970) представляет собой “... первичный аппарат энергетического и материального обмена” (Сочава, 1974, с. 5) и, следовательно, наиболее дробное проявление системной общности различных природных компонентов, возникающей на основе закономерностей, действующих на земной поверхности. Сфера геотопов представляет собой наиболее комплексную и активную часть природной среды, ее функциональное ядро. Здесь сосредоточены истоки механизмов реакции биосферы на внешние воздействия.

Одним из перспективных направлений исследований может быть постановка серии экспериментов по изучению механизмов локального отклика на фоновые гидроклиматические сигналы с выявлением системы передаточных и трансформирующих функций в ландшафтных связях. Переход лесных экосистем в критическое состояние должен происходить в форме цепных реакций в системе межкомпонентных и междекомплексных ландшафтных связей. Важнейшими звеньями этих связей служат показатели первичного продукционного процесса и разложения мертвого органического вещества. Чем ниже ранг геосистемы, тем сложнее структура окружающей ее среды (Сочава, 1974), поэтому следует ожидать, что цепные реакции наиболее отчетливо проявляются именно на локальном уровне. Чтобы выявить множество

таких реакций, необходимо располагать массовым эмпирическим материалом, который может быть получен в результате крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок на специально подобранных для этого модельных полигонах (Коломыц, 2008). Весь спектр пробных площадей на каждом полигоне должен охватывать свойственное данному экорегиону основное разнообразие геоморфологических условий и почвенно-фитоценологических структур.

Рис. 1 и 2 и табл. 1 демонстрируют эмпирическую имитацию регионального биоклиматического тренда экосистемами локального уровня. Устанавливаются закономерности преломления зонально-регионального биоклиматического фона местными геоморфологическими и гидроэдафическими факторами. В результате такого преломления формируются региональные системы локальной зональности, состоящие из векторных рядов плакорных биогеоценозов (Высоцкий, 1960), отражающих зонально-региональный фон данной территории, и экстразональных топоэкосистем как представителей других зональных типов географической среды, нередко весьма удаленных. Эти пространственно упорядоченные (катенарные) системы адекватны вектору прогнозируемых изменений климата и поэтому способны имитировать основные направления и масштабы экосистемных перестроек, создавая эмпирическую основу для прогнозных построений. Пространственные последовательности заменяются на временные и по векторному спектру топологической полизональности намечаются соответствующие цепочки местных биогеоценологических переходов. Создается общий сценарий реакции локальных экосистем на те или иные климатические сдвиги. Таков механизм локальной эмпирической имитации регионального биоклиматического тренда, лежащей в основе методики ландшафтно-экологического прогнозирования.

Исходя из явления полизональности локальных экосистем, осуществляется переход с локального уровня базового и прогнозного моделирования на региональный с помощью разработанного метода индукционно-иерархической экстраполяции (Коломыц, 2018). Каждый тип/подтип растительной формации, выделенный на мелкомасштабной геоботанической карте, идентифицируется определенной группой биогеоценозов из их плакорно-экстразонального ряда (рис. 2). Затем каждый ареал данной формации, представленный как поливекторное множество мезокатен, дробится на региональные типы местоположений, то есть мезогеотопы — от элювиального и трансэлювиального типов до аккумулятивного и супераккумулятивного по ланд-

шафтно-геохимической классификации (Полынов, 1956). Создается промежуточная карта типов мезоместоположений на всю лесопокрытую площадь региона. Принимая далее, согласно концепции ландшафтных сопряжений Б.Б. Полынова, мезокатену в качестве гомоморфного образа микрокатены, разносим имеющиеся биогеоценозы всех выделенных групп из каждого экспериментального полигона по мезогеотопам соответствующего ему геоботанического ареала. Полученная таким образом региональная фитокатенарная мозаика насыщается далее базовыми или прогнозными метаболическими параметрами биогеоценозов, взятых уже в качестве локальных представителей тех или иных зонально-региональных типов/подтипов географической среды.

БАЗОВОЕ И ПРОГНОЗНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Как известно (Арманд, 1989), эколого-географические системы представляют собой разнокачественные и дискретные пространственные образования с “плохой” структурной и облигатными связями, поэтому геосистемный мониторинг предлагается вести на основе дискретного эмпирико-статистического моделирования, по (Розенберг, 1984). Такие модели позволяют оперировать относительно небольшим числом наиболее информативных признаков и получать результаты с достаточно высоким пространственным разрешением и, что самое важное, — прогнозировать поведение экосистем в виде целостных биогеоценологических образований, согласно (Сукачев, 1972). Вместе с тем эмпирико-статистические модели имеют свои существенные недостатки, которые особенно ощутимы в прогнозно-экологическом анализе. Главным недостатком является их “неопределенность во времени” (Lischke et al., 1998). По этим моделям можно предсказывать только потенциальное будущее состояние экосистем, время достижения которого остается неопределенным.

В наших исследованиях использованы дискретные модели двух типов:

1) теоретико-информационные модели, вскрывающие тесноту межкомпонентных связей, каналы цепных реакций на внешние возмущения и систему экологических ниш фитоценозов, почв и самих биогеоценозов в пространстве абиотических факторов среды (Пузаченко, Скулкин, 1981 и др.);

2) теоретико-множественные модели (класс моделей дескриптивных, то есть “размытых”, множеств), описывающие с помощью мер сходства—контрастности и мер включения (Андреев,

1980) структуру вещественно-энергетических полей и материальных объектов.

Помимо этого, предложены комплексные дискретные модели состояния лесных экосистем, которые строятся путем сочетания информационных и теоретико-множественных методов анализа (Коломыц, 2008, 2018). Сначала проводятся теоретико-множественные вычисления мер нетранзитивных отношений между объектами, а затем — информационно-статистические расчеты разнообразия этих отношений в пределах данного биогеоэкологического пространства. По матрицам отношений включения данного объекта с другими объектами изучаемого типологического ряда рассчитываются два комплексных параметра его состояния: 1) структурный и метаболический индексы объекта, то есть индексы доминирования, характеризующие общий уровень его структурного и/или функционального развития; 2) показатель значимости объекта в данном геопространстве, отображающий запас его гомеостатичности, согласно (Арманд, 1989). По первому параметру удается ввести меру, по которой проводится выделение структурных и метаболических экотипов растительных сообществ и в целом биогеоценозов. Второй же параметр дает общее представление об их сукцессионно-восстановительном потенциале при внешнем воздействии.

Ландшафтно-экологический прогноз основан на сочетании двух первых типов моделирования (Коломыц, 2008, 2020). Путем теоретико-множественных операций с экологическими нишами рассматриваемых объектов ведутся прогнозные расчеты климатогенных изменений этих объектов на заданные сроки. В прогнозном аспекте анализ межкомпонентных и межкомплексных связей направлен, прежде всего, на оценку чувствительности локальных геосистем и их отдельных геокомпонентных признаков к изменениям климата. Главная задача — выявить механизмы функционирования почвенно-фитоценотического “ядра” геосистем как передаточного звена трансформации геофизических сигналов. Особое внимание уделяется параметрам малого биологического круговорота (различным живым и мертвым фитомассам и их соотношениям, а также запасам органики в почве) и их связям с абиотическими факторами. Эти функциональные параметры лесных экосистем можно рассматривать как приоритетные биоиндикаторы локальной реакции на фоновые климатические изменения.

Механизмы адаптации лесных экосистем к глобальным климатическим сигналам рассматриваются через призму их устойчивости к воздействию этих сигналов. На основе дискретных

параметров биологического круговорота уже разработаны количественные методы расчета и картографирования функциональной устойчивости лесных экосистем как целостных биохорологических единиц (Коломыц и др., 2015; Коломыц, 2020). С помощью метрики евклидова расстояния проведены расчеты индексов мобильной (фитоценотической) и инерционной (почвенно-биотической) устойчивости двух типов: резистентной и упруго-пластичной. Это позволяет выявить метаболическое разнообразие указанных типов устойчивости как одну из характеристик геосистемного мониторинга.

РАБОЧИЙ АЛГОРИТМ ГЕОСИСТЕМНОГО МОНИТОРИНГА

Опишем кратко предлагаемую стратегию исследовательской триады наземного геосистемного мониторинга — наблюдение—прогноз—управление.

Наблюдение (оценка состояния). Первый шаг к познанию локальных механизмов глобальных изменений осуществляется через описанную выше методическую конструкцию с рабочим названием “эмпирическая имитация регионально-биоклиматического тренда экосистемами локального уровня”. Для достижения этой цели “...наблюдения должны быть высокочувствительными, селективными и репрезентативными” (Соколов, Пузаченко, 1986, с. 20). На примере крупномасштабных экспериментальных полигонов, характеризующих различные экорегионы (Коломыц, 2008), выявляются закономерности преломления зонально-регионального биоклиматического фона местными геоморфологическими и гидроэдафическими факторами (рис. 2, табл. 1).

Весьма эффективным методом базового исследования служат построение и анализ факторально-динамических, или парагенетических, рядов ландшафтных фаций, представляющих собой определенный способ упорядоченности их структурных и режимных параметров в пространственных и/или временных координатах (Сочава, 1974). Для построения таких рядов необходимо пользоваться системой отсчета от некоторого типа местоположения, принятого за нулевое. Начать систему отсчета целесообразно с признаков плакорной группы фаций, которая в максимальной степени отвечает зонально-региональной норме данной территории и, таким образом, является “внутриландшафтным ядром” ее физико-географического фона, по определению (Сочава, 1974). Среди локальных эдафических факторов, преломляющих данный физико-географический фон, выделяются два

Таблица 1. Распределение групп биогеоценозов Приокско-Террасного заповедника по их зонально-географическим группам, $K(A;B) = 0.212$

Зонально-географические группы биогеоценозов	Группы биогеоценозов (см. табл. 2)					
	1	2	3	4	5	6
Бореальная таежная		2.57 • ✕		1.00	1.29 •	1.29 •
Бореальная боровая	2.81 • ✕			0.63		2.41 ✕
Неморально-бореальная	2.81 • ✕				1.61 ✕	1.61 •
Бореально-неморальная		1.61 •	2.41 ✕	0.63	1.21 ✕	0.40
Неморальная		0.80	0.80	3.13 ✕	0.80	

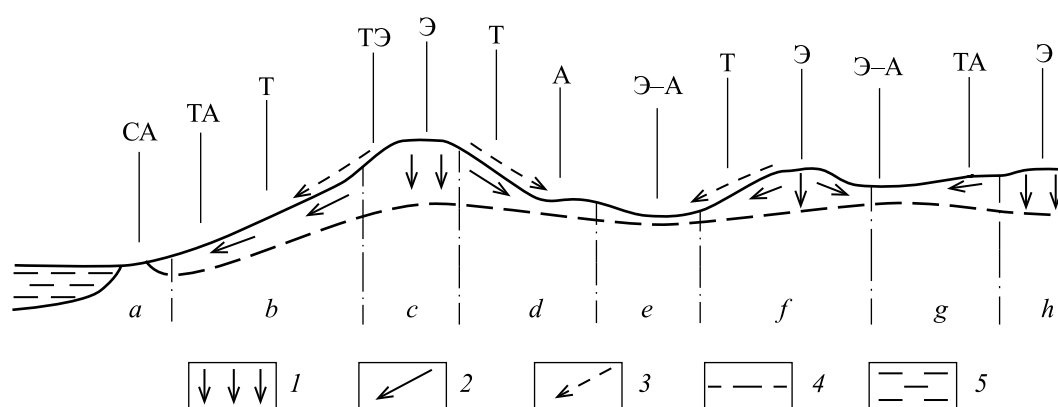
← Общее направление термоаридного климатического тренда.

Примечание: $K(A;B)$ — нормированный коэффициент межкомпонентной сопряженности (по: Пузаченко, Скулкин, 1981).

ведущих — процессы лито- и гидроморфизации. Эти факторы последовательно замещают друг друга при соответствующей смене форм микрорельефа (рис. 1). Они использовались нами в качестве приоритетных признаков при выделении различных биогеоценологических групп в каждой региональной экосистеме.

Оценка климатогенной смены состояний лесных биогеоценозов проводится сначала пар-

циально по отдельным фитоценотическим и почвенным характеристикам. В дальнейшем возникает необходимость "... приведения изменений всех этих разнохарактерных величин к каким-либо одним единицам с целью получения обобщенной, суммарной оценки изменения состояния экосистем" (Израэль и др., 1981, с. 12). Критериями таких оценок могут служить "... отсутствие снижения продуктивности,

**Рис. 1.** Схема катенарной организации ландшафтных фаций (биогеоценозов) и их групп в условиях равнинного и низкогогорного рельефа.

Перенос влаги и вещества в почве и рыхлых отложениях: 1 — в вертикальном направлении; 2 — вдоль склона; 3 — литодинамические и воздушные потоки; 4 — уровень грунтовых вод; 5 — водоем. Локальные типы местоположений (по: Высоцкий, 1960; Глазовская, 1964): Э — элювиальный (плакорный); ТЭ — трансэлювиальный; Т — транзитный; ТА — трансаккумулятивный; А — аккумулятивный; СА — супераккумулятивный (здесь и на рис. 2).

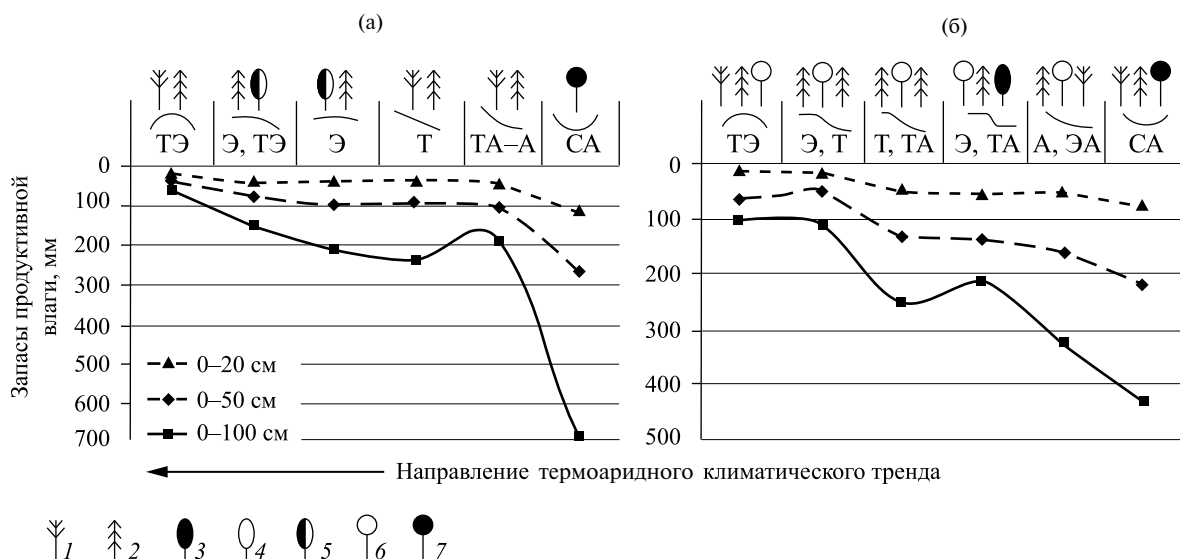


Рис. 2. Распределение таксономических норм среднеиюльских запасов продуктивной влаги в слоях почвы 0–20, 0–50 и 0–100 см почвы различных групп лесных биогеоценозов в системе их катенарной организации, адекватной термо-аридному климатическому тренду.

Экорегiónы Среднего Поволжья: (а) — северная граница широколиственнолесной подзоны на Приволжской возвышенности (полигон “Зеленый Город”); (б) — южная полоса подтаежной зоны в Низменном Заволжье (полигон “Керженец”).

Лесообразующие древостои-доминанты: 1 — сосна; 2 — ель; 3 — дуб; 4 — липа, вяз; 5 — широколиственные без разделения; 6 — береза, осина; 7 — ольха черная.

стабильность и разнообразие системы” (Израэль, 1984, с. 15).

На локальном уровне итоговый мониторинговый анализ мы предлагаем свести к выявлению изменений следующих трех инвариантных показателей структурно-функциональной организации биогеоценозов: 1) степени связности их моносистемной пространственной организации, то есть тесноты межкомпонентных связей (прежде всего связей биотических компонентов с характеристиками абиотической среды) как показателя территориальной целостности гео(эко-)системы; 2) первичной биопродуктивности, характеризующей эффективность использования фитобиотой ресурсов среды и соответствующий уровень сбалансированности биологического круговорота (Герасимов, 1985); 3) параметров функциональной устойчивости геосистем (см. выше) как интегральных показателей их экологического резерва, или ассимиляционной емкости (Израэль, 1984), определяющих поведение фитобиоты и органического вещества почвы в меняющейся абиотической среде. Климатогенная трансформация перечисленных инвариантных функциональных показателей лесных биогеоценозов должна описывать картину соответствующего нарушения достигнутого ими ранее экологического равновесия.

Современное глобальное потепление должно вызвать в умеренных широтах общую аридизацию региональных биоклиматических систем с общим ухудшением лесорастительных условий в обширной зоне перехода от леса к степи (Албриттон и др., 2003; Climate change ..., 1996). Это спровоцирует структурную перестройку лесных экосистем, направленную прежде всего на сохранение коэффициента полезного действия живой фитомассы и на переход к новому уровню сбалансированности производства и разложения органики. В экстремальном варианте подобная климатогенная сукцессия приводит к замене лесного сообщества сначала лесостепным, а затем и степным (Коломыц, 2008). Как подчеркнул Н. В. Тимофеев-Ресовский в своей расширенной трактовке дарвиновского закона естественного отбора (Тюрюканов, 2001), при изменении внешних условий отбор популяций и сообществ идет по линии развития тех из них, которые обеспечивают в дальнейшем непрерывность и замкнутость биогеохимических круговоротов на новом энергетическом уровне.

Итак, первым шагом осуществления геосистемного мониторинга является вычленение экзогенных структурно-функциональных изменений ($\Delta Q_{экз}$) параметров состояния данной группы лесных биогеоценозов из общей суммы

этих изменений ($\Delta Q_{\text{сум}}$), произошедших за предшествующий период времени. Для этого необходимо знать величину имевших место за предшествующий период времени возрастных сдвигов в параметрах состояния биогеоценозов ($\Delta Q_{\text{возр}}$). Такие сдвиги можно установить, используя материалы базовых ландшафтно-экологических съемок (см. выше). Эти сдвиги включают в себя две основные составляющие: а) сукцессионный (самовосстановительный) тренд лесного сообщества; б) динамику межвидовых и межпопуляционных взаимодействий в лесном биогеоценозе. Процедура вычленения структурно-функционального экзогенеза имеет вид:

$$\Delta Q_{\text{экз}} = \Delta Q_{\text{сум}} - \Delta Q_{\text{возр}}. \quad (1)$$

Здесь проводится операция алгебраического вычитания с учетом знака каждого члена правой части уравнения. Например, если полученная суммарная мера $\Delta Q_{\text{сум}}$ изменений связности монотонной организации лесных биогеоценозов положительна, а возрастные изменения этой меры отрицательны, но с меньшими абсолютными значениями, то искомая величина $\Delta Q_{\text{экз}}$ окажется положительной. В случае соотношения абсолютных значений ($-\Delta Q_{\text{сум}} > +\Delta Q_{\text{возр}}$) расчетная модель покажет отрицательную величину климатогенных изменений меры межкомпонентной связности биогеоценозов. В другом случае отрицательный экологический эффект климатического сигнала может быть перекрыт положительной сукцессионно-восстановительной тенденцией и тогда получим $+\Delta Q_{\text{сум}}$. И наоборот, при $\Delta Q_{\text{сум}} < \Delta Q_{\text{возр}}$ (по модулю) мы всегда будем иметь отрицательные значения параметра $\Delta Q_{\text{экз}}$.

В качестве примера приведем результаты расчетов экзогенных (климатогенных) изменений общей годичной продукции (РС) лесных биогеоценозов Приокско-Террасного биосферного заповедника и его окружения за последний 25-летний период. Использованы материалы базовой ландшафтно-экологической съемки 1998 г. и повторной выборочной съемки, проведенной в 2022 г. по определенному набору экосистем-аналогов из каждой биогеоценотической группы (табл. 2). Предварительно было установлено, что с возрастом насаждения достаточно тесно коррелирует его полнота (по массе древостоя), поэтому влияние полноты леса на его удельную продуктивность было учтено в неявном виде.

По данным соседней с заповедником ст. Кашира (средние линейные тренды), в течение рассматриваемого периода глобального потепления (1998–2022 гг.) отчетливо проявился термоаридный климатический тренд. В этих условиях выделенные нами группы лесных

биогеоценозов заповедника достаточно четко дифференцировались по климатогенным изменениям общей продуктивности (табл. 1, последний столбец). Резкое снижение общей продуктивности произошло в мезогидроморфных сосново-еловых лесах подножий склонов и речных долин (группы биогеоценозов 5). Несколько меньшую отрицательную величину $\Delta \text{РС}_{\text{клим}}$ проявили ксероморфные сосняки и ксеромезоморфные сосново-широколиственные леса водоразделов и прилегающих к ним склонов (группы 1 и 3). Минимальное снижение РСсум было свойственно плакорным сосново-еловым лесам и чистым ельникам (группа 2). В то же время березняки и осинники отличались почти повсеместным в различной степени увеличением общей годичной продукции. Очевидно, глобальное потепление на данном отрезке своего тренда благоприятно сказалось на функционировании только вторичных лесных сообществ и негативно отразилось на состоянии коренных ассоциаций — как бореальных, так и суббореальных.

Прогноз (контроль). Как уже говорилось, прогнозы экологических последствий изменений климата касаются почти исключительно глобального уровня биосферы и крупных экорегионов. Поведение региональных и локальных лесных образований в условиях меняющегося климата остается гораздо менее изученным. Известные “островные патч-модели” (patch models) (King et al., 1999; Svoray et al., 2007) территориально весьма ограничены, поскольку описывают только типичные места (site) в типичных биотопах (bottom-down approach), а не все топологическое разнообразие геосистем, свойственное тому или иному экорегиону.

Автором разработана методика численного ландшафтно-экологического прогнозирования (Коломыц, 2008, 2018). Основной принцип ландшафтно-экологического прогноза гласит: климатически обусловленное функциональное преобразование одной гео(эко-)системы в другую тем значительнее, чем меньше была степень пересечения их климатических ниш в начальном состоянии, то есть чем сильнее выражена исходная контрастность их состояний и чем больше окажется величина пересечения ниш после сближения систем, согласно данному геофизическому тренду.

Подчеркнем экспериментальный характер этой методики. В расчетных моделях ход прогнозируемых процессов воспроизводится с помощью их эмпирической имитации пространственно распределенными параметрами базовых экологических ниш изучаемых объектов (см. выше). Исследователь задает входные параметры в операционную систему и получает

Таблица 2. Приокско-Террасный биосферный заповедник и его окружение. Расчет климатогенных изменений общей продуктивности лесных биогеоценозов за период 1998–2022 гг., по материалам двух крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок

Группы биогеоценозов		Возраст лесного сообщест- ва, гг.	Общая продуктивность (РС), т/га · год		Климатогенные изменения продуктивности, Δ(РС)клим
Описание	Символ		расчетная (по усло- виям до 1998 г.), РСвозр	реальная (суммарная), РСсум, в 2022 г.	
Э и ТЭ сосняки, с березой, К и КМ, бруснично-вейнико- во-разнотравные и лишайниково-зелено- мошные		51 122 111	11.65 11.11 14.23	11.98 10.00 11.16	+ 0.33 –1.11 –3.07
Э и ТЭ еловые и ело- во-сосновые леса, МГ, кислично-зеленомошные и кустарничково-раз- нотравные		90 119 121	7.50 13.09 12.40	9.84 11.11 11.31	+2.34 –1.98 –1.03
Э–ТА сосново-липово-ду- бовые и сосново-липовые леса, М и КМ, разнотрав- ные и широколиственные		89 40 60 71 139 104	12.50 18.70 15.38 13.85 12.00 12.00	12.28 13.98 13.42 12.69 10.00 11.26	–0.22 –4.72 –1.96 –1.16 –2.00 –0.74
ТЭ и Т липово-березовые леса, березняки и осинни- ки с липой, дубом и елью, М и МК, разнотравные		51 92 75 72 51 57	12.25 8.62 11.11 11.54 14.52 13.50	13.57 12.39 13.22 12.76 13.49 12.98	+1.32 +4.13 +2.11 +1.03 –1.03 –0.74
Т и ТА еловые и елово-со- сновые леса, МГ, чернич- ные-кисличные и сфагно- во-зеленомошные		106 121	13.50 14.54	11.80 11.68	–0.70 –2.86

Примечание: типы локальных местоположений: Э — элювиальное; ТА — трансэлювиальное; Т — транзитное; ТА — трансаккумулятивное. Степень увлажнения эдафотопы: К — ксероморфное; КМ — мезоксероморфное; КМ — ксеромезоморфное; М — мезоморфное; МГ — мезогидроморфное.

на выходе картину прогнозируемых функциональных состояний изучаемых объектов в данной статистической выборке. Проводится сценарный прогнозно-экологический анализ сети межкомпонентных и межкомплексных связей как системы преобразования фоновых ландшафтно-геофизических сигналов и передачи их с глобального и/или регионального уровней на уровень локальный. Сценарии возмущающих воздействий могут задаваться по тому или иному

варианту глобального климатического прогноза на различные сроки.
Прогноз осуществляется по материалам многолетней серии повторных ландшафтно-экологических съемок на изучаемой территории (см. выше). Исходная (базовая) съемка включает полный набор структурно-функциональных характеристик лесных биогеоценозов (Коломыц, 2008, 2018). В последующие годы съем информации может быть ограничен продуктивностью напоч-

венного растительного покрова, а также температурой и влажностью почвы. Это те функциональные параметры лесного биогеоценоза, которые практически мгновенно реагируют на сигналы фоновой климатической системы. Именно они могут быть использованы для расчета изменений продуктивности лесов и их углеродного баланса при грядущих межгодовых климатических колебаниях (Коломыц, 2020). Последние предоставляют нам своего рода окошки в будущие климатические ситуации, когда та или иная аномалия может стать многолетней нормой. Таким образом, эмпирическая имитация функционального отклика лесных экосистем на длительно-периодные колебания климата способна служить важным методическим приемом на прогнозной стадии геосистемного мониторинга.

Прогнозные расчеты изменений каждого функционального параметра лесных экосистем проводятся по следующей схеме. Для каждого прогнозного срока общее значение изменений данного функционального параметра ($\Delta Q_{\text{сум}}$) складывается из его прогнозируемых климатически обусловленных сдвигов ($\Delta Q_{\text{клим}}$) и изменений, обусловленных возрастной динамикой лесного сообщества за этот же период ($\Delta Q_{\text{возр}}$):

$$\Delta Q_{\text{сум}} = \Delta Q_{\text{клим}} + \Delta Q_{\text{возр}}. \quad (2)$$

Как и на первом этапе мониторинга, здесь проводится операция алгебраического сложения с учетом знака каждого члена правой части уравнения.

Прогнозируемые сценарии парциальных и комплексных функциональных параметров лесных биогеоценозов должны быть верифицированы эмпирическим материалом. В табл. 3 приведен пример верификации такого прогноза по общей продуктивности для некоторых лесных сообществ в Приокско-Террасном биосферном заповеднике на период 1998–2022 гг. Прогноз осуществлялся по умеренной климатической модели GISS и экстремальной модели HadCM3, версия A2 (Коломыц, 2008). Ожидаемый по ним климатогенный рост продуктивности был подтвержден только для вторичных мелколиственных лесов (чистых и с примесью широколиственных пород) практически всех типов местоположений, а также сосняков и ельников подножий склонов. В то же время прогнозируемые положительные значения $\Delta(РС)_{\text{клим}}$ для хвойно- и смешаннолесных сообществ верхнего и среднего звеньев катен не подтвердились фактическими данными.

Управление (обратная связь). Как уже говорилось, на основе геоэкологических прогнозов ре-

шается проблема регулирования качества природной среды, то есть определенного управления ею, с установлением эффектов допустимых воздействий, а также вероятностей риска тех или иных экологических последствий. Одним из эффективных направлений данного, заключительного, этапа геосистемного мониторинга может служить представленная в работе (Коломыц, 2020) концепция углеродных балансов и функциональной устойчивости лесных экосистем при глобальных изменениях климата. В этой концепции описана поглощающая и адаптивная способность лесных, главным образом бореальных, биомов Европейской России в условиях современного антропогенного потепления. Адаптацию и митигацию можно отнести уже к мониторингу климатической деятельности, согласно (Романовская, 2019). Научный поиск нами велся в соответствии с Парижским Соглашением по изменению климата (Paris Agreement ..., 2015). Приведем основные научно-методические результаты проведенного исследования, которые могут быть примером реализации данного этапа геосистемного мониторинга.

В качестве интегральной оценки динамического состояния системы лес–климат использована известная трактовка понятия экологических ресурсов лесного покрова как его способность поглощать парниковые газы с помощью механизмов регуляции углеродного цикла при изменениях климата (Горшков, 1995; Уткин, 1995). Эта регуляция направлена на возвращение окружающей среды в оптимальное для лесной экосистемы состояние, а также на сохранение относительной стабильности ее продукционного процесса, что обеспечивает и устойчивость механизмов самой регуляции углеродного цикла. Соответственно одним из важнейших направлений устойчивого управления лесами является использование лесов в качестве средства смягчения климатических флуктуаций.

Разработаны алгоритмы расчетов углеродного баланса бореальных и неморальных лесных биогеосистем, а также объемов поглощения ими парниковых газов при прогнозируемых глобальных изменениях климата (Коломыц, 2020). Изложена процедура расчетов парциальных и суммарных значений содержания углерода в лесных ассоциациях и формациях для базового периода и прогнозируемых сроков на 100–200-летнюю перспективу. На основе материалов крупномасштабных ландшафтных съемок, проведенных в лесном поясе Волжского бассейна, осуществлена гидротермическая ординация содержания углерода в различных пулах лесных биогеоценозов. Выявлены критические гидротермические состояния зональных типов лесов у южной

Таблица 3. Приокско-Террасный биосферный заповедник и его окружение. Верификация прогнозных расчетов климатогенных изменений общей продуктивности (РС, т/га • год) лесных биогеоценозов на период 1998–2022 гг., по материалам двух крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок

Группы биогеоценозов	Базовая продуктивность (в 1998 г.)	Прогнозируемая продуктивность в 2022 г.		Реальная продуктивность в 2022г.	Климатогенные изменения продуктивности, Δ(РС)клим, в 2022 г.		
		по модели GISS	по модели HadCM3		расчетные по модели GISS	расчетные по модели HadCM3	реальные
 1	13.01 (8)	14.21 (8)	15.33 (8)	11.05 (3)	+1.20 (8)	+2.32 (8)	–1.82 (3)
 2	13.10 (7)	14.41 (7)	15.58 (7)	10.61 (3)	+1.31 (7)	+2.48 (7)	–0.67 (3)
 3	13.62 (7)	14.60 (7)	15.50 (7)	12.20 (6)	+0.98 (7)	+1.88 (7)	–1.80 (6)
 4	13.44 (9)	14.60 (9)	15.62 (9)	12.97 (6)	+1.16 (9)	+2.18 (9)	+1.17 (6)
 5	10.78 (7)	13.20 (7)	15.37 (7)	14.02 (2)	+2.42 (7)	+4.59 (7)	+2.28 (2)

Примечание: в реальной продуктивности все данные усреднены по группам биогеоценозов. В скобках — число пробных площадей.

границы лесного пояса, характеризующие их потенциальную адаптацию к кардинальным изменениям климата, с соответствующей адсорбцией/эмиссией парниковых газов.

Наконец, представлен прогнозный ландшафтно-экологический анализ лесного покрова Волжского бассейна, где освещена двуединая проблема, — адсорбции и адаптации — входящая в перечень задач, поставленных Парижским (2015) Соглашением. Установлен адсорбционный потенциал коренных и производных бореальных и неморальных лесов, оценена их способность смягчать климатические изменения, в том числе снижать антропогенное потепление. Проведен численный эксперимент по оценке влияния упругой устойчивости лесных формаций на их углеродный баланс (Котляков и др., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенная стратегия научного поиска предполагает периодически возвратную после-

довательность выполнения элементов триады геосистемного мониторинга наблюдение—прогноз—управление с построением эмпирико-статистических моделей перехода экосистем из прошлого в будущее при каждом новом климатическом сигнале. Производится вычленение климатогенной составляющей из общего ряда прошедшей динамики лесных биогеосистем, и затем дается прогноз их предстоящих изменений, согласно дальнейшему гидротермическому тренду. Рабочим инструментом анализа служит своего рода скользящая (маятниковая) операционная система, где наблюдение и прогноз повторяются неоднократно — в соответствии с полученными экологическими результатами за предшествующий период изменений климата и с новыми гидротермическими сигналами, которые ожидаются в будущем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Албриттон Д.Л., Баркер Т., Башмаков И. и др. Изменение климата. 2001 г. Обобщенный доклад МГЭИК / Ред. Р.Т. Уотсон. Женева: World Meteorological Organization, 2003. 220 с.
- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с.
- Арманд А.Д. Критические состояния экосистем // Экосистемы в критических состояниях. М.: Наука, 1989. С. 23–41.
- Барталев С.А., Исаев А.С. Современные возможности спутникового мониторинга динамики лесных бореальных экосистем Северной Евразии // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты / Ред. А.Д. Волков, А.Н. Громцев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 11–19.
- Высоцкий Г.Н. Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.
- Герасимов И.П. Научные основы современного мониторинга окружающей среды // Изв. АН СССР. Серия геогр. 1975. № 3. С. 13–26.
- Герасимов И.П. Экологические проблемы в прошлой, настоящей и будущей географии Мира. М.: Наука, 1985. 247 с.
- Голубятников Л.Л., Мохов И.И., Денисенко Е.А., Тихонов В.А. Модельные оценки влияния изменений климата на растительный покров и сток углерода из атмосферы // Изв. РАН. Физика атмосферы и океана. 2005. Т. 41 (1). С. 25–35.
- Гордиенко Н.С. Современные тенденции изменений климата и биоты на Южном Урале // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. 28 (5). С. 87–99.
- Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Краев Г.Н. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16–28.
- Иванова Ю.Р., Скок Н.В. Сезонное развитие растительных сообществ в контексте изменяющихся погодных условий низкогорий Среднего Урала // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2019. Т. 30 (1–2). С. 70–85.
- Израэль Ю.А. Глобальная система наблюдений. Прогноз и оценка изменений состояния окружающей природной среды. Основы мониторинга // Метеорология и гидрология. 1974. Вып. 7. С. 5–14.
- Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. Изд. 2-е доп. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 560 с.
- Израэль Ю.А. Роль мониторинга в управлении экономикой; экологическое нормирование // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы / Тр. III междунар. симпозиума. Т. 1. Л.: Гидрометеиздат, 1986. С. 31–38.
- Израэль Ю.А., Рябошапко А.Г. Геоинженерия климата: возможности реализации // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2011. Т. XXIV. С. 11–22.
- Израэль Ю.А., Семенов С.М., Хачатуров М.А. Биоклиматологические аспекты комплексного глобального мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 15. Л.: Гидрометеиздат, 1993. С. 8–20.
- Израэль Ю.А., Филиппова Л.М., Инсаров Г.Э. и др. Экологический мониторинг и регулирование состояния природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 4. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 6–19.
- Кобак К.И., Кондрашева Н.Ю., Турчинович И.Е. Влияние изменений климата на природную зональность и экосистемы России // Изменения климата и их последствия. СПб.: Наука, 2002. С. 205–210.
- Коломыц Э.Г. Поиск механизмов глобальных изменений природной среды в целях геосистемного мониторинга // Изв. РАН. Сер. географ. 2001. № 1. С. 28–32.
- Коломыц Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
- Коломыц Э.Г. Экспериментальная географическая экология. Записки географа-натуралиста. М.: КМК, 2018. 716 с.
- Коломыц Э.Г. Углеродный баланс и устойчивость лесных экосистем при глобальных изменениях климата. М.: Наука, 2020. 423 с.
- Коломыц Э.Г., Керженцев А.С., Шарая Л.С. Аналитические и картографические модели функциональной устойчивости лесных экосистем // Успехи соврем. биол. 2015. Т. 135 (1). С. 127–149.
- Котляков, В.М., Коломыц Э.Г., Шарая Л.С. Экологические ресурсы бореальных лесов в поглощении парниковых газов и в адаптации к глобальному потеплению (к Парижскому Соглашению по изменению климата // ДАН. 2023. Т. 511 (1). С. 124–129.
- Курбанов Э.Л., Лежнин С.А., Александрова Т.Л., Вазцулли-на З.З. Оценка фитомассы молодняков сосны Вятско-Мари́йского вала по спутниковым снимкам // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии / Мат. междунар. конф. с элементами научной школы для молодежи, 28 июня — 2 июля 2010 г., Йошкар-Ола, Мар.ГТУ, 2010. С. 143–147.
- Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Розанова Л.Н. и др. Многолетний мониторинг эмиссии CO₂ из дерново-подзолистой почвы: анализ влияния гидротермических условий и землепользования // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2007. Т. 21. С. 23–43.
- Леса России и изменение климата. Что нам может сказать наука / Ред. П. Лескиннен, М. Линднер, П. Веркерк, и др. Bonn: European Forest Institute, 2020. 140 с.

- Максимова О.В., Минин А.А., Кухта А.Е. О связи сезонных явлений и процессов у деревьев в условиях Центрально-Лесного биосферного заповедника // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2021. Т. 32 (1–2). С. 56–66.
- Польнов Б.Б. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 751 с.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР: системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.
- Романовская А.А. К концепции государственного управления и мониторинга в сфере изменений климата в России // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2019. Т. 30 (3–4). С. 61–83.
- Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 265 с.
- Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г. Обоснование общей схемы размещения элементов сети глобального мониторинга и биосферных заповедников // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы // Тр. III междунар. симпозиума. Т. 2. Л.: Гидрометеиздат, 1986. С. 20–26.
- Состояние и комплексный мониторинг природной среды и климата. Пределы изменений / Ред. Ю.А. Израэль. М.: Наука, 2001. 239 с.
- Сочава В.Б. Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3–86.
- Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических систем // Системные исследования. Ежегодник 1970. М.: Наука, 1970. С. 80–113.
- Тюрюканов А.Н. Избранные труды. М.: РЭФИА, 2001. 307 с.
- Уткин А.И. Углеродный цикл и лесоводство // Лесоведение. 1995. № 5. С. 3–20.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г. Углеродный бюджет лесов России // Сиб. лесн. журн. 2014. № 1. С. 69–92.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Кракснер Ф., Онучин А.А. Переход к устойчивому управлению лесами России: теоретико-методические предпосылки // Сиб. лесн. журн. 2017. № 6. С. 3–25.
- Beets P. N., Kimbereley M.O., Paul T.S. et al. Planted forest carbon monitoring system — forest carbon model validation study for *Pinus radiata* // New Zealand J. Forest Sci. 2011. V. 41. P. 177–189.
- Climate change 1995. The science of climatic change / Eds J.T. Houghton, L.G. Meira Filho, B.A. Callander et al. Cambridge, UK: The Cambridge Univ. Press, 1996. 572 p.
- Franklin J., Serra-Diaz J.M., Syphard A.D., Regan H.M. Big data for forecasting global change impact on plant communities // Glob. Ecol. Biogeogr. 2017. V. 26 (1). P. 6–17.
- Gamon J.A., Huemmrich K.E., Peddle D.R. et al. Remote sensing BOREAS: Lessons Learned // Rem. Sens. Environ. 2004. V. 89 (2). P. 139–162.
- Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A.Z. et al. Boreal forest health and global change // Science. 2015. V. 349 (6259). P. 819–821.
- King D., Bourennane H., Isampert M., Macaire J.J. Relationship of the presence of a non-calcareous clay-loam horizon to DEM attributes in a gently sloping area // Geoderma. 1999. V. 89 (1–2). P. 95–111.
- Kljun N., Black T.F., Griffis T.J. et al. Response of net ecosystem productivity of three boreal forest stands to drought // Ecosystems. 2007. V. 10. P. 1039–1055.
- Lischke H., Guisan A., Fischlin A., Bugmann H. Vegetation response to climate change in the Alps: modeling studies // Views from the Alps: regional perspectives on climate change. Cambridge, Massachusetts, USA: MIT Press, 1998. P. 309–350.
- Ontl T. A., Janowiak Maria K., Swanston Christopher W. et al. Forest management for carbon sequestration and climate adaptation // J. Forestry. 2020. V. 118 (1). P. 86–101.
- Paris Agreement on climate change (COP21) // Report of the Conference of the Parties, twenty-first session, Paris, France, 30 November — 13 December, 2015. Paris, 2015. 42 p.
- Quegan S., Beer C., Shvidenko A., McCallum I. et al. Estimating the carbon balance of central Siberia using a landscape-ecosystem approach, atmospheric inversion and Dynamic Global Vegetation Models // Glob. Change Biol. 2011. V. 17. P. 351–365.
- Rodriguez-Veiga P., Saatchi S., Tansey K., Balzter H. Magnitude, special distribution and uncertainty of forest biomass stock in Mexico // Rem. Sens. Environ. 2016. V. 183. P. 265–281.
- Santoro M., Cartus O., Carvalhais N. et al. The global forest above-ground biomass pool for 2010 estimated from high-resolution satellite observations // Earth Syst. Sci. Data, 2021. V. 13 (8). P. 3927–3950.
- Stinson G., Kurz W.A., Smyth C.E. et al. An inventory-based of Canada's managed forest carbon dynamics, 1990 to 2008 // Glob. Change Biol. 2011. V. 17. P. 2227–2244.
- Svoray T., Mazor S., Bar (Kutiel) P. How is shrub cover related to soil moisture and patch geometry in the fragmented landscape of the Northern Negev desert? // Landscape Ecol. 2007. V. 22 (1). P. 105–116.
- Tchebakova N.M., Parphenova E.I., Soja A.J. The effects of climate, permafrost and fire on vegetation change in Siberia in a changing climate // Environ. Res. Lett. 2009. V. 4 (4). P. 45–58.

Ways to Implement a United Triad Regional Monitoring of Forest Ecosystems at the Present Stage Global Warming

E.G. Kolomyts*

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

** e-mail: egk2000@mail.ru*

The program provisions on the geosystem monitoring of forests in connection with modern climate changes, put forward earlier by the author, are being developed. The search strategy is presented in the form of an experimental geo-ecological analysis (using the example of the forest ecosystems of the Volga River basin), with the implementation of the complete monitoring triad state—forecast—management, according to the Israel—Gerasimov's concept. The theoretical and scientific-methodical foundations of geosystem monitoring are considered, the methods of basic and predictive empirical-statistical modeling of the functional and structural characteristics of forest communities developed by the author are presented. An integrated landscape-ecological approach to monitoring is presented by the analysis and forecast of climate-genic changes in three groups of invariant indicators of the structural and functional organization of forest biogeosystems: 1) numerical parameters characterizing the tightness of inter-component links (as an indicator of the territorial integrity of the geo(eco-)system); 2) primary bio-productivity as the main indicator of the biological cycle; 3) index of labile (phytocoenotic) stability of geo(eco-)systems as integral indicators of their ecological reserve. A working algorithm for geosystem monitoring of forests is described, which characterizes a successive change in the stages of observation, forecasting and regulation, with the identification of mitigation and adaptation effects on the carbon balances of forest ecosystems.

Keywords: global warming, forest ecosystems, geosystem monitoring, a single triad observation—forecast—regulation, basic and predictive empirical-statistical modeling

УДК 502.1:504.1:504.7:556.55

ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННЫХ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИРОДООХРАННЫЕ СТРАТЕГИИ

© 2024 г. И. В. Башинский^{1, *}, Н. Г. Кадетов^{2, **}, В. А. Сенкевич^{3, ***}, Т. Г. Стойко^{3, ****},
Е. А. Кацман¹, В. В. Осипов^{4, 5, *****}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия

³Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

⁴Государственный природный заповедник “Приволжская лесостепь”, Пенза, Россия

⁵Саратовский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии, Саратов, Россия

e-mail: * ivbash@mail.ru, ** biogeonk@mail.ru, *** viktoriya0606@mail.ru, ****tgstojko@mail.ru, ***** osipovv@mail.ru

Поступила в редакцию 22.08.2023 г.

После доработки 28.08.2023 г.

Принята к публикации 29.08.2023 г.

Обобщается информация об основных негативных факторах, влияющих на состояние пойменных водоемов, описываются самые распространенные последствия абиотических и биотических процессов, предлагаются возможные пути для сохранения пойменных водоемов. Приводятся свидетельства негативного влияния гидростроительства, обвалования пойм, спрямления русел, сельского хозяйства и других антропогенных воздействий. Особую роль играет изменение климата, которое приводит к снижению поемности, высыханию и зарастанию водоемов, их эвтрофированию. Предлагаются критерии для выбора корректных индикаторов, которые могут свидетельствовать о последствиях антропогенных и климатических изменений и о коллапсе таких экосистем. Рекомендовано при оценках состояния пойменных водоемов, рассматривать не отдельные водоемы, а их скопления, и использовать в качестве индикатора изменение β-разнообразия сообществ водных организмов. Дальнейшие природоохранные стратегии могут опираться на подходы Красной книги экосистем Международного союза охраны природы и природных ресурсов, что поможет привлечь внимание к проблеме. Ключевую роль для сохранения пойменных водоемов должны играть территориальные меры охраны, вплоть до разработки отдельной категории для малых водоемов в целом.

Ключевые слова: антропогенные воздействия, изменение климата, Красная книга экосистем, малые водоемы, ООПТ, старицы

DOI: 10.31857/S0042132424010063, EDN: RXIJSX

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших экологических проблем является сохранение пресноводных экосистем, биоразнообразие которых уменьшается гораздо быстрее по сравнению с морскими и наземными экосистемами (Vaughn, 2010). Главными угрозами являются взаимосвязанные процессы — нарушение водного режима, чрезмерная эксплуатация, эвтрофирование и загрязнение вод, инвазии чужеродных видов, приводящие к деградации условий обитания организмов и сообществ континентальных вод (Dudgeon et al.,

2006). В современных условиях многие угрозы для водных экосистем обусловлены глобальными климатическими изменениями, которые приводят к нарушению температурного режима и поверхностного стока, провоцируют эвтрофирование водоемов, вызывают изменение пищевых цепей (Golubkov, 2021). В особой защите нуждаются малые водоемы, которые долгое время недооценивались исследователями. Непропорционально значимая интенсивность многих процессов в небольших водных экосистемах позволяет им играть неожиданно огромную роль в

глобальных биогеохимических циклах (Downing, 2010).

Одними из наиболее распространенных типов малых водоемов являются пойменные озера и старицы, которые обеспечивают многообразие местообитаний для множества групп водных и околоводных организмов (Joniak, Kuczynska-Kirpen, 2016). Пойменные водоемы формируют основу видового состава планктона всех водных объектов речной системы, включая главный водоток (Krylov, 2015). Сохранение и воспроизводство рыбных ресурсов также связано с состоянием пойменных водоемов, так как они являются местом нереста и нагула многих видов рыб, а также служат для них рефугиумами во время половодий (Naus, Adams, 2018). В России пойменные водоемы являются важнейшим местообитанием для русской выхухолы *Desmana moschata* (Linnaeus, 1758) — реликтового вида, находящегося под угрозой исчезновения (Рутовская, 2021; Kennerley, Turvey, 2016).

В последние десятилетия в речных долинах Европы наблюдается внутригодовое перераспределение сезонного стока рек (Blöschl et al., 2019) и сокращение объемов весеннего половодья (Фролова и др., 2015). Климатические факторы вместе с антропогенным нарушением гидрологического режима рек приводят к прекращению водообмена пойменных водоемов с основной рекой, что угрожает состоянию их водных сообществ, так как направления и скорости сукцессионных процессов в водоемах поймы находятся в зависимости от частоты и интенсивности затопления половодьями (Максимов, 1974; Junk et al., 1989). Помимо климатических воздействий, гидрологический режим рек подвержен влиянию хозяйственной деятельности человека (Чернов, 2009).

К настоящему времени изучены гидрологические и морфологические особенности формирования пойменных водоемов (Шанцер, 1951; Чалов и др., 2004), имеются сведения о структуре сообществ фито- (Анциферова, Борисова, 2009; Wilk-Wozniak et al., 2014) и зоопланктона (Yevdokimov, Yermokhin, 2009; Špoljar et al., 2018), различных групп беспозвоночных и зообентоса (Obolowski, 2011; Prokin, Seleznev, 2018). Множество работ посвящено флоре и динамике растительного покрова экосистем пойменных водоемов (Печенюк, 1986; Панкова, 2014). Ряд исследований касается рыбного населения (Miranda et al., 2014; Glińska-Lewczuk et al., 2016), хотя в пойменных водоемах данные объекты изучаются в гораздо меньшем объеме, чем в хозяйственно-важных крупных реках и озерах. Многими исследователями отмечается недостаток внимания к данной теме, наблюдается нехватка комплексных исследований.

Количественных оценок или обобщений по современному состоянию пойменных водоемов недостаточно.

Поэтому целью данной работы стали анализ и обобщение литературных данных о современном состоянии экосистем пойменных водоемов и их трансформации под воздействием климатических изменений. В рамках работы решались следующие задачи: 1) описание разновидностей пойменных водоемов, их происхождения и коллапса; 2) анализ ведущих антропогенных и зоогенных факторов, влияющих на сукцессии экосистем пойменных водоемов; 3) анализ трансформации биоты и биотических процессов экосистем пойменных водоемов в условиях современных природных изменений; 4) определение индикаторных компонентов, которые могут служить для мониторинга современных изменений экосистем пойменных водоемов; 5) предложение возможных природоохранных подходов и стратегий для сохранения пойменных водоемов.

ОПИСАНИЕ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ, ИХ ВОЗНИКНОВЕНИЕ И КОЛЛАПС

Пойменные водоемы встречаются в долинах почти всех типов рек, но в качестве комплексов разнотипных водоемов они в большей степени приурочены к долинам меандрирующих рек, для которых характерна озерно-старичная пойма (Чалов и др., 2004). Степень развитости речных излучин изменчива в широтном градиенте и максимальна в лесостепных и степных регионах в районе 50° с.ш. (Антроповский, Аверичкин, 2006).

Данный тип водоемов включает в себя довольно большое количество разных водных объектов, расположенных в долине реки. По современным типологиям, термин пойменные водоемы можно применять сразу к нескольким функциональным группам экосистем — малые постоянные пресноводные озера, сезонные пресноводные озера, постоянные открытые низинные болота, облесенные низинные болота и сезонные пойменные болота (Keith et al., 2022). Такое многообразие форм связано с различным происхождением водоемов и особенностями пойменных процессов.

Являясь по сути озерными экосистемами, пойменные водоемы, тем не менее, имеют свои особенности и отличаются от классических озер не только морфологией и происхождением, но и гидрологическим режимом и историей развития (Шанцер, 1951). По происхождению пойменные водоемы можно разделить на две основные группы — старицы (отшнуровавшиеся участки русла) и вторичные пойменные водоемы,

которые образуются на понижениях уже сформированных пойм. При этом каждый из этих типов представлен множеством вариантов и стадий, которые по-разному проявляются в разных природных условиях.

Как и происхождение, и развитие, так и исчезновение (коллапс) пойменных водоемов имеет несколько вариантов. Согласно предложенным концепциям МСОП (Keith et al., 2015), коллапсом считается потеря экосистемой своих ключевых абиотических и биотических особенностей, неспособность поддерживать характерную биоту и трансформация в принципиально другой тип экосистемы. Однако в случае динамичных и разнообразных пойменных водоемов, коллапсом в такой формулировке можно считать переход в другую сукцессионную стадию, так как их превращение в болото происходит постепенно в результате смены естественных стадий (Абросов, 1982). Поэтому при оценках состояния и разработке природоохранных стратегий лучше ориентироваться на альтернативное определение коллапса (Newton, 2021), который должен подразумевать резкое изменение экосистемы, сопровождающееся снижением биоразнообразия и потерей экосистемных функций, и невозможностью самостоятельного восстановления в течение как минимум десяти лет.

Коллапс пойменных водоемов может происходить в процессе их превращения из озерной в наземную экосистему (при полном высыхании и зарастании) или в переходную экосистему (низинное болото), что соответствует естественным сукцессиям таких водоемов. Кроме этого, также могут наблюдаться трансформации пойменных водоемов в иной тип водной экосистемы — при полном подтоплении речными водами, в случае возвращения основного русла в староречье или при искусственном подтоплении поймы прудами и водохранилищами.

Как и разнообразие экосистем пойменных водоемов, так и их коллапс определяются, прежде всего, поемностью — уровнем и длительностью весеннего половодья. Продолжительное стояние воды в пойме приводит к осаждению большего количества седиментов и питательных веществ, что способствует более интенсивному эвтрофированию и заилению (Крылов, Жгарева, 2016). Короткие затопления или отсутствие воды в пойме способствуют ксерофитизации условий (Булохов, Афонин, 2018) и более быстрому высыханию водоемов.

Исчезновение, как и появление новых пойменных водоемов, не является быстрым процессом. Например, обновление всей пойменной экосистемы в полосе меандрирования р. Хопер происходит в течение 3–4 тыс. лет (Романов-

ский, Раева, 2005). Это связано с интенсивностью горизонтальных русловых деформаций, которые зависят от высоты половодий (Кораблева, Чернов, 2012). Такие русловые деформации возможны только во время наиболее высоких половодий, уровни которых должны превышать среднемноголетние значения примерно в 1.5 раза (Чернов, Завадский, 2020).

СОВРЕМЕННЫЕ РИСКИ И УГРОЗЫ ДЛЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ

Основные угрозы для пойменных водоемов связаны с деятельностью человека. Наиболее существенное влияние оказывают строительство водохранилищ и искусственное зарегулирование стока. Так, на р. Иртыш после появления каскада плотин доля площади поймы снизилась с 89–97 до 60–70%, а в некоторые годы — до 10% (Царегородцева, 2005). Регулирование стока р. Дон привело к сокращению площади поймы в три раза (Шкура, Гетманская, 2016). Высокая плотность различных инженерных структур привела к снижению морфодинамической активности русла р. Шер (Франция) по сравнению с XIX в. (Dépret et al., 2017). При этом, характер боковой эрозии свидетельствует о том, что меандры сохраняют заметный потенциал для мобильности.

Создание водохранилищ влияет на пульс паводков, что снижает общую площадь водно-болотных местообитаний и их качество, приводит к исчезновению временных водоемов (Keddy, 2023). Дамбы и обвалование пойм приводят к ускорению зарастания и заболачивания пойменных водоемов, что особенно сильно отражается на мелководных малых водоемах центральной поймы, почти полное зарастание которых может наблюдаться в течение 12 лет (Крылова, Кузьмичев, 2004; Крылова, 2005). Большое влияние на русловые процессы и состояние пойм оказывают мосты и мостовые переходы. Выше опор моста могут образоваться условия характерные для дамб — паводковые воды остаются на большее время, размываются склоны, ускоряется процесс заболачивания (Барышников, 1990).

Важным фактором являются мелиоративные работы — одамбирование русла, создание поперечных систем, спрямление русла, дноуглубительные работы — которые также могут приводить к изоляции пойменных водоемов (Плюта и др., 2010). Большинство русел европейских равнинных рек систематически спрямлялись, а их поймы осушались (Wohl et al., 2021). В тоже время, работы по спрямлению русла могут приводить к появлению множества новых пойменных

водоемов (Koc et al., 2009) за счет искусственно-го отгораживания меандров.

Для пойменных водоемов, как и многих других типов озерных экосистем, большую проблему представляет забор воды для различных нужд, в том числе изъятие подземных вод, что приводит к уменьшению площади и обмелению (Измайлова, 2019; Румянцев и др., 2021). На урбанизированных территориях степень изменения пойм обычно велика, и система пойменных водоемов может представлять полностью искусственное происхождение (Гусев, Андрушко, 2011). Распашка надпойменных террас и коренных склонов приводит к смыву грунта, органических и минеральных удобрений в русла рек и пойменные озера, что приводит к интенсивному заилению и зарастанию водоемов (Чернышев, 2008). Слив с животноводческих комплексов приводит к зарастанию и заболачиванию.

Гидрологическая изоляция пойменных водоемов приводит к существенному возрастанию концентраций фосфора в воде (Glińska-Lewczuk, 2009), снижению уровня растворенного кислорода (Dembowska, Napiórkowski, 2015). Пойменные водоемы подвержены интенсивным процессам эвтрофирования. Несмотря на то, что для многих таких водоемов повышение концентраций биогенных соединений может быть связано с естественными сукцессиями, антропогенное воздействие оказывает ключевое влияние на эти процессы.

К нарушению экосистем малых водоемов может приводить неконтролируемая охота, незаконная ловля рыбы и неправильная эксплуатация рекреационных зон. Использование браконьерских орудий лова наносит существенный урон биоразнообразию и редким видам (Rutovskaya et al., 2017).

Ключевое влияние на состояние пойменных водоемов оказывают современные климатические изменения, которые определяют интенсивность выпадения атмосферных осадков, величину испарения, процессы выветривания и характер растительного покрова, эрозию почв и поступление наносов в реки (Барышников, 2012). Многолетние исследования в Беларуси показали, что в период с 1955 г. уровень воды в р. Пина снизился на 30–40 см, в р. Припять более чем на 1.3 м сократилась длительность паводка (Плюта и др., 2010). По данным многолетних наблюдений в Окском заповеднике, на р. Ока наблюдается более позднее становление льда и более раннее его вскрытие, а также неуклонное снижение уровня весеннего половодья при участившихся осенне-зимних паводках (Онуфрения, 2003).

Существует множество биотических факторов, негативно влияющих на состояние пойменных водоемов. Известно, что нарушение гидрологического режима способствует внедрению чужеродных видов за счет снижения обилия местных видов и создания условий для вселенцев (Thomaz et al., 2021). Увеличение суммы биологически активных температур и антропогенная трансформация пойменных экосистем (в том числе увеличение трофности) могут приводить к расселению таких инвазионных видов, как элодея канадская *Elodea canadensis* Michx., валлиснерия спиральная *Vallisneria spiralis* L., толстянка Хелмса *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne (DAISIE..., 2009).

Благодаря рыбакам в пойменные водоемы попадают чужеродные виды рыб. Например, ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 и серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) выпускают в водоемы в качестве наживки на хищную рыбу или же их просто запускают, чтобы потом использовать для рыбалки (Подушка, 2004).

В ряде работ в качестве негативного фактора упоминается зарастание телорезом *Stratiotes aloides* L. (Иванов и др., 2016). На участках водного зеркала, покрытых этим растением, полностью меняются световой и тепловой режимы, а также снижается видовое разнообразие фитопланктона и фитобентоса. Соседство с ним не выдерживают многие виды водных и околководных растений.

На состояние пойменных водоемов могут оказывать негативное влияние зоогенные факторы, например, деятельность бобров (*Castor* spp.). Сооружение плотин на путях стока талых вод препятствует проточности даже в период паводка, что упрощает видовую структуру зоопланктона. Внос древесных остатков в процессе жизнедеятельности бобров приводит к излишнему накоплению органики (Дробот, 2007). На первых этапах вселения бобров в пойменные экосистемы угрозу представляет и роющая деятельность этих зверей. Известны случаи (Дьяков, 1975), когда водоемы полностью мелели из-за излишнего поступления грунта из нор. Однако в настоящее время бобры чаще рассматриваются как положительный фактор, так как они увеличивают разнообразие местообитаний, способствуют их связанности и могут продлевать время существования временных водоемов (Bashinskiy, 2022).

В процессе снижения поемности возрастает негативная роль кабанов *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 для водоемов. Регулярно заливаемые старицы слабо подвержены влиянию пороев копытных, однако в небольших пересыхающих водоемах

происходит изреживание зарослей растительности, изменение микрорельефа дна, образование незарастающих участков в местах купален (Панкова, 2013).

Рыба также может быть фактором, влияющим на ускорение сукцессии стариц. Экспериментальные исследования в мезокосмах показали, что вселение всеядной рыбы (глазчатый горчак *Rhodeus ocellatus* (Kner, 1866)) имеет более сильное воздействие на изменение трофического статуса водоемов, чем нагревание и внос питательных веществ (Pacheco et al., 2021). Это обусловливается избирательным выеданием крупных кладоцер и макрозообентоса, в результате чего снижается пресс на фитопланктон.

Если подытожить все описанные угрозы и их воздействие на экосистемы, то можно предложить такую схему современных процессов в экосистемах пойменных водоемов (рис. 1).

Как можно увидеть, большинство современных изменений приводит к изоляции пойменных водоемов и упрощению их пространственной структуры. Изоляция способна приводить к двум типам коллапса экосистем пойменных

водоемов — высыханию и заболачиванию. Упрощение пространственной структуры экосистемы, как правило, напрямую не приводит к коллапсу экосистем малых водоемов, но может приводить к снижению биоразнообразия.

РЕАКЦИЯ БИОТЫ НА СОВРЕМЕННЫЕ ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМ ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ

Флора

Динамичность пойменного комплекса с периодическим затоплением и высыханием отдельных участков способствует мозаичности растительного покрова, высокой видовой насыщенности отдельных частей комплекса, кардинальным и интенсивным сменам стадий сукцессии. С другой стороны, для растительности характерна интенсивная естественная динамика — даже для пойменных озер со стабильной площадью могут наблюдаться ежегодные изменения качественного и количественного состава макрофитов (Шелест, Болдырев, 2014), встречаемости и обилия отдельных видов (Печенюк, 2006).

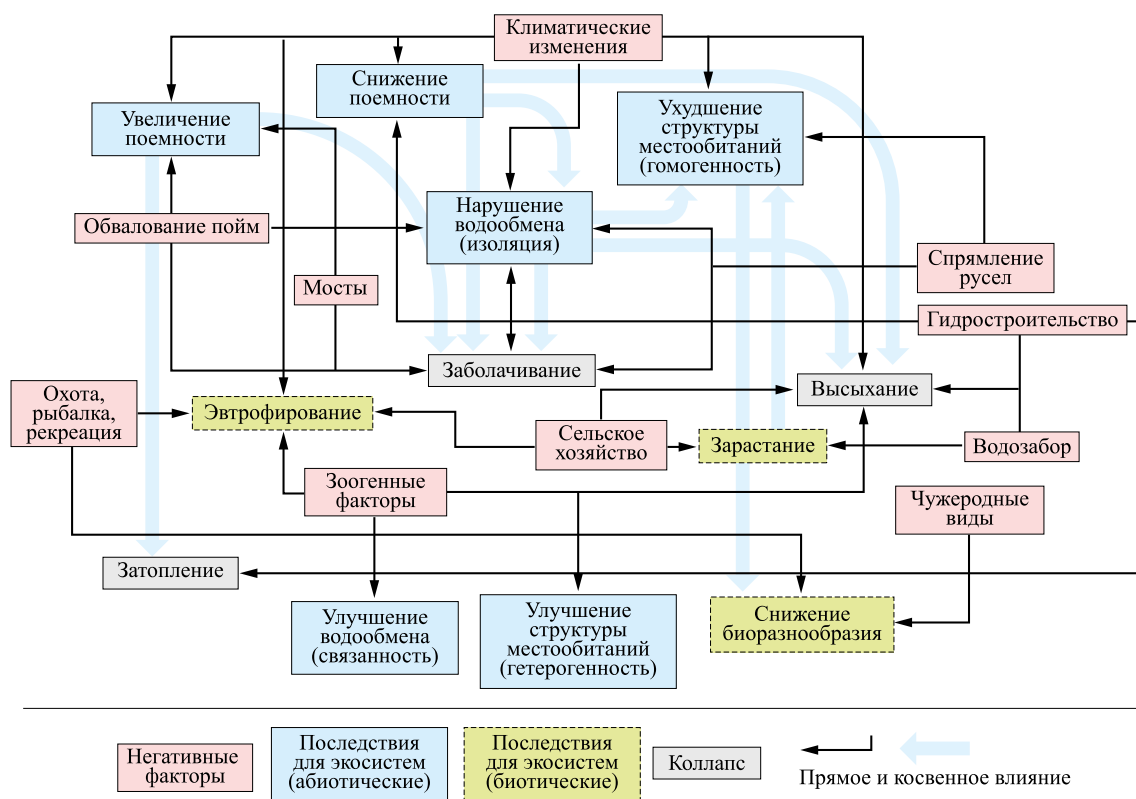


Рис. 1. Концептуальная модель абитических и биотических процессов, влияющих на современное состояние пойменных водоемов.

В пойменных водоемах развиваются различные экологические группы растений, которые, проходя жизненный цикл, пополняют семенные банки в грунте водоемов (Волкова и др., 2013). Сохранение в осадках спор, семян и корневищ растений позволяет им нивелировать воздействие как периодов высыхания, так и долгого подтопления. Отмечено положительное влияние переменного режима половодий (чередование как очень низкого, так и очень высокого уровня весенних паводков) для разнообразия растительности. Наличие множества неоднородных увлажненных местообитаний поддерживает сообщества гигро- и гидрофитов с различными требованиями и особенностями (Печенюк, 2017, 2018). В то же время, очевидно, что при более редких высоких паводках будет происходить существенное изменение всего пойменного комплекса. При более постоянных сухих условиях преимущество получают наземные растения, снижается общее разнообразие и богатство флоры за счет выпадения экологических групп, нуждающихся в более продолжительном увлажнении поймы (Brock, Casanova, 1997).

Отсутствие промывания котловин стариц в период половодья и последующее снижение уровня воды, а также увеличение прогреваемости способствуют вегетативному размножению и накоплению большого количества диаспор водных и околководных растений, что приводит к ускорению зарастания озер (Варгот, 2014).

Уменьшение уровня и продолжительности половодья приводит к снижению уровня грунтовых вод и возрастанию сухости почвы (Булохов, Афонин, 2018). Неглубокие старицы полностью высыхают и превращаются в луговые сообщества. Так, в долине р. Десна с 2008 г. наблюдаются процессы ксерофитизации поймы и ее растительного покрова (Булохов, Афонин, 2018; Булохов и др., 2019).

О негативных тенденциях можно судить по количеству видов растений, связанных с пойменными экосистемами, которые внесены в региональные Красные книги. Так, в Московской области 139 из 206 видов действующего списка Красной книги (Красная книга..., 2018) произрастают в долине р. Ока и на прилегающих территориях, в том числе в долинах рек правобережья Окского бассейна, причем 72 из них отмечены только здесь (Кадетов, Суслова, 2019).

Фауна

Ежегодная связь с рекой обеспечивает формирование сообществ зоопланктона, характеризующихся максимальным видовым богатством, численностью и биомассой. В период отсутствия

разливов сообщества зоопланктона косвенно свидетельствуют о возросшей трофности водоемов, а при наличии антропогенного влияния процессы эвтрофикации усиливаются (Крылов, Жгарева, 2016). При этом, очень продолжительная поемность также может приводить к возрастанию органической нагрузки и повышению трофности, особенно после долгого отсутствия разливов.

Экстремально высокий уровень половодья после многолетних периодов маловодья приводит к существенной перестройке сообществ зоопланктона — вымывание растительности и переотложение седиментов дает преимущество группам зоопланктона, связанным с детритными пищевыми сетями, в то время как зарослевые виды исчезают и сокращается видовое богатство планктонных беспозвоночных (Napiórkowski, Napiórkowska, 2014).

Снижение уровня воды может способствовать более глубокому промерзанию водоемов зимой, после чего происходит значительное падение видового разнообразия макрозообентоса (Телеганов, 2007). Продолжительность и уровень половодья существенно меняют видовой состав и обилие водных беспозвоночных (Prokin, Seleznev, 2018). Наиболее обильное сообщество макрозообентоса в изученных авторами водоемах Хоперского заповедника формировалось при поемности периодом не менее 30 суток, когда площадь водной поверхности достигала более 75% от среднемноголетней. В годы высокого половодья наблюдалась гомогенизация фауны, увеличение сходства доминантной и сапробиологической структуры сообществ, несмотря на общее увеличение их видового богатства и трофической неоднородности (Prokin, Seleznev, 2018). Эти наблюдения позволили авторам сделать заключение, что после продолжительного половодья сообщества приобретают черты более устойчивых систем, удаляющихся от точки слома.

Снижение уровня половодий негативно сказывается на рыбном населении. Как показали исследования многочисленных пойменных озер Мещерской низменности, в ежегодно заливаемых озерах встречены 18 видов, 11 из которых находятся в доминантном комплексе (Иванчева и др., 2018). В редко заливаемых пойменных озерах, где наблюдается снижение концентрации кислорода, остаются лишь виды, способные жить при его дефиците — вьюн *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758), золотой карась *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) и ротан.

Резкое снижение уровня половодья негативно влияет на виды, которые нерестятся рано —

выживаемость икры язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) и щуки *Esox lucius* Linnaeus, 1758 уменьшается при быстро уходящей воде (Иванчев, Иванчева, 2010). Изоляция водоемов от основного русла способствует существенному сокращению нерестилищ весенненерестящихся фитофильных видов рыб (Плюта и др., 2010). Вместе с регулированием стока маловодный режим рек приводит к исчезновению многих нерестилищ анадромных видов рыб в низовьях Дона (Шкура, Гетманская, 2016). Полноводные годы отличаются большим пространственным разнообразием поймы (Diniz et al., 2023), что приводит к увеличению β -разнообразия рыб.

Снижение уровня весеннего половодья негативно влияет на население амфибий, так как многие нерестовые водоемы сокращаются в площади и пересыхают. Как показали наблюдения в Окском заповеднике, за 45-летний период численность земноводных снизилась, прежде всего эта тенденция коснулась видов с порционным икрометанием и поздними сроками завершения метаморфоза (Антонюк, Панченко, 2017). За период с 2009 по 2018 гг. похожие тенденции отмечены для поймы р. Медведица в Саратовской обл. (Yermokhin et al., 2018).

Снижение интенсивности весенних паводков и последующее зарастание пойменных водоемов негативно отражается на состоянии кормовых угодий ряда видов птиц (Мищенко, Суханова, 2017; Mischenko et al., 2020). Этому также способствует заметное снижение сельскохозяйственной активности (сокращение сенокосов и выпаса скота) в поймах. Совместно эти факторы приводят, например, к серьезному ухудшению состояния популяций нескольких видов куликов в Московской обл. (Mischenko, Sukhanova, 2016). При снижении уровня воды по сравнению с полноводными годами происходит заметное сокращение числа гнездящихся лимнофильных видов (Беляченко, Бороздина, 2017).

Естественные разливы рек необходимы также пролетным птицам. Как показали исследования поймы р. Бебжа в Польше (Krajewski et al., 2023), существование весной большого количества мелководных водоемов обеспечивает пищей мигрирующих водоплавающих птиц. Одновременно, слишком высокий уровень воды, наоборот, приводит к исчезновению важных микроместообитаний, что негативно влияет на птиц (Jankowiak, Ławicki, 2014), хотя этот эффект и краткосрочный. Похожие последствия также вызывает зарегулирование стока рек при строительстве водохранилищ (Farágó, Hangya, 2012) — продолжительное подтопление поймы приводит к снижению разнообразия и численности птиц и к полной смене орнитофауны.

ИНДИКАТОРНЫЕ БИОТИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ

Воздействие современных природных процессов на пойменные водоемы очевидно. Однако для таких экосистем и в естественном состоянии характерны динамичные сукцессии, зарастание, эвтрофирование, высыхание. Поэтому без наличия данных многолетнего мониторинга очень сложно установить, находятся ли деградированные водоемы в естественной фазе своих сукцессий, или их состояние — результат антропогенных воздействий. Хотя в большинстве случаев эти процессы взаимосвязаны, выделение понятных индикаторных компонентов необходимо при разработке природоохранных стратегий или при проведении восстановительных мероприятий.

Концепция Красной книги экосистем предполагает выделение характерных биотических компонентов и процессов, которые служат одним из ключевых критериев для оценки состояния и присвоения природоохранного статуса. В соответствии с этим подходом (Guidelines for ..., 2017) такие компоненты должны быть диагностическими (то есть по их наличию можно отличить данный тип экосистемы) или иметь центральное значение для динамики и функционирования экосистемы (средообразователи, доминанты). Изменения характерных компонентов должны свидетельствовать о сдвиге экосистемы к коллапсу.

Для оценки состояния экосистем пойменных водоемов по отдельным биотическим компонентам можно выделить следующие критерии, которые бы отражали те основные изменения, которые происходят из-за воздействия внешних факторов (рис. 1): для этого компонента пойменные водоемы являются необходимым или наиболее предпочтительным местообитанием; чередование высоких и низких уровней половодья (характерные естественные условия пойменных водоемов) не приводит к исчезновению компонента и даже может быть благоприятным фактором; при коллапсе экосистемы пойменного водоема индикаторный компонент исчезает навсегда и для его восстановления недостаточно возвращения высокого половодья; после исчезновения пойменных водоемов теряется возможность распространения этого компонента; для компонента критична изоляция пойменных водоемов и упрощение их пространственной структуры (самые распространенные последствия воздействия современных процессов на пойменные водоемы). Важно отметить, что индикатором может быть не только исчезновение или сокращение обилия компонента, но и появление новых или увеличение численности ранее малочисленных компонентов.

В качестве подобного индикатора могла бы служить водная растительность, поскольку она четко свидетельствует о разных фазах сукцессии пойменного водоема (Катанская, 1981). Однако существование банка семян позволяет растительности восстанавливаться после полного высыхания водоемов и нескольких лет сухой фазы.

По этой же причине многие планктонные и бентосные организмы не всегда могут служить корректным индикатором, поскольку способны переживать годы засухи в виде покоящихся стадий. Существует множество видов водных беспозвоночных, специализированных на обитании во временных водоемах, поэтому регулярные и даже долговременные пересыхания для них не могут быть угрозой. Хотя такие организмы часто используются для определения трофического статуса водоемов, уровня загрязнения, индикации абиотических условий (Макрушин, 1974; Мязметс, 1980; Pantle, Buck, 1955; Sládeček, 1973; Rossaro et al., 2007).

Например, об излишнем зарастании и заболачивании пойменных водоемов при долгом отсутствии половодья может свидетельствовать высокая доля организмов, предпочитающих такие условия, например, коловратки родов *Trichocerca*, *Monommata*, ветвистоусые ракообразные *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851), *Dunhevedia crassa* King, 1853. На потерю связи с рекой, изоляцию водоемов и их высыхание может указывать снижение видового богатства и гомогенизация структуры сообществ пресноводных моллюсков (Zheng et al., 2022; Šlachťová et al., 2023).

В качестве более полной характеристики биологических процессов, происходящих в водоеме, полезно проведение объединенной экологической классификации организмов, которая комбинирует трофические и топические характеристики (Чуйков, 2000). Например, в оз. Инорка (Республика Мордовия) постоянными обитателями являются коловратки-вертикатеры, которые питаются взвешенным мелкодисперсным детритом, бактерио- и фитопланктоном. Повышение в озере доли хватателей, науплиальных и копеподитных стадий циклопид, способных использовать в качестве пищи естественную микрофлору, детрит, водоросли и простейших, свидетельствует о том, что в водоеме много органических и минеральных веществ (Монаков, 1998). Сочетание всех перечисленных выше структурных параметров зоопланктонного сообщества позволяет оценивать водоем как мезотрофный (Стойко, Сенкевич, 2018). Однако необходимо учитывать, что и при естественной сукцессии, и при высоких уровнях

половодья многие пойменные водоемы остаются на эвтрофной и даже гиперэвтрофной стадии.

Рыбы так же являются важным индикатором состояния водоемов. Например, высокое биоразнообразие ихтиофауны и наличие “речных” видов говорит о связанности пойменных водоемов с рекой и друг другом, и достаточно высоком содержании растворенного кислорода в воде. В центральной части Европейской России типичными представителями таких водоемов являются густера *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, щука, красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), язь, верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) (Иванчева и др., 2018). При увеличении изоляции в водоемах падает концентрация растворенного кислорода, накапливается органика, водоемы становятся заморными. В них выживают только экологически более пластичные виды: золотой и серебряный караси, линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), ротан, озерный голец *Rhynchocypris percunurus* (Pallas, 1814), вьюн.

О нарушении водной экосистемы может говорить наличие чужеродных видов рыб. Здесь стоит отметить ротана, доминирование которого в уловах обычно свидетельствует об очень высокой антропогенной нагрузке и неблагоприятной среде обитания. Такие водоемы, как правило, расположены рядом с населенными пунктами и в них могут отсутствовать даже самые выносливые виды рыб (Кудерский, 1980). Еще один представитель нарушенных водных экосистем — серебряный карась. Этот вид при благоприятных условиях легко преодолевает биологический барьер, создаваемый местной ихтиофауной (пищевая конкуренция, хищничество, паразитизм), и может подавлять ее до минимума (Костюченко, 1970; Подушка, 2004). Оба этих чужеродных вида могут вместе мирно сосуществовать.

Хорошим индикатором могут служить амфибии, так как пойменные водоемы являются ключевыми местообитаниями для их нереста. При снижении уровня паводков и увеличении доли водоемов, высыхающих в первой половине лета, численность и разнообразие этих организмов снижается (Антонюк, Панченко, 2017). Это в первую очередь касается видов с продолжительным метаморфозом и порционным икрометанием (Yermokhin et al., 2018), например, зеленых лягушек *Pelophylax* sp., чесночниц *Pelobates* sp., краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761).

Из других организмов, индикаторным компонентом можно считать русскую выхухоль. Этот вид привязан не только к пойменным водоемам,

как одному из основных местообитаний, но и к естественному водному режиму рек с регулярными весенними паводками (Рутовская, 2021). Системы пойменных водоемов с сохранившимися популяциями выхухоли, по-видимому, отличаются хорошим состоянием с подходящими местообитаниями и возможностью для размножения (Rutovskaya et al., 2017).

Как было показано выше, разные компоненты экосистем по-разному реагируют на изменение водного режима рек — для кого-то негативным фактором будет высокий уровень половодья с продолжительным нахождением воды в пойме (Prokin, Seleznev, 2018, 2021), для кого-то, наоборот, их отсутствие (Антонюк, Панченко, 2017; Prokin, Seleznev, 2018, 2021). Поэтому ключевым фактором для систем пойменных водоемов будет чередование высоких и низких половодий. Критическая зависимость всего пойменного комплекса от “пульса половодья” (Junk et al., 1989) обуславливает необходимость оценки не столько отдельных водоемов, сколько всего комплекса пойменных водоемов в пределах долины реки. Для этого подходит набирающий популярность в западной литературе термин “*pondscape*”, который относится к скоплению водоемов и наземным экосистемам между ними (Hill et al., 2021). В более широком смысле используется термин “*waterscape*” (Borthagaray et al., 2023), охватывающий помимо малых водоемов еще и реки, озера, болота, что как раз характерно для пойменных ландшафтов. Четкие критерии и способы выделения таких скоплений пока еще остаются условными и субъективными. Границы таких скоплений могут быть как четко очерчены — например, водоемы могут быть остатками некогда единого староречья или быть ограничены единым ландшафтным участком (лесным массивом), так и условны — например, в пределах охраняемой природной территории или населенного пункта. Одним из критериев выделения скоплений водоемов может быть определенное расстояние между ними, которое ограничивает возможность организмов для перемещения, например, 1 км для некоторых амфибий (Boothby, 1997).

Даже при невозможности выделения четких пространственных и временных границ скоплений, что как раз характерно для динамичных и протяженных пойменных экосистем, важно проводить одновременный анализ состояния множества водоемов. Существование в пределах скопления пойменных водоемов широкого спектра сукцессионных стадий позволяет предполагать отсутствие угрозы для рассматриваемого типа экосистем. В свою очередь, о негативных изменениях будет свидетельствовать увеличение сходства водоемов и снижение количества пред-

ставленных стадий их развития. Для оценки этих последствий хорошим индикатором может служить β -разнообразие групп организмов, характерных для пойменных водоемов. Это доказано на примере долины р. Янцзы, где статистически значимое снижение β -разнообразия водных макробеспозвоночных наблюдается при увеличении антропогенной нагрузки на пойменные озера (Li et al., 2023).

На примере внутригодовой динамики сообществ моллюсков (Bashinskiy et al., 2020) показано, что β -разнообразие системы пойменных водоемов максимально в первой половине лета, а к осени снижается до минимальных значений. В годы с низким уровнем воды в период весеннего половодья уменьшение β -разнообразия происходит раньше — при снижении уровня воды. Можно предположить, что при отсутствии паводков межгодовая динамика β -разнообразия водоемов будет развиваться по такой же схеме (рис. 2), водоемы будут высыхать, и большая их часть достигнет коллапса, превратившись в луга или болота. В процессе высыхания будет увеличиваться расстояние между водоемами, усложняя расселение организмов и появление новых видов в сообществах. При этом структура местообитаний может оставаться достаточно мозаичной за счет появления новых наземных биотопов, но водные местообитания практически исчезнут.

Хотя β -разнообразие считается важным критерием состояния экосистем (Mori et al., 2018), необходимо с осторожностью подходить к его оценке, так как разные индексы могут привести к противоположным выводам (Diniz et al., 2023). Например, воздействие высокого уровня и продолжительности половодья на β -разнообразие сообществ пойменных водоемов в долинах крупных рек могут иметь совершенно иные последствия, чем в маленьких динамичных поймах (Chanut et al., 2023).

ПЕРСПЕКТИВЫ И ПРИРОДООХРАННЫЕ СТРАТЕГИИ

Перспективы изучения и сохранения пойменных водоемов связаны с мониторингом индикаторных компонентов и разработкой решений для сохранения таких экосистем. Предложенный нами набор индикаторных компонентов может быть использован для оценки состояния водоемов в долинах разных рек.

Существующие на территории многих заповедников многолетние данные позволяют использовать инструментарий Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП) для присвоения системам пойменных водоемов природоохранного статуса на основе Красной

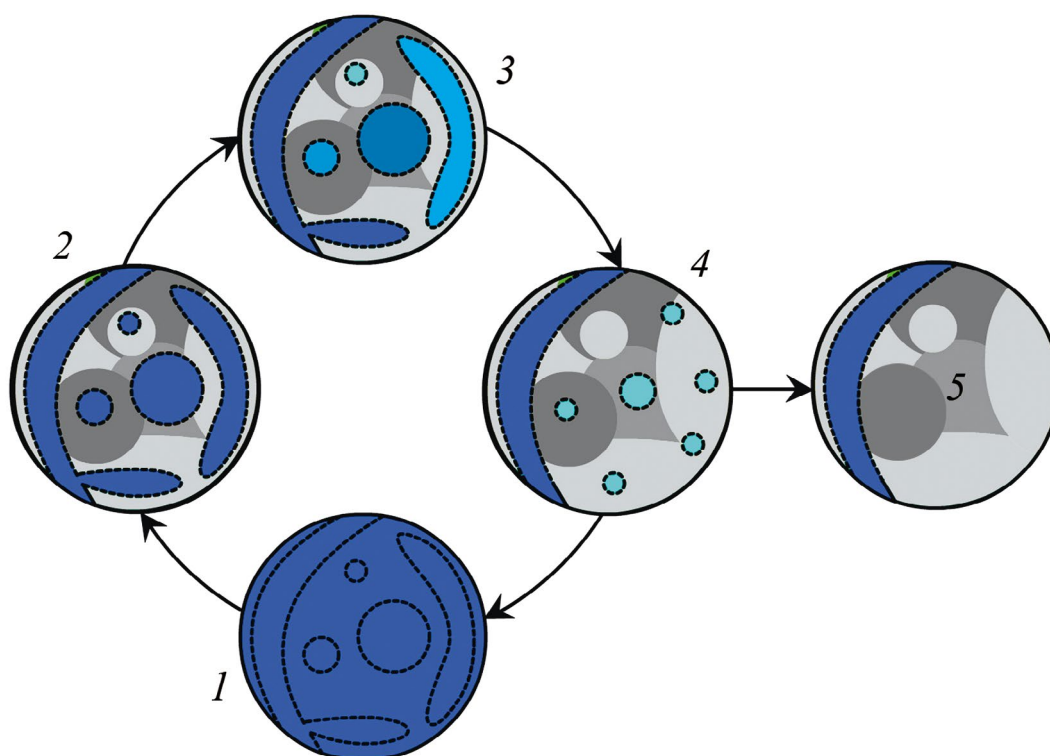


Рис. 2. Схема динамики системы пойменных водоемов. Оттенками синего цвета и прерывистой границей показаны пойменные водоемы, серые участки — наземные экосистемы. Условные стадии изменений системы водоемов (аналогия годового цикла с межгодовой динамикой): 1 — высокое половодье; 2 — гомогенизация пойменных водоемов после схода паводковых вод (“весна” — годы вслед за максимальным половодьем); 3 — наибольшее разнообразие водоемов (“лето” — годы без высоких паводков); 4 — высыхание и гомогенизация водоемов (“осень” — многолетнее маловодье); 5 — коллапс системы пойменных водоемов.

книги экосистем (Guidelines for..., 2017) и последующего привлечения внимания к проблеме этих экосистем. Несмотря на свою адаптивность, этот подход подразумевает понимание изменений экосистем за многолетний период. Необходимость разработки Красных книг не только для редких видов, но и для сообществ уже давно обсуждается. Такой подход отчасти реализован для растительных сообществ при разработке Зеленых книг и аналогичных им изданий (Чибилев, 1983; Зеленая книга..., 2012; Мартыненко и др., 2015). Что касается водных экосистем, то подобные работы проводились в основном в Самарской обл., итогом которых стала Голубая книга (Голубая книга..., 2007) — практически единственное издание в России по этой теме.

При разработке решений для восстановления пойменных водоемов надо принимать во внимание основные последствия воздействия современных факторов среды на такие экосистемы — это гидрологическая изоляция и увеличение однородности местообитаний. Часто применяются технические решения, связанные

с углублением водоемов или соединением их с рекой. Как правило, такие подходы связаны с большими финансовыми затратами, их сложно реализовать в широком масштабе, а также на охраняемых территориях. К тому же, такие решения не способствуют увеличению гетерогенности пойменных ландшафтов, что является одной из главных причин снижения биоразнообразия. Если вновь обратиться к опыту МСОП, то сейчас активно внедряется концепция природно-ориентированных решений (Cohen-Shacham et al., 2016). Как показал наш анализ (рис. 1), к увеличению связанности и гетерогенности экосистем пойменных водоемов может приводить зоогенный фактор (прежде всего, бобры). По схожим причинам деятельность бобров легла в основу ряда природно-ориентированных стратегий для восстановления водно-болотных местообитаний — сооружение аналогов бобровых плотин (Pfaeffle et al., 2022). Однако еще не обсуждалась возможная роль таких сооружений для пойменных водоемов, где бобры с помощью плотин на путях стоков талых вод могут замедлять обмеление

водоемов. По аналогии возможна разработка и других природно-ориентированных решений на основе строительной, роющей и кормодобывающей деятельности бобров, например, сооружение каналов для улучшения связанности водоемов, внос древесных остатков для улучшения мозаичности водоемов, сооружение нор в качестве местообитаний для разных организмов (Bashinskiy, 2020).

Разработка природоохранных стратегий для сохранения пойменных водоемов усложняется тем, что они представлены в большинстве своем малыми и временными объектами, юридический статус которых не всегда определен. Совершенствование юридических и правовых мер является необходимым шагом для охраны таких водоемов (Румянцев и др., 2019). Кроме того, необходим пересмотр принципов выделения водоохраных зон для любых водотоков, которые сейчас определяются исходя из их протяженности и не превышают 200 м (Водный кодекс, 2006). Однако с точки зрения пойменных водоемов важно включать расстояние от уреза воды реки до границ зоны разлива при максимальном высоком уровне полых вод, чтобы охватить весь пойменный комплекс. Частичное включение долины реки в водоохранную зону было реализовано в СССР в 1989 г., и такие нормы сохраняются в некоторых странах, например в Молдавии и Казахстане (Сатдаров, 2015).

Также остро встает вопрос о территориальной охране — создании особо охраняемых природных территорий (ООПТ) как важнейшем способе сохранения и управления биоразнообразием (Саксонов и др., 2017; Tishkov, 2017). Множество систем пойменных водоемов уже охраняются на федеральном уровне в рамках существующих заповедников и национальных парков. При этом поднимаются вопросы усовершенствования системы ООПТ на федеральном уровне для сохранения пойменных водоемов (в качестве ключевых местообитаний русской выхухолы) (Глушенков, Рutowская, 2021). Однако, учитывая известную сложность создания, трудность процессов регулирования состояния экосистем и потенциальное несоответствие масштаба необходимых к принятию мер федерального значения, ООПТ подобного уровня не могут рассматриваться как базовые для поддержания пойменных водоемов.

На региональном уровне также имеется ряд случаев взятия под охрану пойменных водоемов. Однако в большинстве случаев руководящую роль сыграло наличие уникальных объектов охраны, а не необходимость сохранения собственно пойменного водоема. В качестве показательного примера можно назвать памятник природы “Старица р. Истра и широколиственный лес по склону

к ней с изолированной популяцией венерического башмачка в кв. 58 Полевшинского лесничества” в Московской обл. (Кадетов, Суслова, 2017), который в полной мере иллюстрирует ту роль, которую могут сыграть в сохранении пойменных водоемов региональные — они должны служить сохранению еще и отдельных редких видов.

ООПТ местного значения в России пока развиты слабее, чем региональные. Однако, с учетом возможности оперативного принятия управленческих решений, сравнительной простоты административных процедур и потенциального исполнения социальных функций природоохранной деятельности, именно они могут стать базовыми для охраны пойменных водоемов.

Приведенные выше выводы подводят к вопросу о выборе категории ООПТ для пойменных водоемов. Из существующих в федеральном законодательстве категорий мало подходят заповедники и национальные парки, за исключением случаев уникальных экосистем. Природные парки также не могут быть основной категорией, хотя в ряде случаев их создание возможно с учетом охвата значительных участков пойм. Взятие под охрану пойменных водоемов в качестве памятников природы в значительной степени увязывается на наличие уникальных объектов охраны, а создание заказников чаще всего подразумевает сравнительно большие площади, что, вместе с тем, может подразумевать включение в их состав и пойменных водоемов.

Выходом в данном случае могло бы послужить введение отдельной категории именно для сохранения водоемов и прилегающих территорий. В рамках такой категории можно предусмотреть как введение жестких ограничений на различные виды действий, так и проведение необходимых мероприятий по поддержанию стабильности пойменных водоемов, а также отдельных видов природопользования (регулируемая рекреация, отдельные компоненты сельского хозяйства). Подобное решение так же упростило бы использование природно-ориентированного подхода, несовместимое с режимом большинства имеющихся ООПТ.

Разработка подобной ООПТ возможна на основе опыта, имеющегося в Московской обл., где на фоне противоречий между природопользованием и необходимостью сохранения различных участков природного комплекса получило развитие создание такой категории ООПТ, как природная рекреационная зона. В этих рамках при зонировании возможно сохранять зоны более строгой охраны и зоны возможного рекреационного и/или хозяйственного использования (Суслова, Кадетов, 2023).

Пойменные водоемы во многом “сублимируют” существующие экологические проблемы: глобальные климатические изменения, уменьшение среднегодового стока, снижение биоразнообразия, химические загрязнения, распространение чужеродных видов и прочее. В этой связи их охрана, в том числе — выделение особой категории ООПТ и создание отдельной государственной программы по их сохранению, являются необходимыми.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показал наш анализ, современные климатические изменения и антропогенные воздействия влияют на сукцессии экосистем пойменных водоемов и способствуют их коллапсу (превращению в луга и болота или подтоплению). Ключевыми негативными факторами являются гидростроительство, изменение режима рек и снижение уровня весенних половодий, спрямление русел, обвалование пойм, сельское хозяйство, рекреация, вселение чужеродных видов. Основными последствиями воздействия негативных факторов на пойменные водоемы являются: потеря связанности водоемов с рекой и между собой, упрощение структуры местообитаний, эвтрофирование, ксерофитизация растительности, снижение биоразнообразия и обилия водных и околоводных организмов.

Так как пойменные водоемы и без влияния негативных факторов отличаются существенной динамикой, первым шагом для разработки природоохранных стратегий с целью сохранения этих экосистем должен стать корректный выбор индикаторных компонентов. В качестве таковых могут служить моллюски, рыбы, амфибии. Водная растительность и водные беспозвоночные служат хорошими индикаторами отдельных стадий развития сукцессии водоема или их трофического статуса. Однако из-за способности переживать долгие периоды засухи в виде покоящихся стадий, исчезновение одного из этих компонентов не может служить признаком приближающегося коллапса. По итогам анализа при оценках состояния этих экосистем нами предлагается рассматривать не отдельные водоемы, а скопления водоемов. В этом случае хорошим индикатором может служить изменение β -разнообразия водных организмов. Кроме того, важным индикатором могут быть редкие виды, для которых пойменные водоемы служат важным местообитанием (например, выхухоль). Присутствие таких видов может указывать на низкий уровень негативных воздействий.

В качестве природоохранных стратегий можно использовать инструментарий и подходы

МСОП, например Красную книгу экосистем. Это может помочь привлечь внимание к проблеме пойменных водоемов и придать им природоохранный статус. Кроме того, для отдельных компонентов этих экосистем может быть эффективна разработка природно-ориентированных решений, например, основанных на строительной, кормодобывающей и роющей деятельности бобров.

Ключевую роль для сохранения пойменных водоемов могут сыграть территориальные меры охраны, в частности усовершенствование системы ООПТ федерального уровня и создание ООПТ на региональном и местном уровнях. Для этого желательно создание государственной программы по сохранению малых водоемов в целом и введение отдельной категории ООПТ в частности.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект 23-24-00018).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л.: Наука: Ленингр. отд-ние, 1982. 144 с.
- Антонюк Э.В., Панченко И.М. Влияние гидрологического режима реки Оки на состояние фауны земноводных в Окском заповеднике // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2017. Т. 26 (3). С. 121–126.
- Антроповский В.И., Аверичкин О.Б. Условия формирования пойменно-руслых комплексов рек в различных природных зонах восточной части Русской равнины // Пойма и пойменные процессы. Межвузовский сборник / Ред. Н.Б. Барышников, Р.С. Чалов. СПб.: РГТМУ, 2006. 136 с.
- Анциферова Г.А., Борисова Л.Е. Озера долины реки Ворона как естественные современные рефугиумы диатомовых водорослей в центре Восточно-Европейской равнины // Вестн. ВГУ. Сер. Географ. Геоэкол. 2009. № 2. С. 85–92.
- Барышников Н.Б. Антропогенное воздействие на русловые процессы. Л.: ЛГМИ, 1990. 140 с.
- Барышников Н.Б. Проблемы морфологии, гидрологии и гидравлики пойм. СПб.: РГТМУ, 2012. 426 с.

- Беляченко А.В., Бороздина Л.О. Фауногенетическая структура орнитонаселения и ее трансформация в связи с депрессивными изменениями гидрологического годового цикла в среднем течении р. Медведицы // Изв. Саратовского ун-та. Новая серия. Сер. Химия. Биол. Экол. 2017. Т. 17 (2). С. 212–222. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2017-17-2-212-222>
- Булохов А.Д., Афонин О.В. Динамика сообществ класса Phragmito–Magnocaricetea Klika in Klika et Novák 1941 под влиянием ксерофитизации поймы реки Десны (Брянская область) // Бюл. Брянского отделения РБО. 2018. № 4 (16). С. 9–18. <https://doi.org/10.22281/2307-4353-2018-4-9-18>
- Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н., Харин А.В. Динамика сообществ ассоциации *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931 в долине реки Десны в связи с процессом ксерофитизации поймы // Бюл. Брянского отделения РБО. 2019. № 1 (17). С. 11–26. <https://doi.org/10.22281/2307-4353-2019-1-11-26>
- Варгом Е.В. Динамика растительного покрова некоторых озер Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича // Тр. Мордовского гос. природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2014. №. 12. С. 279–288.
- Водный кодекс Российской Федерации от 03.06.2006 г. № 74-ФЗ. Новосибирск: Сиб. универ. изд-во, 2007. 61 с.
- Волкова В.Д., Седова С.Я., Болдырев В.А. Динамика растительного покрова пойменных озер реки Медведицы в Саратовской области // Вестн. рос. университетов. Математика. 2013. Т. 18 (3). С. 762–766.
- Глушенков О.В., Рutowская М.В. Совершенствование сети особо охраняемых природных территорий как одна из основ стратегии сохранения русской выхухолы // Тр. Мордовского гос. природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2021. № 29. С. 218–228.
- Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы / Ред. Г.С. Розенберг, С.В. Саксонов. Самара: СамНЦ РАН, 2007. 200 с.
- Гусев А.П., Андрушко С.В. Ландшафтно-экологический анализ антропогенной эволюции геосистем локального уровня (на примере изменений поймы в черте г. Гомеля в XIX–XX вв.) // Природопользование. 2011. Вып. 19. С. 103–107.
- Дробот В.И. Зоопланктонные сообщества водоемов поймы реки Большая Кокшага // Науч. тр. государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. 2007. №. 2. С. 80–110.
- Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского Союза: морфология, экология, пути и методы хозяйственного использования. Смоленск: Моск. рабочий, 1975. 480 с.
- Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране): монография / Ред. А.Д. Булохов, Брянск: Брянск. обл. полигр. объедин., 2012. 144 с.
- Иванов А.И., Ильин В.Ю., Дудкин Е.А. Водно-болотные угодья Пензенской области. Пенза: Пензенская гос. сельскохозяйств. академия, 2016. 208 с.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилегающих территорий. Рязань: НП Голос губернии, 2010. 292 с.
- Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П., Лычковская И.Ю. Результаты и перспективы изучения рыбного населения центральной озерно-речной системы Мещерской низменности // Трансформация экосистем. 2018. №. 2. С. 92–107. <https://doi.org/10.23859/estr-180712>
- Измайлова А.В. Озерный фонд Российской Федерации и тенденции его изменения // Озера Евразии: проблемы и пути их решения / Мат. II междунар. конф. Казань: Академия наук Республики Татарстан, 2019. С. 93–97.
- Кадетов Н.Г., Суслова Е.Г. Специфика особо охраняемых природных территорий на склонах долин рек в Московской области // Природное наследие России / Сб. науч. статей междунар. науч. конф., посвященной 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России, Пенза, 23–25 мая 2017 года / Ред. Л.А. Новикова. Пенза: Пензенский гос. ун-т, 2017. С. 155–157.
- Кадетов Н.Г., Суслова Е.Г. Охрана степных растений близ северной границы ареала в Подмосковье // Вopr. степеведения. 2019. № 15. С. 126–129. <https://doi.org/10.2441/9999-006A-2019-11519>
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кораблева О.В., Чернов А.В. Динамика пойменно-руслых комплексов рек Нижегородского Заволжья (на примере реки Керженец) // Тр. государственного природного биосферного заповедника “Керженский”. Т. 5. Нижний Новгород: Изд-во “Государственный природный биосферный заповедник “Керженский”, 2012. С. 24–25.
- Костюченко А.А. Акклиматизация рыб в водоемах Белоруссии // Труды БелНИИРХ. 1970. Т. 7. С. 147–180.
- Красная книга Московской области (издание третье, дополненное и переработанное) / Ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.Б. Никитский, А.В. Свиридов. Моск. обл.: ПФ “Верховье”, 2018. 810 с.
- Крылов А.В., Жгарева Н.Н. Влияние поемности на летний зоопланктон малых озер // Изв. РАН. Серия географ. 2016. № 1. С. 58–66. <https://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-1-58-66>
- Крылова Е.Г. Пространственное распределение растительных сообществ на пойменных озерах (на примере Некрасовской поймы Верхней Волги) // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике бореальной Евразии / Ред. А.И. Кузьмичев. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 96–108.
- Крылова Е.Г., Кузьмичев А.И. Структура и сукцессии растительного покрова озер Некрасовской поймы // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике / Ред. А.И. Кузьмичев. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2004. С. 144–196.
- Кудерский Л.А. Ротан в прудах Горьковской области // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1980. Вып. 25. С. 28–33.

- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: Зоол. ин-т. АН СССР, 1974. 63 с.
- Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин / Ред. А.А. Передельский. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 260 с.
- Мартынченко В.Б., Миркин Б.М., Баишева Э.З. и др. Зеленые книги: концепции, опыт, перспективы // Успехи соврем. биол. 2015. Т. 135 (1). С. 40–51.
- Мищенко А.Л., Суханова О.В. Птицы пойм Европейской России в условиях изменившегося землепользования: выигравшие и проигравшие // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов / Мат. Всерос. конф., Звенигород, 17–21 марта 2017 года. Звенигород: КМК, 2017. С. 240–247.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Россельхозакадемия, 1998. 319 с.
- Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Онуфреня М.В. Гидрологический режим водоемов Окского заповедника // Тр. Окского биосферного государственного природного заповедника. 2003. Т. 22. С. 586–620.
- Панкова Н.Л. Роль кабана (*Sus scrofa*) в динамике растительности водоемов Окского заповедника // Рос. журн. биол. инвазий. 2013. Т. 6 (3). С. 69–87.
- Панкова Н.Л. Структура и динамика растительного покрова водоемов Окского заповедника // Тр. Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП “Голос губернии”, 2014. Вып. 31. 166 с.
- Печенюк Е.В. Динамика зарастания пойменных озер в Хоперском государственном заповеднике // Бот. журн. 1986. Т. 71 (5). С. 637–642.
- Печенюк Е.В. Динамика видового состава водных растительных сообществ // Гидробиотика 2005 / Мат. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2006. С. 336–338.
- Печенюк Е.В. Редкие гидрофиты Хоперского заповедника: распространение по территории заповедника и динамика численности видов // Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем / Мат. Всерос. науч.-практ. конф., посвященной памяти А.И. Золотухина и Году экологии / Ред. А.Н. Володченко. Саратов: Изд-во “Саратовский источник”, 2017. С. 164–172.
- Печенюк Е.В. Мониторинг видового разнообразия высшей водной и прибрежноводной растительности “Новой Старицы” // Региональные ботанические исследования как основа сохранения биоразнообразия. Воронеж: ИПЦ “Научная книга”, 2018. С. 88–92.
- Плюта М.В., Ризевский В.К., Лещенко А.В., Ермолаева И.А. Влияние изменений уровня и температурного режимов водотоков Полесья в весенний период на воспроизводство фитофильных видов рыб // Вопр. рыбного хозяйства Беларуси. 2010. №. 26. С. 215–227.
- Подушка С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭКО. 2004. Вып. 8. С. 5–15.
- Романовский М.Г., Раева Е.В. Руслый процесс и формирование рельефа поймы р. Хопра // Вестн. Воронежского гос. ун-та. Сер. Географ. Геоэкол. 2005. № 1. С. 89–95.
- Румянцев В.А., Коронкевич Н.И., Измайлова А.В. и др. Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и пути минимизации их негативных последствий // Эколого-географические проблемы перехода к зеленой экономике / Мат. междунар. науч. семинара и 23-й сессии Объединенного научного совета по фундаментальным географическим проблемам при МААН и Научного совета по фундаментальным географическим проблемам РАН, Гродно–Минск, 04–07 июня 2019 года / Ред. В.С. Хомич. Гродно–Минск: СтройМедиаПроект, 2019. С. 193–209.
- Румянцев В.А., Коронкевич Н.И., Измайлова А.В. и др. Водные ресурсы рек и водоемов России и антропогенные воздействия на них // Изв. РАН. Серия географ. 2021. Т. 85 (1). С. 120–135.
<https://doi.org/10.31857/S258755662101012X>
- Рутовская М.В. Русская выхухоль *Desmana moschata* Linnaeus, 1758 // Красная книга Российской Федерации. 2-е изд. М.: ФГБУ ВНИИ Экология, 2021. С. 940–941.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А., Новикова Л.А. Заповедное дело России в XIX–XXI вв. (хроника важнейших событий). Тольятти: Кассандра, 2017. 42 с.
- Сатдаров А.З. Водоохранные зоны и прибрежные защитные полосы в законодательных системах России и мира // Вестн. Удмуртского ун-та. Сер. Биол. Науки о Земле. 2015. № 4. С. 35–44.
- Стойко Т.Г., Сенкевич В.А. Видовой состав и пространственная структура зоопланктонного сообщества в озере Инорки (Мордовский заповедник, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2018. Т. 3 (3). С. 15–27.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.014>
- Суслова Е.Г., Кадетов Н.Г. Проблемы сохранения растительных сообществ в ближнем Подмосковье // Вопр. географии. Сборник 156. Соврем. биогеография Северной Евразии. М.: Медиа-Пресс, 2023. С. 134–143.
- Телеганов А.А. Использование макрозообентоса для биологического мониторинга пойменных озер Верхнего Поочья: Дис. ... к. б. н. Калуга: Калужский гос. пед. ун-т им. К.Э. Циолковского, 2007. 134 с.
- Фролова Н.Л., Киреева М.Б., Агафонова С.А. и др. Внутригодовое распределение стока равнинных рек Европейской территории России и его изменение // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2015. Т. 4. С. 4–20.
- Царегородцева А.Г. Гидроэкология пойменных ландшафтов (Павлодарское Прииртышье). Павлодар: НИЦ ПГУ им. С. Торайгырова, 2005. 250 с.
- Чалов Р.С., Завадский А.С., Панин А.В. Речные излуины. М.: изд-во МГУ, 2004. 371 с.
- Чернов А.В. География и геоэкологическое состояние русел и пойм рек Северной Евразии. М.: Крона, 2009. 674 с.

- Чернов А.В., Завадский А.С. Основные закономерности и локальные особенности развития русел малых и средних рек (результаты мониторинговых наблюдений) // Вест. Удмуртского ун-та. Сер. Биол. Науки о Земле. 2020. Т. 30 (2). С. 215–222.
- Чернышев А.А. Водно-болотные угодья Курской области как местообитания орнитофауны // Уч. записки. Электронный научный журнал Курского гос. ун-та. 2008. №. 4 (8). С. 13–20.
- Чибилев А.А. Зеленая книга степного края. 1-е изд. Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во., 1983. 109 с.
- Чуйков Ю.С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 196 с.
- Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. 1951. №. 135. 275 с.
- Шелест В.Д., Болдырев В.А. Флора и растительность реки Медведицы и ее озер-старик // Изв. Саратовского ун-та. Новая серия. Серия Химия. Биол. Экол. 2014. Т. 14 (3). С. 71–75.
- Шкура В.Н., Гетманская А.В. Протоки и старицы как нерестилища и пути миграции для анадромных рыб // Электронный науч.-практ. журн. "Аспирант". 2016. №. 9. С. 71–74.
- Bashinskiy I.V. Beavers in lakes: a review of their ecosystem impact // *Aquat. Ecol.* 2020. V. 54. P. 1097–1120. <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09796-4>
- Bashinskiy I.W. Beaver-created microhabitats in a small water body and their impact on flora and fauna (the Khoper River floodplain, Russia) // *Int. J. Limnol.* 2022. V. 58. P. 16. <https://doi.org/10.1051/limn/2022016>
- Bashinskiy I.V., Stoyko T.G., Senkevich V.A. et al. Structure and dynamics of mollusk communities of small oxbow lakes and the determining factors (the Khoper River valley, Penza oblast) // *Contem. Probl. Ecol.* 2020. V. 13. P. 631–642. <https://doi.org/10.1134/S1995425520060037>
- Blöschl G., Hall J., Viglione A. et al. Changing climate both increases and decreases European river floods // *Nature.* 2019. V. 573. P. 108–111. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1495-6>
- Boothby J. Pond conservation: towards a delineation of pondscape // *Aqua. Conserv. Marine Freshwater Ecosyst.* 1997. V. 7 (2). P. 127–132.
- Borthagaray A.I., Cunillera-Montcusí D., Bou J. et al. Pondscape or waterscape? The effect on the diversity of dispersal along different freshwater ecosystems // *Hydrobiologia.* 2023. V. 850. P. 3211–3223. <https://doi.org/10.1007/S10750-022-05123-0/FIGURES/3>
- Brock M.A., Casanova M.T. Plant life at the edge of wetlands: ecological responses to wetting and drying // *Frontiers in ecology: building the links* / Eds N. Klomp & I. Lunt. Oxford, UK: Elsevier Science. 1997. P. 181–192.
- Chanut P.C.M., Burdon F.J., Datry T., Robinson C.T. Convergence in floodplain pond communities indicates different pathways to community assembly // *Aquat. Sci.* 2023. V. 85. P. 59. <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00957-9>
- Cohen-Shacham E., Walters G., Janzen C., Maginnis S. Nature-based solutions to address global societal challenges. Gland, Switzerland: IUCN, 2016. 97 p.
- DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe). Handbook of alien species in Europe. Invading nature: Springer series in invasion ecology. Netherlands: Springer, 2009. V. 3. 400 p.
- Dembowska E.A., Napiórkowski P. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland // *J. Limnol.* 2015. V. 74 (2). P. 346–357. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.1057>
- Dépret T., Gautier E., Hooke J. et al. Causes of planform stability of a low-energy meandering gravel-bed river (Cher River, France) // *Geomorphology.* 2017. V. 285. P. 58–81. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.01.035>
- Diniz L.P., Petsch D.K., Mantovano T. et al. A prolonged drought period reduced temporal β diversity of zooplankton, phytoplankton, and fish metacommunities in a neotropical floodplain // *Hydrobiologia.* 2023. V. 850. P. 1073–1089. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05140-7>
- Downing J.A. Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot // *Limnetica.* 2010. V. 29 (1). P. 9–24.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O. et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges // *Biol. Rev.* 2006. V. 81. P. 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Faragó S., Hangya K. Effects of water level on waterbird abundance and diversity along the middle section of the Danube River // *Hydrobiologia.* 2012. V. 697. P. 15–21. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1166-1>
- Glińska-Lewczuk K. Water quality dynamics of oxbow lakes in young glacial landscape of NE Poland in relation to their hydrological connectivity // *Ecol. Engin.* 2009. V. 35 (1). P. 25–37. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.08.012>
- Glińska-Lewczuk K., Burandt P., Kujała R. et al. Environmental factors structuring fish communities in floodplain lakes of the undisturbed system of the Biebrza River // *Water (Switzerland).* 2016. V. 8. P. 146. <https://doi.org/10.3390/w8040146>
- Golubkov S.M. Effect of climatic fluctuations on the structure and functioning of ecosystems of continental water bodies // *Contemp. Probl. Ecol.* 2021. V. 14. P. 1–10. <https://doi.org/10.1134/S1995425521010030>
- Guidelines for the application of IUCN Red List of ecosystems categories and criteria, Version 1.1. / Eds L.M. Bland, D.A. Keith, R.M. Miller et al. Gland, Switzerland: IUCN, 2017. 99 p.

- Hill M.J., Greaves H.M., Sayer C.D. et al. Pond ecology and conservation: research priorities and knowledge gaps // *Ecosphere*. 2021. V. 12 (12). P. e03853. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3853>
- Jankowiak L., Ławicki Ł. Marginal habitats as important refugia for riparian birds during flood years // *Bird Study*. 2014. V. 61. P. 125–129. <https://doi.org/10.1080/00063657.2013.874978>
- Joniak T., Kuczyńska-Kippen N. Habitat features and zooplankton community structure of oxbows in the limnophase: reference to transitional phase between flooding and stabilization // *Limnetica*. 2016. V. 35 (1). P. 37–48. <https://doi.org/10.23818/limn.35.03>
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. The flood pulse concept in river-floodplain systems // *Proc. Int. Large Riv. Symp.* 1989. P. 110–127.
- Keddy P.A. Causal factors for wetland management and restoration: a concise guide. *Wetlands: ecology, conservation and management*. V. 8. Springer, Cham., 2023. 163 p. https://doi.org/10.1007/978-3-031-21788-3_4
- Keith D.A., Ferrer-Paris J.R., Nicholson E. et al. A function-based typology for Earth's ecosystems // *Nature*. 2022. V. 610. P. 513–518. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05318-4>
- Keith D.A., Rodríguez J.P., Brooks T.M. et al. The IUCN Red List of Ecosystems: motivations, challenges, and applications // *Conserv. Lett.* 2015. V. 8. P. 214–226. <https://doi.org/10.1111/conl.12167>
- Kennerley R., Turvey S.T. *Desmana moschata* // The IUCN Red list of threatened species. 2016. P. e. T6506A22321477. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T6506A22321477.en>
- Koc J., Kobus S., Glińska-Lewczuk K. The significance of oxbow lakes for the ecosystem of afforested river valleys // *J. Water Land Dev.* 2009. V. 13 (1). P. 115–131. <https://doi.org/10.2478/v10025-010-0023-8>
- Krajewski Ł., Golański A., Jankowiak Ł., Polakowski M. Impact of water level on spring bird assemblages in a natural river valley in central Europe // *Eur. Zool. J.* 2023. V. 90 (1). P. 139–149. <https://doi.org/10.1080/24750263.2023.2170480>
- Krylov A.V. Interannual changes in the summer zooplankton in the lakes of the Khopyor River flood plain // *Biol. Bull.* 2015. V. 42 (10). P. 891–898. <https://doi.org/10.1134/S1062359015100076>
- Li Z., García-Girón J., Zhang J. et al. Anthropogenic impacts on multiple facets of macroinvertebrate α and β diversity in a large river-floodplain ecosystem // *Sci. Tot. Environ.* 2023. V. 874. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162387>
- Miranda L.E., Andrews C.S., Kröger R. Connectedness of land use, nutrients, primary production, and fish assemblages in oxbow lakes // *Aquat. Sci.* 2014. V. 76. P. 41–50. <https://doi.org/10.1007/s00027-013-0310-y>
- Mischenko A.L., Sukhanova O.V. Response of wader populations in the Vinogradovo Floodplain (Moscow Region, Russia) to changes in agricultural land use and spring flooding // *Wader Study*. 2016. V. 123 (2). P. 136–142. <https://doi.org/10.18194/ws.00039>
- Mischenko A., Fox A.D., Švařas S. et al. Recent changes in breeding abundance and distribution of the common pochard (*Aythya ferina*) in its eastern range // *Avian Res.* 2020. V. 11 (1). P. 1–14. <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00209-6>
- Mori A.S., Isbell F., Seidl R. β -diversity, community assembly, and ecosystem functioning // *Trends Ecol. Evol.* 2018. V. 33 (7). P. 549–564. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2018.04.012>
- Napiórkowski P., Napiórkowska T. The impact of catastrophic flooding on zooplankton // *Polish J. Environ. Studies*. 2014. V. 23 (2). P. 409–417.
- Naus C.J., Adams S.R. Fish nursery habitat function of the main channel, floodplain tributaries and oxbow lakes of a medium-sized river // *Ecol. Freshwat. Fish.* 2018. V. 27. P. 4–18. <https://doi.org/10.1111/eff.12319>
- Newton A.C. Strengthening the scientific basis of ecosystem collapse risk assessments // *Land*. 2021. V. 10. P. 1252. <https://doi.org/10.3390/land10111252>
- Obolewski K. Macrozoobenthos patterns along environmental gradients and hydrological connectivity of oxbow lakes // *Ecol. Engin.* 2011. V. 37 (5). P. 796–805. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLENG.2010.06.037>
- Pacheco J.P., Aznarez C., Meerhoff M. et al. Small-sized omnivorous fish induce stronger effects on food webs than warming and eutrophication in experimental shallow lakes // *Sci. Tot. Envir.* 2021. V. 797. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148998>
- Pantle R., Buck H. Biological monitoring of water bodies and the presentation of results // *Gas und Wasserfach*. 1955. V. 96. P. 604.
- Pfäeffle T., Moore M.A., Cravens A.E. et al. Murky waters: divergent ways scientists, practitioners, and landowners evaluate beaver mimicry // *Ecol. Soc.* 2022. V. 27 (1). P. 41. <https://doi.org/10.5751/ES-13006-270141>
- Prokin A.A., Seleznev D.G. Interannual variations in species richness and quantitative parameters of macrozoobenthos in floodplain lakes of the Khoper Nature Reserve // *Inland Water Biol.* 2018. V. 11 (1). P. 56–64. <https://doi.org/10.1134/S1995082918010121>
- Prokin A.A., Seleznev D.G. Structure of macrozoobenthos in floodplain lakes under conditions of different durations of spring flooding // *Inland Water Biol.* 2021. V. 14. P. 573–580. <https://doi.org/10.1134/S1995082921050126>
- Rossaro B., Marziali L., Cardoso A.C. et al. A biotic index using benthic macroinvertebrates for Italian lakes // *Ecol. Indicators*. 2007. V. 7 (2). P. 412–429. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2006.04.002>
- Rutovskaya M.V., Onufrenya M.V., Onufrenya A.S. Russian desman at the edge of disappearance // *Nature Conservation Research. Заповедная Наука*. 2017. № 2 (Suppl.1). P. 100–112. <https://doi.org/10.24189/ncr.2017.020>

- Sládeček V.* System of water quality from the biological point of view // *Achieves für Hydrobiologie — Beiheft Ergebnisse der Limnologie*. 1973. V. 7 (1). P. 1–218.
- Šlachetová, E., Bojková, J., Maršálková, E. et al.* Lake trophic status and hydrological connectivity modify mechanisms underlying mollusc assemblage structuring // *Hydrobiologia*. 2023. V. 850. P. 793–806. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05125-y>
- Špoljar M., Dražina T., Lajtner L. et al.* Impact of water level fluctuation in the shaping of zooplankton assemblage in a shallow lake // *Croatian J. Fisheries*. 2018. V. 76. P. 175–185. <https://doi.org/10.1515/cj-f-2018-0002>
- Thomaz S.M.* Propagule pressure and environmental filters related to non-native species success in river-floodplain ecosystems // *Hydrobiologia*. 2021. V. 849. P. 3679–3704. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04624-8>
- Tishkov A.A.* Development of Russia's network of nature reserves and academic science of the 20th century // *Herald of the Russian Academy of Sciences*. 2017. V. 87. P. 385–395. <https://doi.org/10.1134/S1019331617040128>
- Vaughn C.C.* Biodiversity losses and ecosystem function in freshwaters: emerging conclusions and research directions // *Bioscience*. 2010. V. 60. P. 25–35. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.1.7>
- Wilk-Woźniak E., Ligeza S., Shubert E.* Effect of water quality on phytoplankton structure in oxbow lakes under anthropogenic and non-anthropogenic impacts // *CLEAN — Soil, Air, Water*. 2014. V. 42 (4). P. 421–427. <https://doi.org/10.1002/clen.201200214>
- Wohl E., Castro J., Cluer B. et al.* Rediscovering, reevaluating, and restoring lost riverwetland corridors // *Front. Earth Sci.* 2021. V. 9. P. 653623. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.653623>
- Yermokhin M.V., Ivanov G.A., Tabachishin V.G.* Structure transformation of the anuran amphibian spawning communities in floodplain lakes of the Medveditsa River valley (Saratov region) under conditions of long-term reduction of water content // *Povolzhskiy J. Ecol.* 2018. V. 4. P. 404–417. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-4-404-417>
- Yevdokimov N.A., Yermokhin M.V.* Zooplankton crustaceans of ephemeral waterbodies on the territory of various natural zones in Saratov oblast // *Inland Water Biol.* 2009. V. 2 (1). P. 59–66. <https://doi.org/10.1134/S199508290901009X>
- Zheng P., Jiang X., Shu F. et al.* Loss of lateral hydrological connectivity impacts multiple facets of molluscan biodiversity in floodplain lakes // *J. Environ. Manag.* 2022. V. 320. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115885>

Transformation of Ecosystems of Floodplain Water Bodies under Current Natural and Anthropogenic Changes and Possible Strategies for their Conservation

I. W. Bashinskiy^{a, *}, N. G. Kadetov^{b, **}, V. A. Senkevich^{c, ***}, T. G. Stojko^{c, ****}, E. A. Katsman^a, V. V. Osipov^{d, e, *****}

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

^c*Penza State University, Penza, Russia,*

^d*Privolzhskaya Lesostep' State Nature Reserve, Penza, Russia*

^e*Saratov Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saratov, Russia*

*e-mail: * ivbash@mail.ru, ** biogeonk@mail.ru, *** viktoriya0606@mail.ru, **** tgstojko@mail.ru, ***** osipovv@mail.ru*

This review summarizes information on the main negative factors affecting the state of floodplain water bodies ecosystems, describes the most common consequences for abiotic and biotic processes, and suggests possible ways to conserve these ecosystems. Evidence of the negative impact of hydraulic construction, embanking of floodplains, channelizing of rivers, agriculture, and other anthropogenic impacts is presented. A special role is played by climate change, which leads to a decrease in flood inundation, drying and overgrowing of water bodies, and their eutrophication. The authors suggest criteria to choose correct indicators that can testify not only to special stages of water body succession (e.g., vegetation) or its trophic status (zooplankton), but also to the long-term effects of anthropogenic and climatic changes. As a recommendation, it is proposed not to consider water bodies separately, but to assess the whole waterscapes and use the change in β -diversity as an indicator. Further conservation strategies can be based on the approaches of the Red List of Ecosystems of the International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), which will help to draw attention to the problem. The key role for the conservation of floodplain water bodies should be played by territorial protection measures, up to the development of a separate category for small water bodies.

Keywords: anthropogenic impact, climate change, oxbows, protected areas, Red List of Ecosystems, small water bodies

УДК 639.2.081.7;470;282.2

К ВОПРОСУ О СТАТИСТИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РАЗЛИЧИЯХ МЕЖДУ СРЕДНИМИ ЗНАЧЕНИЯМИ ПЛАСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ДВУХ ГРУПП СЕГОЛЕТКОВ РЫБ И МЕЖДУ СРЕДНИМИ ЗНАЧЕНИЯМИ ИХ ИНДЕКСОВ

© 2024 г. Ф. С. Лобырев*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

* e-mail: lobyrev@mail.ru

Поступила в редакцию 10.08.2023 г.

После доработки 07.09.2023 г.

Принята к публикации 09.09.2023 г.

Изучены закономерности, обуславливающие сохранение и/или изменение статистически значимых различий при переходе от сравнения средних значений пластических признаков молоди рыб к сравнению средних значений их индексов. Предложен алгоритм оценки факторов, определяющих изменчивость пластических признаков и их индексов при аллометрии. Выявлены и параметризованы три случая вариабельности: (а) статистически значимые различия отсутствуют между значениями пластических признаков и их индексов, (б) значимые различия исчезают при переходе от сравнения признаков к сравнению их индексов и (в) значимые различия в обоих случаях сохраняются. Случай (б) связан с разной начальной длиной молоди и разным временем вылупления; случай (в) определяется различной скоростью роста в сравниваемых группах. Представленный подход позволяет устанавливать, вызваны ли значимые различия в сравниваемых группах разницей в темпах роста. Подход апробирован на выборках сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. из двух водоемов Старицкого р-на Тверской области.

Ключевые слова: биометрический анализ, окунь, пластический признак, индекс

DOI: 10.31857/S0042132424010076, EDN: RXHILH

ВВЕДЕНИЕ

В основе ряда экологических и популяционных исследований, а также задач, решаемых в области аквакультуры, лежит статистическое сравнение совокупностей рыб одного или нескольких возрастных классов (Мальцев, Меркулов, 2006; Молчанова, Хрусталева, 2017; Островская, Касаткина, 2021; Olden, Jackson, 2002). Традиционным подходом остается морфометрический анализ, позволяющий выявлять межгрупповую изменчивость благодаря сравнению большого числа меристических и пластических признаков (Семенченко, 2005; Симонов, Виноградов, 2019; Bernard, 1981). Грамотная интерпретация результатов биометрического анализа увеличивает информационную ценность проведенных исследований, помогает правильно планировать их постановку, анализировать полученные данные и объективно судить о результатах наблюдений (Чудновская и др., 2018).

Одна из особенностей пластических признаков связана с тем, что будучи числовыми характеристиками различных участков тела, изменяющихся непропорционально в силу аллометрии (Мина, Клевезаль, 1976; Есин, 2015; Авастхи и др., 2015; Черноиванова, 2017; Renzo et al., 2021), их величины и величины их отношений также меняются непропорционально. Учет этого обстоятельства актуален в связи с тем, что в биометрическом анализе используются преимущественно не абсолютные величины пластических признаков, а их индексы, получаемые путем стандартизации — деления значения данного признака на длину тела или головы (Романов и др., 2009; Строганов и др., 2017; Симонов, Виноградов, 2019; Островская, Касаткина, 2021). Интуитивно понятно, что подобное преобразование должно порождать определенную вариабельность значений индексов, в ряде случаев отличную от вариабельности значений пласти-

ческих признаков. Совместная изменчивость величин признаков и их индексов формируется на основании определенных закономерностей, выявление которых путем статистического анализа было бы важно по ряду причин. Однако напрямую сравнивать изменчивость признаков и их индексов нельзя, поскольку в результате стандартизации индексы приобретают особые качества, делающие совокупности “признаки” и “индексы” неоднородными относительно их внутренних свойств (например, формализовав параметры роста, можно от длины тела рыбы перейти к ее массе, однако сравнивать между собой длину и массу некорректно). Тем не менее, ответить на вопрос о значимости сходства и/или различия определенных характеристик двух и более сравниваемых групп может только статистический анализ. В этой связи уместны вопросы о том, как объективно оценить различия в вариабельности между величинами пластических признаков и их индексов, как в дальнейшем эти различия объяснять и для каких целей эту информацию можно использовать. Материалом для анализа послужили сеголетки речного окуня *Perca fluviatilis* L. из двух водоемов Старицкого р-на Тверской обл., собранных в четырех точках с различными параметрами среды.

Цель данного исследования заключается в описании закономерностей и параметризации факторов, определяющих различные типы изменчивости средних значений пластических признаков и средних значений их индексов, выявляемые статистическими методами, а также в интерпретации результатов статистического анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изменчивость любых параметров организма во времени как внутри однородной по некоторым свойствам группы, так и между различными группами в той или иной мере связана с ростом. Формализуем рост молоди рыб и опосредованную им динамику величин пластических признаков.

Линейный рост как самой рыбы, так и частей ее тела на разных этапах онтогенеза можно описать линейной функцией (Fortier et al., 2006; Bouchard, Fortier 2011; Vestfals et al., 2019) и функциями, отличными от линейной (Lugert et al., 2013; Thorarensen et al., 2015). Для начала рассмотрим случай линейной функции, задав параметры роста следующим образом. Пусть t_0 — время вылупления, t_s — время взятия выборки, A_0 — величина данного пластического признака в момент вылупления t_0 , A_s — величина этого же признака в момент t_s , L_0 — длина тела в момент

t_0 , L_s — длина тела в момент t_s , Gr_A — скорость изменения параметра A , Gr_L — скорость изменения параметра L . Тогда, если у групп *I* и *II* молоди в момент t_s имеются статистически значимые различия по величине признака A , то есть $A_s^I \neq A_s^{II}$, то они имеются вследствие следующих трех причин: разные начальные размеры, то есть $A_0^I \neq A_0^{II}$, как следствие $L_0^I \neq L_0^{II}$, разное время вылупления, то есть $t_0^I \neq t_0^{II}$, и разная скорость роста $Gr_A^I \neq Gr_A^{II}$.

В модели используются следующие допущения: (1) линейный рост L молоди групп *I* и *II* одного вида от момента t_0 до момента t_s описывается линейной функцией (Fortier et al., 2006; Sigourney et al., 2008; Bouchard, Fortier, 2011); (2) динамика величины признака A описывается той же функцией, что и рост L ; (3) между A и L имеет место аллометрия (Мина, Клевезаль, 1976; Weatherley, 1990); (4) в момент t_0 отношения величины признака A к длине тела L у групп *I* и *II* молоди одного вида равны вне зависимости от

начальных размеров, то есть $\frac{A_0^I}{L_0^I} = \frac{A_0^{II}}{L_0^{II}}$.

В соответствии с допущениями (2) и (3) аллометрия между A и L определена различной величиной тангенса угла наклона линейных функций (если тангенс угла наклона один, то рост A и L будет пропорциональным). Тогда функция $L(t)$, описывающая линейный рост, имеет следующий вид:

$$L(t) = \beta \times t + L_0, \quad (1)$$

где $\beta = Gr_L$ — скорость изменения L со временем, или тангенс угла наклона кривой роста, а L_0 — начальная длина. Соответственно, функция, описывающая изменение величины признака A со временем, запишется как:

$$A(t) = \alpha \times t + A_0, \quad (2)$$

где $\alpha = Gr_A$ — скорость изменения A со временем, A_0 — начальная величина A , причем в силу аллометрии.

Пусть имеются статистически значимые различия между средними значениями A и L , то есть $A_s^I \neq A_s^{II}$ и $L_s^I \neq L_s^{II}$, для двух групп *I* и *II* в момент t_s . Построим модель, позволяющую оценить, сохраняются ли значимые различия при переходе от величины признака A к величине

его индекса $A_i = \frac{A}{L}$, если в каждом отдельном случае различие определяет только одна из трех причин — $A_0^I \neq A_0^{II}$ (как следствие $L_0^I \neq L_0^{II}$), $t_0^I \neq t_0^{II}$ или $Gr_A^I \neq Gr_A^{II}$.

Линейный рост. Различные начальные величины признака, $A_0^I \neq A_0^{II}$

На основании функций (1) и (2) величина индекса A_i^I в момент t_s для группы I запишется как:

$$A_i^I = \frac{\alpha \times t_s + A_0^I}{\beta \times t_s + L_0^I}, \quad (3)$$

соответственно, величина индекса A_i^{II} для группы II как:

$$A_i^{II} = \frac{\alpha \times t_s + A_0^{II}}{\beta \times t_s + L_0^{II}}. \quad (4)$$

Отношения (3) и (4) тождественны в силу допущения $\frac{A_0^I}{L_0^I} = \frac{A_0^{II}}{L_0^{II}}$ о равенстве отношений в начальный момент времени, что свидетельствует об исчезновении различий при переходе от средних значений признака A к средним значениям его индекса A_i . Данный случай соответствует графику (а) рис. 3. Если в функциях (3) и (4) значение t_s заменить на переменную t , функции (3) и (4) будут описывать динамику индекса A_i во времени для групп I и II . Стандартизация на длину тела при условии $A_0^I \neq A_0^{II}$, таким образом, тождественна совмещению кривых (3) и (4) динамики индексов, в результате чего они совпадут.

Линейный рост. Различное время вылупления, $t_0^I \neq t_0^{II}$

Возраст молоди групп I и II , соответствующий количеству прожитых дней, запишется как $(t_s - t_0^I)$ и $(t_s - t_0^{II})$ соответственно. Тогда величина индекса A_i^I имеет следующий вид:

$$A_i^I = \frac{\alpha \times (t_s - t_0^I) + A_0}{\beta \times (t_s - t_0^I) + L_0}, \quad (5)$$

соответственно, величина индекса A_i^{II} определится как:

$$A_i^{II} = \frac{\alpha \times (t_s - t_0^{II}) + A_0}{\beta \times (t_s - t_0^{II}) + L_0}. \quad (6)$$

Отношения (5) и (6) тождественны вследствие

$$\frac{t_s - t_0^I}{t_s - t_0^I} = \frac{t_s - t_0^{II}}{t_s - t_0^{II}} = 1, \text{ что также свидетельствует}$$

об исчезновении значимых различий при переходе от средних значений признака A к средним его индекса A_i , и что также отразится в совпадении кривых (5) и (6) динамики индексов. Данный случай представлен на графике (з) рис. 3.

Все вышесказанное для начальных условий $A_0^I \neq A_0^{II}$ и $t_0^I \neq t_0^{II}$ будет справедливо и при начальном условии разного времени взятия выбо-рок, то есть $t_s^I \neq t_s^{II}$, если только характер и скорость роста до момента взятия проб не меняются.

Линейный рост. Различная скорость роста, $Gr_A^I < Gr_A^{II}$ и $Gr_L^I < Gr_L^{II}$

Зададим различия в скорости роста A и L у молоди групп I и II через параметры α и β следующим образом. Пусть скорость роста A^I молоди группы I равна $Gr_A^I = \alpha$, тогда скорость роста A^{II} для II равна $Gr_A^{II} = (\alpha + p)$, где p — разница между скоростью изменения величин A^I и A^{II} . Далее, пусть скорость изменения длины тела L^I для группы I со временем равна $Gr_L^I = \beta$; тогда скорость роста L^{II} для II равна $Gr_L^{II} = (\beta + q)$, где q — разница между скоростью изменения L^I и L^{II} , причем для любого момента t_s в силу аллометрии $p \neq q$ $p < q$. Тогда величина индекса A_i^I для группы I запишется как:

$$A_i^I = \frac{\alpha \times t_s + A_0}{\beta \times t_s + L_0}, \quad (7)$$

соответственно, величина индекса A_i^{II} для группы II запишется как:

$$A_i^{II} = \frac{(\alpha + p) \times t_s + A_0}{(\beta + q) \times t_s + L_0}. \quad (8)$$

Отношения (7) и (8) не являются тождественными ввиду $\frac{\alpha}{\beta} \neq \frac{\alpha + p}{\beta + q}$, что указывает на сохранение значимых различий при переходе от средних значений признака A к средним его индекса A_i . Данный случай отражен на графике (д) рис. 3. Очевидно, что при попытке совмещения кривых индексов двух групп они не совпадут.

Нелинейный рост. Различные начальные величины признака, $A_0^I \neq A_0^{II}$

Теперь опишем изменение статистически значимых различий в средних величинах признаков и их индексов для случая, когда рост нелинейный, положив в основу закономерности, выявленные для линейного роста. Допустим, что значимые различия $A_s^I \neq A_s^{II}$ при линейном росте для групп *I* и *II* имеют место, например, при условии $A_0^I \neq A_0^{II}$. Как видно из рис. 1, для группы *I* величина индекса A_i^I равняется отношению отрезков $A^I t_s$ и $L^I t_s$, то есть $\frac{A^I t_s}{L^I t_s}$, а величина индекса A_i^{II} — отношению $\frac{A^{II} t_s}{L^{II} t_s}$. Подста-

вим в числитель и знаменатель данных отношений площади фигур, куда каждый из отрезков, $A^I t_s$, $L^I t_s$, $A^{II} t_s$ и $L^{II} t_s$, входит составной частью, и проверим тождество отношений площадей следующих фигур:

$$\frac{t_0 A_0^I A^I t_s}{t_0 L_0^I L^I t_s} \equiv \frac{t_0 A_0^{II} A^{II} t_s}{t_0 L_0^{II} L^{II} t_s}. \quad (9)$$

Площадь любой из четырех фигур можно представить как сумму площадей прямоугольного треугольника и прямоугольника (рис. 1). Перепишем тождество (9), выразив площади фигур через параметры роста:

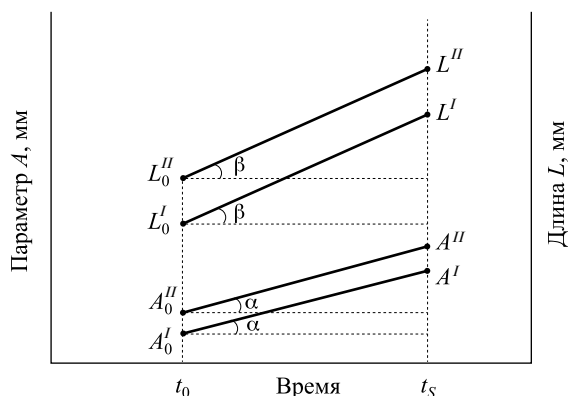


Рис. 1. Линейная динамика средних значений пластического признака *A* и длины тела *L* сеголетков из групп *I* и *II* во времени при разной начальной длине и одном времени выплывания.

$$\begin{aligned} & \frac{0.5 \times tg\alpha \times (t_s - t_0)^2 + (t_s - t_0) \times A_0^I}{0.5 \times tg\beta \times (t_s - t_0)^2 + (t_s - t_0) \times L_0^I} \equiv \\ & \equiv \frac{0.5 \times tg\alpha \times (t_s - t_0)^2 + (t_s - t_0) \times A_0^{II}}{0.5 \times tg\beta \times (t_s - t_0)^2 + (t_s - t_0) \times L_0^{II}}. \end{aligned} \quad (10)$$

Очевидно, что тождество (10) выполняется в силу допущения $\frac{A_0^I}{L_0^I} = \frac{A_0^{II}}{L_0^{II}}$. Таким образом, от-

сутствие значимых различий между средними величинами индексов A_i^I и A_i^{II} при начальном условии $A_0^I \neq A_0^{II}$ можно установить как через тождества функций (3) и (4), так и через тождество отношений соответствующих площадей фигур (формула 10).

Допустим теперь, что динамика величин *L* и *A* во времени задана нелинейной (экспоненциальной) функцией вида $L(t) = \exp(k_L \times t)$ и $A(t) = \exp(k_A \times t)$, где k_L и k_A — соответственно коэффициенты, определяющие скорость изменения величин *L* и *A* со временем. Тогда по аналогии с функцией (10) нужно проверить тождество отношений площадей соответствующих фигур, где площадь каждой фигуры вычисляется через параметры роста как сумма площадей криволинейного треугольника и прямоугольника (рис. 2):

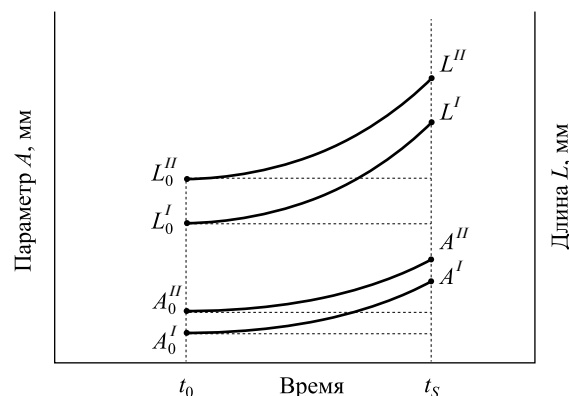


Рис. 2. Нелинейная динамика во времени средних значений пластического признака *A* и длины тела *L* сеголетков из групп *I* и *II* при разной начальной длине и одном времени выплывания.

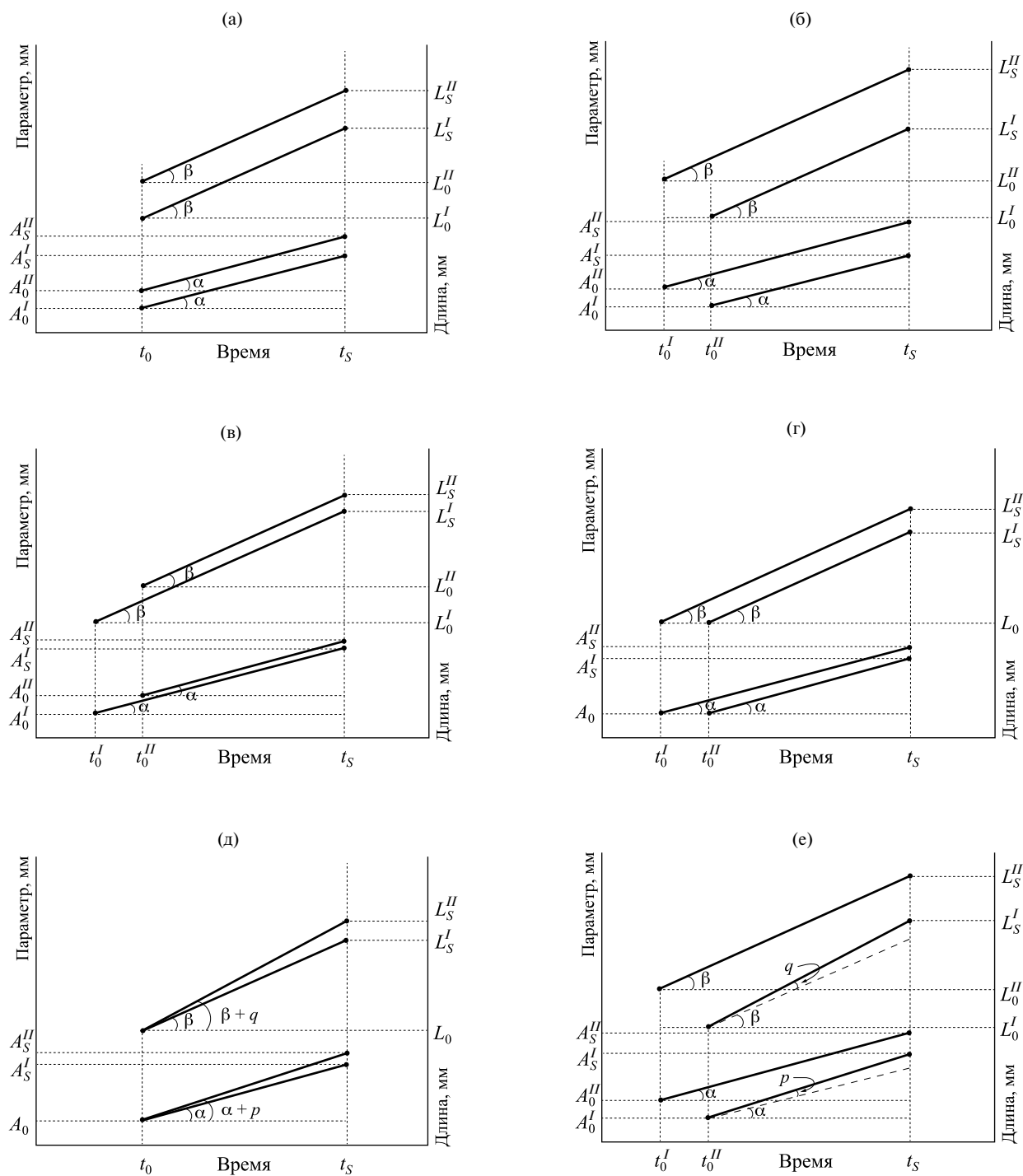


Рис. 3. Линейная динамика во времени средних значений пластического признака A и длины тела L сеголетков из групп I и II при различных комбинациях параметров (начальной длины), (времени вылупления) и Gr (скорости роста).

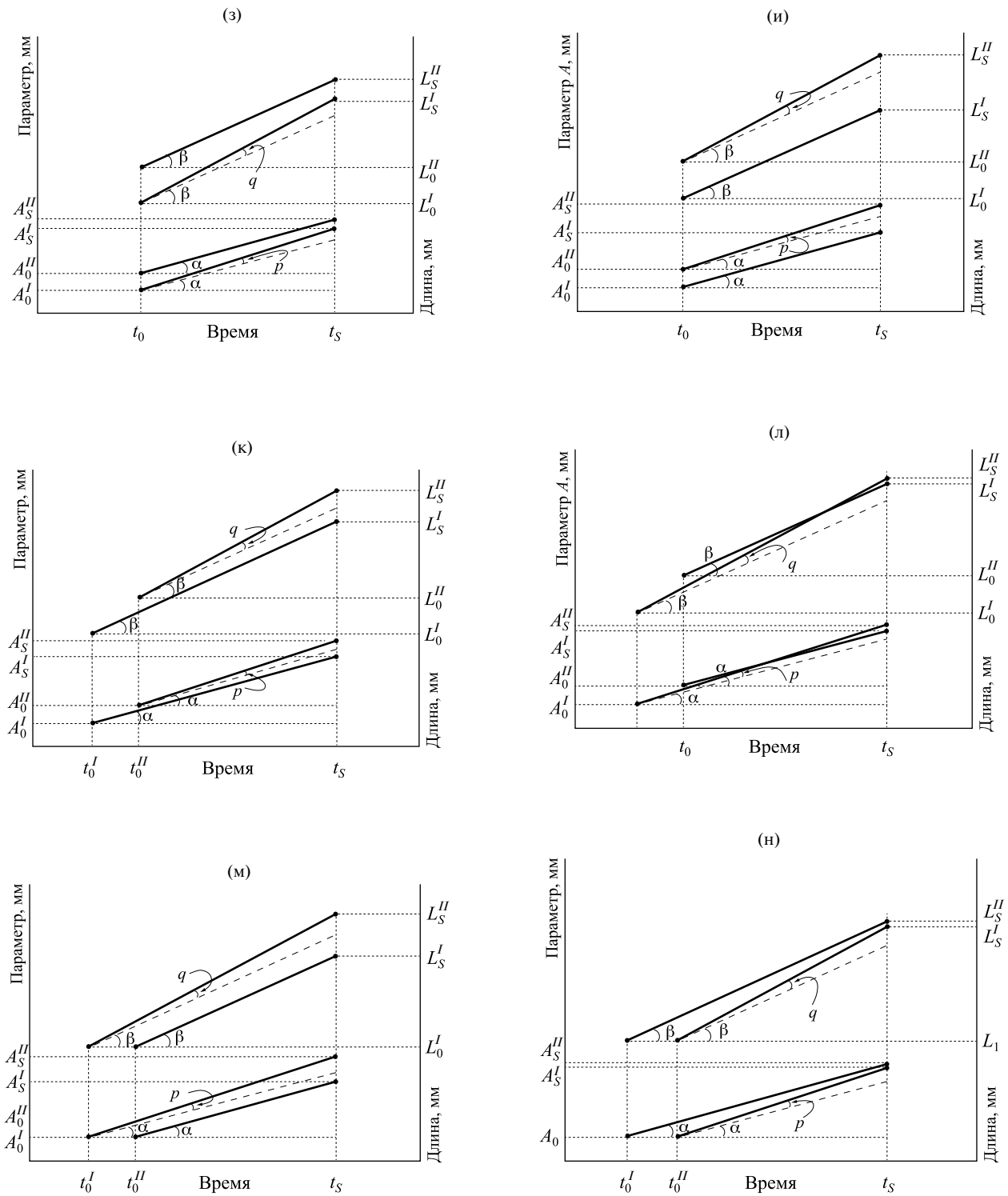


Рис. 3. Линейная динамика во времени средних значений пластического признака A и длины тела L сеголетков из групп I и II при различных комбинациях параметров (начальной длины), (времени вылупления) и Gr (скорости роста).

$$\begin{aligned} & \frac{\int_{t_0}^{t_s} (\exp(k_A \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times A_0^I}{\int_{t_0}^{t_s} (\exp(k_L \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times L_0^I} \equiv \\ & \frac{\int_{t_0}^{t_s} (\exp(k_A \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times A_0^{II}}{\int_{t_0}^{t_s} (\exp(k_L \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times L_0^{II}}. \end{aligned} \quad (11)$$

Очевидно, что, как и в случае с линейным ростом, правая и левая части выражения (11) тождественны вследствие $\frac{A_0^I}{L_0^I} = \frac{A_0^{II}}{L_0^{II}}$. Отсюда, по

аналогии с выводами для линейного роста можно заключить, что если тождество выполняется для площадей фигур, сформированных нелинейными функциями, куда отдельными множителями входят величины индексов A_i^I и A_i^{II} , тождество также будет справедливо и для самих величин индексов A_i^I и A_i^{II} . Таким образом, при нелинейном росте при переходе от средних значений признака A к средним его индекса A_i значимые различия исчезают (то есть кривые индексов A_i^I и A_i^{II} у двух групп совместятся), если в основе различий $A_s^I \neq A_s^{II}$ лежит начальное условие $A_0^I \neq A_0^{II}$.

Избегая повторений, отметим, что все вышесказанное для нелинейной функции для начальных условий $A_0^I \neq A_0^{II}$ будет также справедливо и для начальных условий $t_0^I \neq t_0^{II}$ и $t_s^I \neq t_s^{II}$.

Нелинейный рост. Различная скорость роста

По аналогии с линейным ростом различия в скоростях нелинейного роста при использовании экспоненциальной функции для групп I и II можно выразить через коэффициенты роста (k_A) и ($k_A + \gamma$) для признака A и через (k_L) и ($k_L + \delta$) — для длины L , где γ и δ соответственно разница между скоростью роста параметров A и L , причем в силу аллометрии $\gamma < \delta$. Тогда имеет место следующее неравенство:

$$\begin{aligned} & \frac{\int_{t_0}^{t_s} (\exp(k_A \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times A_0^I}{\int_{t_0}^{t_s} (\exp(k_L \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times L_0^I} \neq \\ & \frac{\int_{t_0}^{t_s} (\exp((k_A + \gamma) \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times A_0^{II}}{\int_{t_0}^{t_s} (\exp(k_L + \delta) \times (t - t_0)) - 1) dt + (t_s - t_0) \times L_0^{II}}, \end{aligned} \quad (12)$$

т.к. правая и левая части (12) не тождественны в силу $\frac{k_A}{k_L} \neq \frac{k_A + \gamma}{k_L + \delta}$. Следовательно, при разных скоростях нелинейного роста для двух групп молодки при переходе от средних значений A к средним его индекса A_i различия сохраняются. Все вышесказанное будет справедливо и для любой другой нелинейной функции.

Линейная динамика величин A и L во времени при различных комбинациях равенства и/или неравенства параметров A_0 , t_0 и Gr для двух групп представлена на графиках (а–н) рис. 3. Аналогичные графики могут быть построены для любой другой функции роста, отличной от линейной.

Всю совокупность случаев, отраженных на графиках рис. 3, можно разделить на две группы: статистически значимые различия (б) исчезают и (в) сохраняются при переходе от сравнения средних значений признаков к сравнению средних их индексов. Случай (а) отсутствия значимых различий между средними величинами признаков и их индексов параметризации не требует.

Объектом исследования послужили сеголетки окуня *Perca fluviatilis* (L.) (Percidae), пойманные в четырех точках в водоемах Старицкого р-на Тверской обл. 12–17 августа 2022 г. (рис. 4). Точки (1) и (2) с координатами 56°38' с.ш., 34°86' в.д. расположены у левого берега р. Волга в районе д. Болдырево на расстоянии 100–150 м друг от друга; отбор проб проводился на глубине 0.8–1.2 м “подъемником” площадью 1.5 × 1.5 м ячеи 5 мм. Берег местами каменистый с небольшим количеством водной растительности. Точка (3) с координатами 56°37' с.ш., 34°87' в.д. расположена у левого берега р. Волга на ~2 км выше по течению точек 1 и 2; лов проводился в затоне с глубины 0.7–1.2 м тем же орудием. Береговая линия покрыта преимущественно рогозом (Typhaceae), дно заилено. Ширина р. Волга в районах отбора проб 100–120 м, средняя скорость течения по стрежню ~0.2 м/с, максимальная глубина ~3.0 м. Точка (4) с координатами 56°43' с.ш., 34°81' в.д. находится в небольшом озере площадью 0.09 км² на р. Неклюдовка, 56°43' с.ш., 34°81' в.д. Материал собран в прибрежной части на глубине 0.8–1.2 м тем же орудием; дно слабо заилено, видимое течение отсутствует.

Измерение морфометрических параметров произведено в соответствии со схемой для окуневых (Правдин, 1966). Для анализа взяты 9 пластических признаков, имеющих наибольшую вариабельность (Терентьев, Березина, 2022) (табл. 1), что повышает вероятность обнаружения значимых различий. Возраст опре-

Таблица 1. Средние величины M и стандартное отклонение SD пластических признаков сеголетков окуня в четырех точках, значения t -теста, полученные при сравнении совокупностей величин признаков и их индексов

	Параметры	M (см) $\pm$ SD (см)		t -тест, значения	
		точка 1	точка 2	признаки	индексы
Группа (а)	<i>od</i>	6.22 $\pm$ 0.46	6.17 $\pm$ 0.36	—	—
	<i>np</i>	0.37 $\pm$ 0.03	0.38 $\pm$ 0.04	–0.89	–0.98
	<i>po</i>	0.88 $\pm$ 0.07	0.83 $\pm$ 0.06	3.74*	2.51*
	<i>ao</i>	1.78 $\pm$ 0.08	1.78 $\pm$ 0.10	0.54	–0.21
	<i>lm</i>	1.10 $\pm$ 0.09	1.12 $\pm$ 0.09	–1.13	–1.13
	<i>gh</i>	1.54 $\pm$ 0.08	1.53 $\pm$ 0.09	0.87	0.02
	<i>ik</i>	0.46 $\pm$ 0.03	0.48 $\pm$ 0.03	–3.15*	–2.11
	<i>aq</i>	2.01 $\pm$ 0.11	1.96 $\pm$ 0.12	1.33	0.26
	<i>az</i>	2.32 $\pm$ 0.11	2.36 $\pm$ 0.08	–2.21	–1.37
	<i>fd</i>	0.95 $\pm$ 0.04	0.95 $\pm$ 0.09	0.15	0.12
Группа (б)		точка 1	точка 3	признаки	индексы
	<i>od</i>	6.22 $\pm$ 0.46	6.14 $\pm$ 0.41	—	—
	<i>np</i>	0.37 $\pm$ 0.03	0.36 $\pm$ 0.03	2.10	1.82
	<i>po</i>	0.88 $\pm$ 0.07	0.81 $\pm$ 0.05	5.74*	4.52*
	<i>ao</i>	1.78 $\pm$ 0.08	1.72 $\pm$ 0.07	3.62*	2.12
	<i>lm</i>	1.10 $\pm$ 0.09	1.07 $\pm$ 0.09	1.82	1.41
	<i>gh</i>	1.54 $\pm$ 0.08	1.49 $\pm$ 0.10	3.05*	1.41
	<i>ik</i>	0.46 $\pm$ 0.03	0.46 $\pm$ 0.10	0.36	0.49
	<i>aq</i>	2.01 $\pm$ 0.11	1.94 $\pm$ 0.10	3.59*	1.03
	<i>az</i>	2.32 $\pm$ 0.11	2.25 $\pm$ 0.07	3.53*	0.75
	<i>fd</i>	0.95 $\pm$ 0.04	0.93 $\pm$ 0.05	2.60*	0.49
Группа (в)		точка 1	точка 4	признаки	индексы
	<i>od</i>	6.22 $\pm$ 0.46	6.07 $\pm$ 0.35	—	—
	<i>np</i>	0.37 $\pm$ 0.03	0.33 $\pm$ 0.03	7.05*	6.18*
	<i>po</i>	0.88 $\pm$ 0.07	0.84 $\pm$ 0.06	3.06*	1.77
	<i>ao</i>	1.78 $\pm$ 0.08	1.67 $\pm$ 0.08	7.12*	3.62*
	<i>lm</i>	1.10 $\pm$ 0.09	1.01 $\pm$ 0.09	5.22*	3.88*
	<i>gh</i>	1.54 $\pm$ 0.08	1.44 $\pm$ 0.06	7.27*	3.59*
	<i>ik</i>	0.46 $\pm$ 0.03	0.45 $\pm$ 0.08	0.84	0.46
	<i>aq</i>	2.01 $\pm$ 0.11	1.83 $\pm$ 0.12	7.93*	4.99*
	<i>az</i>	2.32 $\pm$ 0.11	2.11 $\pm$ 0.09	10.38*	5.22*
	<i>fd</i>	0.95 $\pm$ 0.04	0.87 $\pm$ 0.03	10.65*	5.11*

Примечание: *od* – длина туловища, *np* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничный отдел головы, *ao* – длина головы, *lm* – высота головы у затылка, *gh* – наибольшая высота тела, *ik* – наименьшая высота тела, *aq* – антедорсальное расстояние, *az* – антевентральное расстояние, *fd* – длина хвостового стебля.

* – значимые различия средних величин по t -тесту при $p < 0.05$ (H_1).

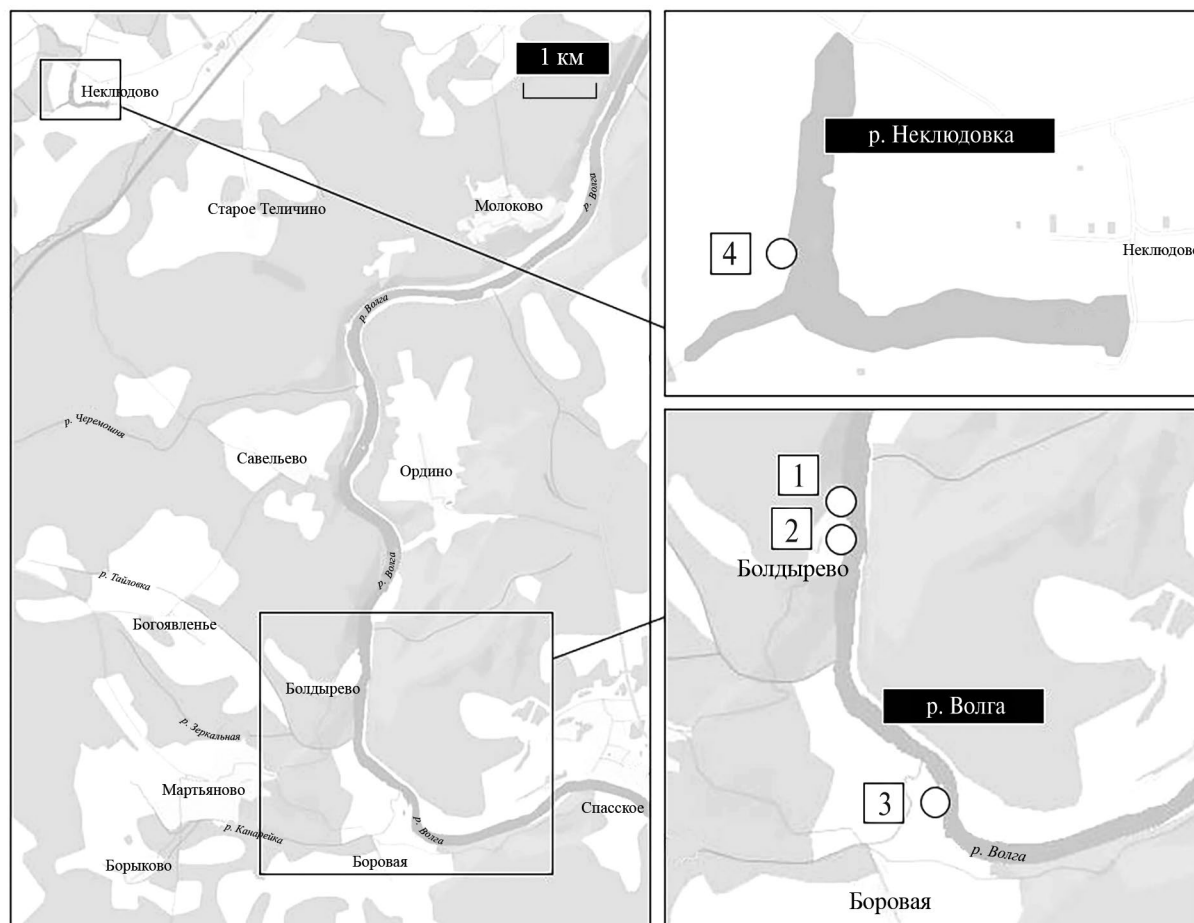


Рис. 4. Карта-схема района сбора материала, Старицкий р-н, Тверская обл.; точки 1–3 – р. Волга, левый берег, точка 4 – р. Неклюдовка.

делялся частично по жаберной крышке для контроля возрастной группы 0+. Подготовка данных к статистическому анализу проведена в программе Microsoft Excel, статистический анализ выполнен в пакете Statistica10. В силу нормального (Гауссовского) распределения величин пластических признаков и их индексов первый этап статистического анализа проведен с использованием t -теста Стьюдента для независимых выборок при уровне значимости $\alpha = 0.05$. Поскольку имеет место множественное сравнение, для уровня значимости α введена поправка Бонферрони, равная $0.05/3 \approx 0.17$, где 3 – количество сравнений (Rice, 1989). Гипотеза H_0 , таким образом, отвергалась при $p < \sim 0.17$. Второй этап анализа связан с оценкой вариабельности значений признаков и их индексов, для чего по каждой паре выборок с помощью теста хи-квадрат при уровне значимости $\alpha = 0.05$ сравнивались доли значений t -теста, соответствующие принятию

или отвержению нулевой гипотезы. Гипотеза H_0 отвергалась при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Объемы выборок составили: в точке (1) – 48 экз., (2) – 59 экз., (3) – 57 экз., (4) – 51 экз., исходные данные размещены в репозитории Feodor1974/perch_0_4_points (github.com); объемы выборок превышают необходимые 30 экз. для корректного применения t -теста Стьюдента. Статистическое сравнение пластических признаков проведено для выборок из точек (1)–(2), (1)–(3) и (1)–(4), результаты отражены в табл. 1. Каждая пара выборок сеголетков окуня после стандартизации разбита на две группы – “признаки” и “индексы”. Данные группы включают соответственно 9 пластических признаков и 9 значений их индексов. Каждый из 9 признаков и каждый из 9 индексов представлен двумя совокупностями

значений, объемы которых равны объему сравниваемых выборок. В результате парного сравнения по t -тесту в группах “признаки” и “индексы” имеется по 9 значений t -теста, на основании каждого из которых гипотеза о сходстве средних значений данного признака или его индекса принимается (варианта H_0) или отвергается (варианта H_1) (табл. 1). Переход к значениям t -теста, таким образом, делает группы “признаки” и “индексы” *однородными* относительно свойств сравниваемых параметров. Для оценки того, сохраняется ли для данной пары выборок общая изменчивость 9 параметров при переходе от сравнения средних значений признаков к сравнению средних их индексов, требуется, используя статистику хи-квадрат, сравнить на выбор доли вариант H_0 или H_1 в двух совокупностях значений t -теста. Итогом данного сравнения будет принятие или отвержение нулевой гипотезы. Поскольку, с одной стороны, имеется только три случая вариабельности, (а), (б) и (в), а с другой стороны, всего два исхода теста хи-квадрат, H_0 и H_1 , то результат легко соотнести с одним из случаев (а)–(в).

Для выборок из точек (1) и (2) гипотеза H_0 об отсутствии значимых различий принимается для 7 из 9 вариант из колонки “признаки” и для 8 из 9 вариант из колонки “индексы”. Тогда доли вариант H_0 в первой и второй группах составят

$$\left(\frac{7}{9}\right) \times 100 \approx 78\% \text{ и } \left(\frac{8}{9}\right) \times 100 \approx 89\% \text{ соответственно.}$$

Если до и после стандартизации значимых различий нет, то доли $\frac{78}{78+89} \times 100\% \approx 47\%$ и $\frac{89}{78+89} \times 100\% \approx 53\%$ должны быть случайным образом отклонены от соотношения 50% : 50%. Оценим значение хи-квадрат:

$$\chi^2 = \frac{(50 - 47)^2}{50} + \frac{(50 - 53)^2}{50} = 0.16. \quad (13)$$

Величина 0.16 меньше порогового значения ~ 3.84 для одной степени свободы при уровне значимости 0.05, что говорит об отсутствии значимых различий в долях H_0 до и после стандартизации. Данный вариант относится к случаю (а) табл. 1.

Для выборок (1)–(3) сравним доли вариант H_1 . В колонке “признаки” количество вариант H_1 составляет 6 из 9, или $\left(\frac{6}{9}\right) \times 100 \approx 67\%$; и 1 из 9 – в

колонке “индексы”, или $\left(\frac{1}{9}\right) \times 100 \approx 11\%$. После

перехода к долям $\frac{67}{11+67} \times 100\% = 86\%$ и

$\frac{11}{11+67} \times 100\% = 14\%$ оцениваем величину χ^2 :

$$\chi^2 = \frac{(50 - 86)^2}{50} + \frac{(50 - 14)^2}{50} = 51.84, \quad (14)$$

которая существенно больше ~ 3.84 . Следовательно, имеются достоверно значимые различия между количеством вариант H_1 до и после стандартизации, что указывает на исчезновение изменчивости при переходе к индексам. Данный вариант принадлежит случаю (б) табл. 1. Наконец, сравнение выборок (1)–(4) по H_1 дает величину χ^2 , равную $\sim 0.36 < \sim 3.84$ и указывающую на отсутствие значимых различий между долями вариант H_1 в выборках (1) и (4), что свидетельствует о сохранении различий до и после стандартизации. Данный вариант соответствует случаю (в) табл. 1.

Разумное ограничение количества сравниваемых морфометрических параметров необходимо для достоверности оценки динамики общей изменчивости. Если количество признаков с низкой вариабельностью будет достаточно большим, их суммарный вклад способен “перевесить” значимую вариабельность остальных параметров. В этом случае статистический тест может показать *в целом* отсутствие значимых различий между группами несмотря на то, что по ряду ключевых признаков различия сохраняются.

В основном, текущий анализ преследует своей целью иллюстрацию общих принципов работы модели, описывающей различные варианты динамики изменчивости средних значений пластических признаков и их индексов. Выявление конкретных параметров в естественной среде не проводилось, результаты интерпретированы с учетом общих представлений об экологии рыб.

Выборки (1)–(2). Отсутствие статистически значимых различий до и после стандартизации не противоречит гипотезе о принадлежности выборок к одной генеральной совокупности (локальной популяции). Обе выборки взяты предположительно из одного биотопа, что определило схожесть времени вылупления, начальной длины молоди и скорости роста (Никольский, 1974; Дгебугадзе, 2001).

Выборки (1)–(3). Значимые различия между средними значениями пластических признаков не сохраняются при переходе к сравнению

их индексов, что свидетельствует о различиях, вызванных сдвигами по временной и/или размерной шкале. Подобные сдвиги могут быть связаны с небольшими различиями величин факторов среды, определивших в данных биотопах разницу во времени вылупления и/или в размере ооцитов, однако не затронувших темпы роста (Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2001). Случай принадлежит графикам (а–г) рис. 3; в силу нехватки эмпирических данных конкретный вариант указать нельзя.

Выборки (I)–(4). Статистически значимые различия у сеголетков из двух водоемов сохраняются как между величинами пластических признаков, так и между их индексами, что, помимо возможных различий в начальной длине и времени вылупления, указывает на различия в темпах роста. Здесь можно допустить прямую связь между скоростью роста и существенными различиями в величинах параметров среды разных водоемов, оказавших влияние на рост молоди как непосредственно, так и через переуплотнение, кормность и, возможно, плотность хищника в соответствии с концепцией о “триотрофе” (Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2001). Если допустить, что в водоеме меньшего объема (р. Неклюдовка) из-за переуплотнения и более бедной кормовой базы средний размер производителей меньше — что определит и меньшую начальную длину окуня, — то данный случай соответствует одному из вариантов на графиках (ж) или (и) рис. 3.

Обобщая, можно отметить, что статистически значимые различия в средних величинах морфометрических параметров могут быть у групп одного вида, обитающих как в одном водоеме, так и в разных водоемах одной климатической зоны, и тем более в водоемах разных климатических зон (Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2001). Биотопы даже одного водоема различаются по ряду величин параметров среды, из которых — без учета загрязнения — ключевую роль играют кормность, температура воды и концентрация растворенного кислорода (Баранов, 1971; Никольский, 1974; Бигон и др., 1989; Дгебуадзе, 2001). Для разных водоемов различия будут усугубляться как в силу пространственной неоднородности, так и по мере приближения к границам ареала (Одум, 1986; Бигон и др., 1989). Начальный размер признака (A_0), время вылупления (t_0) и скорость роста (Gr) тесно коррелируют друг с другом и задаются совокупно параметрами среды и физиологическим состоянием производителей (Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Weatherley, 1990; Gashkina, 2017). Начальная длина при вылуплении связана с качеством гонад, определяемым физиологическим состоянием

самки — соответственно, ее возрастом, временем достижения половой зрелости, повторностью нереста, обеспеченностью пищей, составом корма, плотностью популяции и т.д. (Никольский, 1974). Время вылупления обуславливается преимущественно абиотическими параметрами среды, среди которых ключевую роль играет температура и связанный с ней параметр “градусо-дни” (Иванова, Свирская, 2005; Кузищин и др., 2008; Мякишев и др., 2019). Наконец, рост рыбы опосредуется как биотическими, так и абиотическими факторами; к первым можно отнести качество и доступность корма и пресс хищничества, ко вторым относятся температура, кислотность, концентрация кислорода, гидрологический режим, наличие загрязнения, степень эвтрофикации и т.д. (Дгебуадзе, 2001). С учетом того, что соматический рост тесно коррелирует с качеством половых продуктов, он напрямую определяет и начальную длину при вылуплении.

Различия в средних значениях величин пластических признаков $A_s^I \neq A_s^{II}$ и длин $L_s^I \neq L_s^{II}$ у групп I и II в момент взятия проб t_s достоверно свидетельствуют о наличии хотя бы одной из трех причин, вызвавших эти различия; однако *сходство* средних значений $A_s^I = A_s^{II}$ и $L_s^I = L_s^{II}$ в выборках в ряде случаев не гарантирует отсутствия значимых различий в начальной длине A_0 , времени вылупления t_0 и/или скорости роста Gr . Как видно из графиков (е), (з), (л) и (н) рис. 3, кривые динамики величин A и L в определенный момент времени имеют тенденцию пересекаться, что определит равенство $A_s^I = A_s^{II}$ и $L_s^I = L_s^{II}$ при том, что величины по крайней мере двух из трех факторов, A_0 , t_0 или Gr , значимо различаются. Регистрация таких случаев, тем не менее, должна носить эпизодический характер в силу интенсивного роста молоди и, следовательно, достаточно быстрого “прохождения” величин A и L через точки совпадения средних значений.

Анализ результатов статистического сравнения пластических признаков у рыб старших возрастных групп требует отдельного рассмотрения, однако из общих соображений очевидно, что результат будет проще интерпретировать, когда сравниваются группировки одного возраста. Если линейный рост описывается, например, функцией Бергаланфи $L(t) = L_\infty(1 - \exp(-k(t - t_0)))$ (Бивертон, Холт, 1969; Почтарь, 2020; Куцын, 2021), то у рыб даже из смежных возрастных классов, принадлежащих изначально к одной совокупности,

темпы роста будут разными вследствие асимптотического роста. Статистически значимые различия в случае сравнения двух разновозрастных групп, таким образом, могут быть вызваны как объективной разницей в скорости роста, то есть разными величинами коэффициента роста k у двух групп, так и общей тенденцией к снижению темпов роста у рыб из старшей возрастной группы при равенстве k у двух групп. И в том, и в другом случае значимые различия сохранятся и до, и после стандартизации, но выделить конкретный случай будет достаточно сложно. Результат становится еще более неопределенным, если анализируются “смеси” различных возрастных классов.

Как известно, при изучении относительного роста частей тела рыб часто применяется формула простой аллометрии:

$$D = \alpha \times M^b, \quad (15)$$

где M и D — соответственно масса тела, коррелирующая с длиной тела L , и масса части тела, коррелирующая с величиной пластического признака A , а a и b — коэффициенты, где b определяет степень “кривизны” графика аллометрической зависимости (Мина, Клевезаль, 1976; Мустаев и др., 2020). При переходе к пластическим признакам формула (15) запишется в виде:

$$A = \alpha_1 \times L^{b_1}, \quad (16)$$

где α_1 и b_1 — коэффициенты ($\alpha \neq \alpha_1$ и $b \neq b_1$), причем величина b_1 часто близка к 1, что приближает функцию (16) к линейной. Функция (16), очевидно, отлична от используемой в модели линейной зависимости $\alpha \times x + b$ для описания аллометрии. Принципиальное различие данных подходов в том, что в случае (16) признак A является функцией длины L , тогда как в естественной среде величины A и L в любой момент времени являются прежде всего функциями начальных размеров и скорости роста, а также (косвенно) функциями параметров среды, влияющих на начальный размер и рост. Параметризация этих характеристик позволит выявлять особенности динамики A и L в природных популяциях, в частности через статистическое сравнение средних значений, и делать необходимые прогнозы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенный подход будет полезен в любых направлениях биологических исследований, где для выявления межгрупповой измен-

чивости используются биометрические методы. Отталкиваясь от сохранения или исчезновения статистически значимых различий при переходе от сравнения величин признаков к их индексам, можно глубже судить о факторах, определивших данные различия, поскольку результаты статистического анализа до и после стандартизации могут быть интерпретированы более объемно, нежели в случае сравнения только величин индексов или, наоборот, только величин пластических признаков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовая поддержка отсутствует.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Исследование было проведено в соответствии с руководящими принципами ARRIVE arriveguidelines.org.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авастхи М., Кашьяп А., Сераджуддин М. Зависимости между длиной и массой тела, а также коэффициенты упитанности в пяти субпопуляциях лягуш *Trichogaster lalius* (Osphronemidae) Центрального и Восточного регионов Индии // *Вопр. ихтиол.* 2015. Т. 55 (6). С. 676.
<https://doi.org/10.7868/S004287521506003X>
- Баранов Ф.И. Избранные труды: Теория рыболовства. М.: Пищ. пром-сть, 1971. Т. 3. 303 с.
- Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1969. 248 с.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. В 2-х т. М.: Мир, 1989; Т. 1. 667 с. Т. 2. 478 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 279 с.
- Есин Е.В. Ручьевая мальма *Salvelinus malma* полуострова Камчатка // *Вопр. ихтиол.* 2015. Т. 55 (2). С. 180–195.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215020083>
- Иванова М.Н., Свирская А.Н. Рост мелких и крупных сеголеток щуки *Esox lucius* в последующие годы жизни в мелководных прудах // *Вопр. ихтиол.* 2005. Т. 45 (3). С. 380–388.
- Кузицин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (Западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // *Вопр. ихтиол.* 2008. Т. 48 (1). С. 50–61.

- Куцын Д.Н. Жизненный цикл ставриды *Trachurus mediterraneus* (Carangidae) Крыма (Черное море) // Вопр. ихтиол. 2021. Т. 61 (2). С. 143–152. <https://doi.org/10.31857/S0042875221020144>
- Мальцев А.В., Меркулов Я.Г. Биометрический метод определения пола осетровых, в частности – русского осетра *Scopemeter gueldenstaedtii* (Acipenseridae) Азовской популяции // Вопр. ихтиол. 2006. Т. 46 (4). С. 536–540.
- Мина Г.А., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 292 с.
- Молчанова К.А., Хрусталева Е.И. Определение морфометрических показателей радужной форели, выращиваемой в разнотипных рыбоводных хозяйствах // Изв. КГТУ. 2017. Вып. 44. С. 38–45.
- Мустаев С.Б., Панов В.П., Сафонов А.В. и др. Рост соматических структур двухлеток карпа (*Cyprinus Carpio* L.) при использовании двух видов кормов // Изв. Тимирязевской с.-х. акад. 2020. Вып. 6. С. 49–61. <https://doi.org/10.26897/0021-342X-2020-6-49-61>
- Мякишев М.С., Иванова М.А., Киселев В.А., Зеленников О.В. Экспериментальный анализ современного состояния воспроизводства сими *Oncorhynchus masou* на рыбоводных заводах Сахалинской области // Изв. ТИНРО. 2019. Т. 198. С. 195–208. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-195-208>
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 448 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Островская Е.В., Касаткина А.П. Морфобиологическая характеристика и видовой статус выюна рода *Misgurnus* Пади Большой (среднее течение р. Амур) // Изв. ТИНРО. 2021. Т. 201 (1). С. 124–137. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-124-137>
- Почтарь М.В. Особенности роста морских окуней рода *Sebastes* на банке Флемиш-Кап // Вопр. ихтиол. 2020. Т. 60 (1). С. 63–73. <https://doi.org/10.31857/S0042875220010129>
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Романов В.И., Петлина А.П., Шаропина И.Б. Методы исследования пресноводных рыб Сибири: учебное пособие. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2009. 220 с.
- Семенченко А.А. Особенности биологии амурского хариуса *Thymallus arcticus grubii* Dybowski реки Самара // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 519–526.
- Симонов В.М., Виноградов Е.В. Зависимость морфологических особенностей карпа *Cyprinus carpio* (L.) от его устойчивости к воздействию неблагоприятных условий среды // Вестн. рыбохоз. науки. 2019. Т. 6. Вып. 1 (21). С. 16–26.
- Строганов А.Н., Малютин А.М., Зуйкова Н.В., Жукова К.А. Краткая морфобиологическая характеристика трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae) прибрежных вод Командорских островов // Вопр. ихтиол. 2017. Т. 57 (4). С. 485–489. <https://doi.org/10.7868/S004287521704018X>
- Терентьев П.М., Березина Н.А. Эколого-морфологические характеристики и особенности питания окуня (*Perca fluviatilis*) в осенне-зимний период в дистрофном и олиготрофном озерах Северной Карелии (Россия) // Биол. внутр. вод. 2022. Вып. 6. С. 818–832. <https://doi.org/10.31857/S0320965222060183>
- Чернованова Л.А. Рост молоди сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. 2017. Т. 57 (3). С. 282–289. <https://doi.org/10.7868/S004287521702005>
- Чудновская Г.В., Саловаров В.О., Демидович А.П. Биометрия в ихтиологии: учебное пособие. Иркутск: Изд-во Иркутского ГАУ, 2018. 156 с.
- Bernard D.R. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38 (2). P. 233–236. <https://doi.org/10.1139/f81-030>
- Bouchard C., Fortier L. Circum-arctic comparison of the hatching season of polar cod *Boreogadus saida*: a test of the freshwater winter refuge hypothesis // Prog. Oceanogr. 2011. V. 90. P. 105–116. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.008>
- Fortier L., Sirois P., Michaud J., Barber D. Survival of Arctic cod larvae (*Boreogadus saida*) in relation to sea ice and temperature in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2006. V. 63 (7). P. 1608–1616. <https://doi.org/10.1139/f06-064>
- Gashkina N.A. Essential elements in the organs and tissues of fish depending on the freshwater toxicity and physiological state // Geochem. Int. 2017. V. 55 (10). P. 927–934. <https://doi.org/10.1134/S0016702917100056>
- Lugert V., Thaller G., Tetens J. et al. A review on fish growth calculation: multiple functions in fish production and their specific application // Rev. Aquac. 2014. V. 6. P. 1–13. <https://doi.org/10.1111/raq.12071>
- Olden D.D., Jackson D.A. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions // Freshw. Biol. 2002. V. 47 (10). P. 1976–1995. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00945.x>
- Renzo P., Loreto M., Aurelio O., Germán E.M. Descriptive morphology and allometric growth of the larval development of *Sarda chiliensis chiliensis* (Cuvier, 1832) in a hatchery in northern Chile // Aquac. Rep. 2021. V. 19. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100576>
- Rice W.R. Analyzing tables of statistical tests // Evolution. 1989. V. 43. P. 223–225. <https://doi.org/10.2307/2409177>
- Sigourney D.B., Lecter B.H., Obedzinski M., Cunjak R.A. Size-independent growth in fishes: patterns, models and metrics // J. Fish Biol. 2008. V. 72 (10). P. 2435–2455. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01830.x>
- Thorarensen H., Kubiriza G., Imsland A. Experimental design and statistical analyses of fish growth studies // Aquac. 2015. V. 448. P. 483–490. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.05.018>

Vestfals C.D., Mueter F.J., Duffy-Anderson J.T. et al. Spatio-temporal distribution of polar cod (*Boreogadus saida*) and saffron cod (*Eleginus gracilis*) early life stages in the Pacific Arctic // Polar. Biol. 2019. V. 42. P. 969–990. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02494-4>

Weatherley A.H. Approaches to understanding fish growth // Trans. Am. 1990. V. 119 (4). P. 662–672. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1990\)119<0662:ATUFG>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0662:ATUFG>2.3.CO;2)

On the Issue of Statistically Significant Differences between the Average Values of Plastic Features in Two Groups of Juvenile Fish and between the Average Values of Their Indices

F. S. Lobyrev*

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

* e-mail: lobyrev@mail.ru

The regularities that determine the preservation and/or change of statistically significant differences during the transition from comparing the average values of plastic signs of juvenile fish to comparing the average values of their indices have been studied. An algorithm for evaluating the factors determining the variability of plastic features and their indices in allometry is proposed. Three cases of variability were identified and parametrized: (a) statistically significant differences are absent between the values of plastic features and their indices, (b) significant differences disappear when switching from comparing features to comparing their indices, and (c) significant differences in both cases remain. Case (b) is associated with different initial length of juveniles and different hatching time; case (c) is determined by different growth rates in the compared groups. The approach was tested on the selection of fingerlings of the *Regsa fluviatilis* L. perch from two reservoirs of the Staritsky district of the Tver region.

Keywords: biometric analysis, perch, plastic feature, index

УДК 579.2

МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ УЧЕТ ОБЩЕГО КОЛИЧЕСТВА БАКТЕРИЙ И МЕТАБОЛИЧЕСКИ АКТИВНЫХ БАКТЕРИЙ В ПОЧВЕННЫХ ОБРАЗЦАХ: СООТНОШЕНИЕ И ОСЦИЛЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

© 2024 г. А. М. Семенов^{1,*}, А. А. Шаталов², Е. В. Семенова¹

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

²Groundwork BioAG, Mazor, Israel

*e-mail: amsemenov@list.ru

Поступила в редакцию 29.09.2023 г.

После доработки 12.10.2023 г.

Принята к публикации 14.10.2023 г.

Представлены экспериментальные результаты ежедневного учета под микроскопом в течение 30 сут прокариотических клеток в препаратах из почвенных образцов при окрашивании их разными специфическими красителями и литературные результаты о ежедневном учете бактерий в почве разными методами. Красителем FITC, который окрашивает все множество бактериальных клеток, выявлена волнообразная динамика численности клеток с разным количеством осцилляций в виде пиков во всех экспериментах. С использованием красителя SFDA, который выявляет только живые, метаболически активные клетки, также выявлена волнообразная динамика, однако их осциллирующая численность была значительно меньше. Достоверность осцилляций и различия в численности клеток при использовании разных красителей подтверждены статистически гармоническим анализом. Волнообразная динамика живых, метаболически активных, клеток является следствием циклов роста и отмирания клеток бактерий и краткосрочной трофической сукцессией в микробном сообществе. Внешние нарушающие воздействия не влияли на проявление волнообразной динамики численности как в популяции живых, так и общего количества клеток. Явление волнообразной динамики неживых клеток бактерий и их численного превосходства объяснено тем, что клетки, теряя жизнеспособность, лизируются и дезинтегрируются не сразу после отмирания, а с некоторой задержкой во времени. Это приводит к накоплению и перманентному превосходству пула мертвых клеток при микроскопическом подсчете общего количества бактерий в почве и объясняет расхождение численности бактерий при разных методах подсчета. Представленный экспериментальный и литературный материал послужит для микробиологов и биотехнологов обоснованием необходимости контроля динамики численности интродуцируемых популяций и сообществ микроорганизмов в природную среду, а также источником знаний для успешного управления природными микробными сообществами.

Ключевые слова: бактерии, численность, почва, флуоресцентные красители, живые клетки, мертвые клетки, динамика, осцилляции, колебания

DOI: 10.31857/S0042132424010085, EDN: RXAABU

ВВЕДЕНИЕ

Со времен С.Н. Виноградского, предложившего учет клеток бактерий в почвенных образцах под микроскопом на препаратах, окрашенных эритрозином, сформировалось устойчивое мнение, что в природе, особенно в почве, содержится огромное количество, до 2×10^9 и более, бактериальных клеток (Виноградский, 1952). Эти открытия С. Н. Виноградского и его предложения использовать селективные среды и условия

были направлены на наиболее полное выделение микроорганизмов из природных источников и выявление микроорганизмов с неизвестным ранее метаболизмом, микроорганизмов со специфическими свойствами и функциями, что стимулировало дальнейший поиск сред и условий культивирования. Однако значительное численное превышение бактериальных клеток, обнаруживаемых в почвенных образцах при учете под светлопольным, а потом люминесцентным и

электронным микроскопами, над численностью при учете посевом оставалось по многим причинам не объясненным или не убедительным (Сомова и др., 2020; Trolldenier, 1972; Stevens, 1995; van Bruggen, Semenov, 2001).

Метод выявления и учета жизнеспособных форм микроорганизмов высевом на соответствующие среды считается среди микробиологов самым надежным, но при этом имеются ссылки на публикацию Стейли, одного из редакторов наиболее полного определителя бактерий Берджи, где говорится, что на традиционно используемых средах вырастает не более 1% от количества клеток бактерий (Staley, Kanopka, 1985; Holt et al., 1994).

Попытка решить проблему несоответствия имеющихся результатов о численности и биоразнообразии бактерий в природных субстратах, неясности об их состоянии (все живые или часть), желание найти корреляции численности и активности микроорганизмов в природных средах стимулировали специалистов к использованию разных подходов. Проводился поиск универсального метода, маркера, который бы позволял выявлять и идентифицировать все микроразнообразие (Blagodatskaya, Kuzyakov, 2013). Таким маркером был избран генетический материал микроорганизмов, были предложены молекулярно-биологические методы (МБМ) определения биоразнообразия, таксономии и даже активности микроорганизмов. Одновременно с этим, успехи в познании биохимии клетки бактерий и успехи в химическом синтезе веществ создали возможность такого воздействия на бактериальную клетку, которое позволяло определять активность клеток бактерий, не выделяя их из среды обитания — почвы, воды и др. Были разработаны методы дифференцированного окрашивания клеток бактерий с определением жизнеспособности всего множества прокариот при минимальном воздействии на них. Такие методы в отличие от МБМ не требуют разрушения клеток микроорганизмов и основываются на использовании всей их организменной структуры (Юршенас, Каширская, 2022; Naugland, 1996).

Здесь необходимо сделать несколько очень важных замечаний. Первое, как учил выдающийся теоретик и удачливый “охотник за микробами”, академик Г. А. Заварзин — только в том случае процесс значим и заметен, если микроорганизмов его осуществляющих — много и они активны (Семенов, Джукич, 2019; Semenov, Đukić, 2020). Второе, как уже было отмечено ранее для выявления и учета жизнеспособных форм микроорганизмов, — самый надежный метод — посев на соответствующие среды. Третье, все технологические процессы, известные на конец

первой четверти XXI в., в которых используют микроорганизмы, основаны на их культивируемых формах. Четвертое, все известные опасные (для человека и животных) патогенные микроорганизмы культивируемы и поддерживаются в коллекциях. Пятое, в природных субстратах, образцы которых используются для выявления микроорганизмов, определения их численности и разнообразия, популяции находятся в стадии поздней стационарной фазы роста (Semenov et al., 2022). В этой фазе клетки большинства популяций существуют в состоянии голодания и переживания (Эль-Регистан и др., 2022). Нахождение и тем более обнаружение в природной среде популяции клеток бактерий в стадии экспоненты — явление очень краткосрочное и редкое, а поэтому трудно фиксируемое (Звягинцев, 1987). При появлении субстрата клетки могут возвратиться из “стадии голодания” в активное состояние или не возвратиться и, перейдя в “отмершее царство”, пополнить органическое вещество почвы, почвенной экосистемы (Семенов, Когут, 2015). Таким образом, многогранная научно-практическая проблема определения количества бактерий в природных средах и соотношения активных, живых и мертвых клеток, обнаруживаемых в природных субстратах микроскопическим учетом по сравнению с количеством клеток бактерий, вырастающих на лабораторных средах, а также несоответствие их функционального и таксономического биоразнообразия данным, получаемым прогностическими методами, то есть, молекулярно-биологическими, продолжает нуждаться в решении.

Задача выявления и учета клеток микроорганизмов с отличием живых клеток от мертвых в природной среде особенно *in situ* не праздная (Blagodatskaya, Kuzyakov, 2013). Выявление живых, метаболически активных клеток (МАК) важно для успешного применения биопрепаратов в экосистемах для разных общественно полезных целей. Важно знать, сколько в экосистему интродуцировано жизнеспособных МАК и сколько в почве уже содержится живых и метаболически активных клеток аборигенной микробиоты, которые составят конкуренцию интродуцируемой популяции (Лимарь и др., 1984). Знания о количестве МАК важны и для определения рисков распространения патогенных микроорганизмов, которые составляют часть микробного сообщества (МС) в экосистемном цикле микроорганизмов (Куприянов и др., 2010).

Однако определение численности бактериальных клеток в почвенной экосистеме осложняется тем, что их количественная динамика существенно осциллирует не только в пространстве (от образца к образцу), но самое главное — в ка-

ждом образце во времени (Семенов и др., 2013, 2022; Semenov et al., 1999; Zelenov et al., 2005b; van Bruggen et al., 2017). Разовое (единичное) определение численности бактериальных клеток в образце почвы приводит к колоссальным (миллионным и более) ошибкам в оценках численности и, как следствие, к принятию ошибочных решений. Следовательно, нужно иметь представления о динамических изменениях численности не столько общего количества клеток, а именно количества живых клеток в почвенной экосистеме.

Для этого разработаны дифференцирующие красители, которые окрашивают не все клетки, как было у С.Н. Виноградского, а только метаболически активные, считающиеся живыми и выявляемыми люминесцентной микроскопией (Haugland, 1996). Довольно современным и распространенным красителем, позволяющим выявить и учесть общее количество клеток, является краситель FITC (fluorescein-5-isothiocyanate). Метод учета бактерий с использованием FITC, описанный в 1970 г., используют до сих пор практически без изменений (Babiuk, Paul, 1970). Дальнейшее усовершенствование и разработка флуоресцентных красителей и углубление знаний о структуре бактериальной клетки, ее мембран и энергетики, привело к тому, что современные красители позволяют проводить дифференцирование, окрашивать или все клетки, как это достигается с помощью FITC, или только метаболически активные, живые — с помощью флуоресцентного красителя FDA (fluorescein diacetate) и SFDA (5-sulfofluorescein diacetate) (Lundgren, 1981; Tsuji et al., 1995).

Следующим шагом в усовершенствовании методов окраски микроорганизмов, позволяющим дифференцировать живые и мертвые клетки в одном препарате, является комплексный витальный краситель Live/Dead kit (Life Technologies, США) (Haugland, 1996). Этот метод, с одной стороны, способствует ускорению процедуры подсчета, но с другой, из-за довольно быстрого обесцвечивания красителей в препарате, и/или если у “оператора” есть проблемы с различением цветов, как показал опыт авторов, при использовании этого метода возникают ощутимые проблемы (Семенов, Шаталов, 2003; Ushakova et al., 2012).

Цель настоящей работы — показать на собственных результатах и литературных данных, что волнообразная динамика изменения количества бактерий в почве — не следствие внешних воздействий, а объективное явление, происходящее в соответствии с третьим законом экологии существования микробных популяций, предложить объяснение факта волнообразного изменения в почве не только количества живых

бактерий, но и мертвых, численно значительно превышающих живые, и продемонстрировать, что количество клеток, выявляемое при тотальном микроскопическом учете, значительно превышающее количество, учитываемое в виде КОЕ, — следствие того, что большинство клеток бактерий при тотальном микроскопическом учете являются просто не жизнеспособными.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Постановка и проведение экспериментов

Почву отбирали в Ботаническом саду МГУ им. М.В. Ломоносова вблизи растения облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.). Образец гумусово-аккумулятивного горизонта почвы отбирали с глубины 0–10 см. Удаляли корни, камешки, почвенных животных, просеивали через сито с размером пор 2 мм. Почву для первого эксперимента отбирали в июне. Ее влажность сразу после отбора составляла около 20%. Для второго и третьего экспериментов почву отбирали в сентябре того же года в том же месте. Влажность отобранной почвы составляла 22%. Первый и второй эксперименты с воздействием на почву и последующем учете бактерий в образцах были проведены сразу после отбора почвы. Третий эксперимент проведен в январе следующего года, то есть после нескольких месяцев хранения почвы. Почву хранили в полиэтиленовом пакете при 4°C. После хранения влажность почвы равнялась 21%. Непосредственно перед учетом почву делили на две части по 0.5 кг и определяли исходную влажность. Для определения влажности навески почвы высушивали при 105 градусах в течение 5 ч. Влажность рассчитывали по формуле: $m = (a - b)/(a - c)$, где a — вес влажной почвы и тары; b — вес высушенной почвы и тары; c — вес тары. Далее одна часть почвы использовалась как контроль, а вторая часть подвергалась подсушиванию. В первом эксперименте почва подсушивалась при 45°C в течение суток. Во втором и третьем экспериментах почву подсушивали в течение того же времени, но при 70°C. Цель подсушивания двойственная — уничтожение возможных простейших и нематод, чтобы исключить их возможное воздействие на численность почвенных микроорганизмов выеданием последних и проверка предположения о том, что внешние нарушающие воздействия не являются причиной осциллирующей динамики численности и функциональной активности микроорганизмов в природных субстратах, а высушивание, возникающее при прогревании и последующее увлажнение, и есть природное воздействие. Для подсушивания почву рассыпали тонким слоем ~ 0.5–1.0 см в сушильном шкафу.

После высушивания почвы определяли ее влажность и восстанавливали влажность до исходного состояния дистиллированной водой, стерилизованной фильтрацией. После увлажнения почву обоих вариантов быстро расфасовывали в 90 пробирок для каждого варианта, по 5 г/пробирку и закрывали каждую пробирку пищевой пленкой для предотвращения высыхания. Пробирки инкубировали при 25°C в течение времени эксперимента.

Приготовление, окрашивание препаратов и учет клеток

Использовали красители FITC (fluorescein-5-isothiocyanate) (Babiuk, Paul, 1970) и SFDA (5-(and 6-)sulfofluorescein diacetate) (Tsuji et al., 1995). Принцип действия используемых красителей следующий. Краситель FITC реагирует с белками клеток как с поверхностными, так и с внутриклеточными. Краситель SFDA проникает в клетки бактерий пассивной диффузией. Нефлуоресцирующий SFDA при действии внутриклеточных эстераз превращается во флуоресцирующий продукт — FSA (fluorescein-5-(6-)sulfonic acid), накапливающийся в цитоплазме. В мертвых клетках не происходит аккумуляции красителя, даже если эстеразы активны и продолжают работать, так как в мертвых клетках происходит деградация мембран и флуоресцирующий краситель легко выходит (вымывается) из клетки. При использовании SFDA более 98% живых клеток оказываются окрашенными, что позволяет с большой точностью различить мертвые и живые микроорганизмы. Более того, степень флуоресценции у SFDA в 3 раза выше, чем у FDA (Tsuji et al., 1995).

Ежедневно отбирали по 3 пробирки из контрольного и опытного вариантов методом случайной выборки. В почве из каждой пробирки определяли влажность. Готовили препараты для люминесцентной микроскопии. Для этого почвенные суспензии подвергали ультразвуковой обработке по Д.Г. Звягинцеву (Звягинцев, 1987). Почвенную суспензию готовили на водопроводной воде, стерилизованной фильтрацией, используя разведение до 10^{-4} для тотального подсчета клеток при окрашивании флуоресцентным красителем FITC и до 10^{-3} для учета живых клеток с использованием флуоресцентного красителя SFDA. Учитывали общее количество клеток бактерий после окрашивания почвенной суспензии FITC (Babiuk, Paul, 1970) и количество живых МАК после окрашивания с помощью SFDA (Tsuji et al., 1995).

Учет бактерий проводили с использованием люминесцентного микроскопа “Микмед 2” Лю-

мам РПО-11 (ОАО “ЛОМО” Санкт-Петербург, Россия) при длине возбуждающего света 480 нм, объектив $\times 100$, окуляр $\times 10$. Учет общего количества клеток бактерий в образцах почвы проводили в 20 полях зрения. Расчет количества клеток (М) в почве производился по формуле:

$$M = (((S/s \times N/n) \times D)/V)/(1 - m/100),$$

где М — количество клеток на 1 г сухой почвы; S — площадь фильтра, мкм^2 ; s — площадь поля зрения микроскопа, мкм^2 ; (S/s — все количество полей зрения для данного фильтра); N — количество клеток на данном фильтре; n — количество полей зрения; (N/n — среднее количество клеток в одном поле зрения); D — разведение, использованное для учета клеток; V — объем фильтруемого образца, мл (если использовали объем не равный 1 мл); m — влажность почвы в процентах.

Определение водорастворимого органического вещества в почве

В третьем эксперименте в почве кроме учета общего количества и количества живых клеток проводили ежедневное определение растворимого органического вещества (РОВ). Концентрацию РОВ определяли бихроматным методом (Семенов и др., 2013).

Статистическая обработка результатов

За время проведения трех экспериментов произведен учет бактерий на 1080 фильтрах и просчитано 21600 полей зрения. Статистическая обработка результатов проведена аналогично сделанному и изложенному в публикации с участием одного из авторов (Zelenev et al., 2005b). На графиках представлено среднее значение со стандартным отклонением на рассчитанное в программе Excel.

Для подтверждения достоверности осцилляций в полученных экспериментальных данных был применен статистический гармонический Фурье-анализ (Смирнов, 1974; Горбенко, Крышев, 1985). Такой анализ используют для выявления периодичности в динамических процессах, и, в частности, он позволяет выявить периодичность в динамике роста микробных популяций. Более подробно суть такого анализа описана в предыдущей публикации авторов (Семенов и др., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Было проведено несколько последовательных экспериментов с ежедневным учетом численности клеток бактерий в препаратах, пригото-

ленных из образцов почв, отобранных из одного локуса, но в разные климатические сезоны. Это было сделано сознательно для исключения возможных объяснений полученных результатов следствием влияния таких природных факторов как температура, влажность, солнечная радиация и др. (Семенов, 2005; Семенов и др., 2013; van Bruggen, et al., 2006).

Учет общей численности бактерий в почвенных образцах под люминесцентным микроскопом, окрашенных красителем FITC

Обнаружено, что численность бактерий при ежедневном учете характеризуется значительным варьированием. При этом как возрастание численности, так и убывание в подавляющем большинстве наблюдений продолжалось сутки или более, тем самым уже указывая на закономерность явления, а не на случайность (рис. 1). Д.Г. Звягинцев и Г.Н. Зайцева (1979) в своих наблюдениях предлагали рассматривать как наиболее значимые пики, образованные по меньшей мере тремя значениями (точками) на восходящих или нисходящих сторонах. Такой подход, по-видимому, был предложен из-за отсутствия возможности провести соответствующую статистическую оценку, которая уместна для обработки длинных рядов данных. Однако при подходе, предложенном этими авторами, может быть не учтена и даже вынужденно проигнорирована часть экспериментальных данных, а именно будут не учтены пики, образованные быстрорастущими популяциями и состоящие только из трех точек. При этом на графиках будут учитываться только пики, образованные четырьмя или большим количеством экспериментальных точек, медленно растущих популяций. В результате такого подхода происходит формализация биологической сути процессов, происходящих в микробиоте почвенной экосистемы. Эту проблему авторы настоящей публикации решили, используя гармонический анализ, результаты которого приведены на рис. 4–7.

В первом эксперименте, который проводили в июне–июле со свежесобранной почвой, в контроле (без прогревания почвы) в первый день эксперимента наблюдалось падение общей численности клеток с 5.60×10^9 до 2.06×10^9 на третий день, а с третьего по пятый — наблюдался рост количества клеток до 4.59×10^9 (рис. 1а). За весь период наблюдения в почве контроля были выявлены пики максимумов на 5, 9, 15, 20–21, 24 и, возможно, после 29 дня, а минимумов — на 3, 7, 12, 16, 22 и 27 дни. В почве опытного образца, подвергнутого подсушиванию при 45°C с первого дня эксперимента до третьего дня так

же, как и в контроле, шло падение численности клеток до уровня 2.07×10^9 , а первый пик максимума был зафиксирован на пятый день и составлял 4.18×10^9 клеток на грамм абсолютно сухой (ГАС) почвы. В дальнейшем в динамике опытного образца были обнаружены максимумы численности бактерий на 5, 8, 11, 14, 20, 24 и 28 дни, а минимумы соответствовали 3–4, 6, 9, 13, 18, 22, 27 дням. Минимальное количество клеток за время наблюдений учета численности в контрольном образце почвы составляло 2.06×10^9 , максимальное — 7.71×10^9 , а в опытном образце составило 1.29×10^9 и 7.06×10^9 соответственно.

Во втором эксперименте подсчет клеток проводили в сентябре–октябре, то есть сразу после отбора образцов. При ежедневном учете бактерий также были обнаружены колебания общего количества клеток, как в опыте, так и в контроле. С первого дня эксперимента в контрольном образце происходило снижение численности клеток, а затем — возрастание (рис. 1б). Максимальные значения численности клеток в контроле приходятся на 6, 9, 13, 15, 18, 23, 26 день, а дни минимумов в контроле соответствуют 3–4, 7, 11, 14, 16, 20, 24 и 29 дням. В опытном образце максимумы количества клеток приходятся на 3, 6, 10, 13, 15, 19, 21, 25 и 29 дни эксперимента и минимальные значения в почве опыта соответствуют 1, 4, 9, 12, 14, 18, 20, 24 и 28 дням. Минимальное количество клеток за время наблюдений в контрольном образце почвы составляло 3.14×10^9 , а максимальное — 1.45×10^{10} , а в опытном образце составило 5.04×10^9 и 1.33×10^{10} соответственно.

В третьем эксперименте в контрольном образце почвы численность бактерий уменьшалась с первого дня эксперимента до 4.26×10^9 , а затем начинала возрастать до 7.20×10^9 на третий день эксперимента (рис. 1в). В ходе эксперимента были отмечены пики максимумов численности клеток на 4, 7, 9, 11, 15, 17, 21, 25 и 27 дни, а минимальные значения — на 1, 5, 10, 12, 16, 19, 24, 26, 28 дни. В опытном образце почвы с начала эксперимента происходил рост численности микроорганизмов с 6.87×10^9 до 8.00×10^9 на первый день эксперимента. В опытном варианте пики максимумов соответствовали: 1, 3, 8–10, 13, 17, 19, 23, 25 и 29 дням, а пики минимумов соответствовали 2, 7, 12, 15, 18, 21, 24, и 27 дням эксперимента. Минимальное количество клеток в третьем эксперименте за время наблюдений в контрольном образце почвы составляло 4.27×10^9 , а максимальное — 7.20×10^9 . Минимальное количество клеток за время наблюдений в почве опыта составляло 4.57×10^9 , а максимальное — 8.00×10^9 .

Итак, визуальный анализ ежедневной динамики общего количества клеток в почвенных

образцах показывает, что имеется выраженная волнообразная динамика во всех трех экспериментах не зависимо от времени отбора образцов почвы, времени хранения образцов и времени проведения учета бактерий. Все это подтверждает объективность явления волнообразных осцилляций количества бактерий в почве. При сравнительном визуальном анализе можно отметить следующие закономерности в представленных результатах: возрастание количества пиков от первого эксперимента к третьему. В пиках мак-

симумов можно отметить заметное увеличение количества клеток только во втором (осеннем) эксперименте. Это совпадает с известным фактом сезонной изменчивости количества микроорганизмов в естественных субстратах (Самцевич, 1955; Чернов, Железова, 2020). Количество клеток, как в контрольных образцах, так и в опытных во всех экспериментах мало отличается в точках минимумов. Не зависимо от факторов, отмеченных выше, сроки отбора, время хранения образцов, проведенные экспериментальные

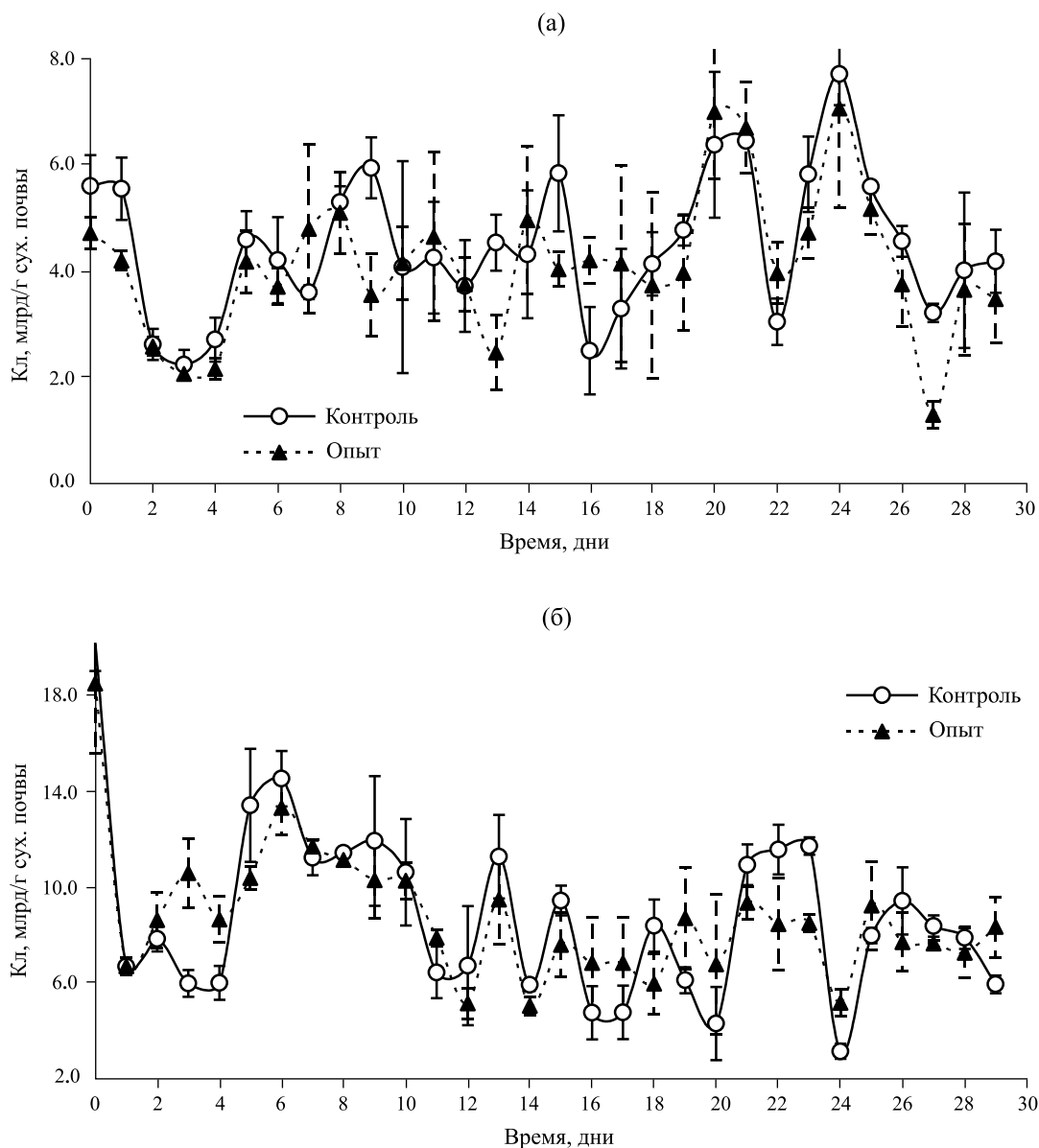


Рис. 1. Учет общего количества клеток бактерий в почве с использованием красителя FITC в опытном и контрольном вариантах в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно. Величины, обозначенные на рисунках 1–3 точками, представлены средними арифметическими, величины отклонений на графиках представлены как результаты, рассчитанные в стандартной программе Excel.

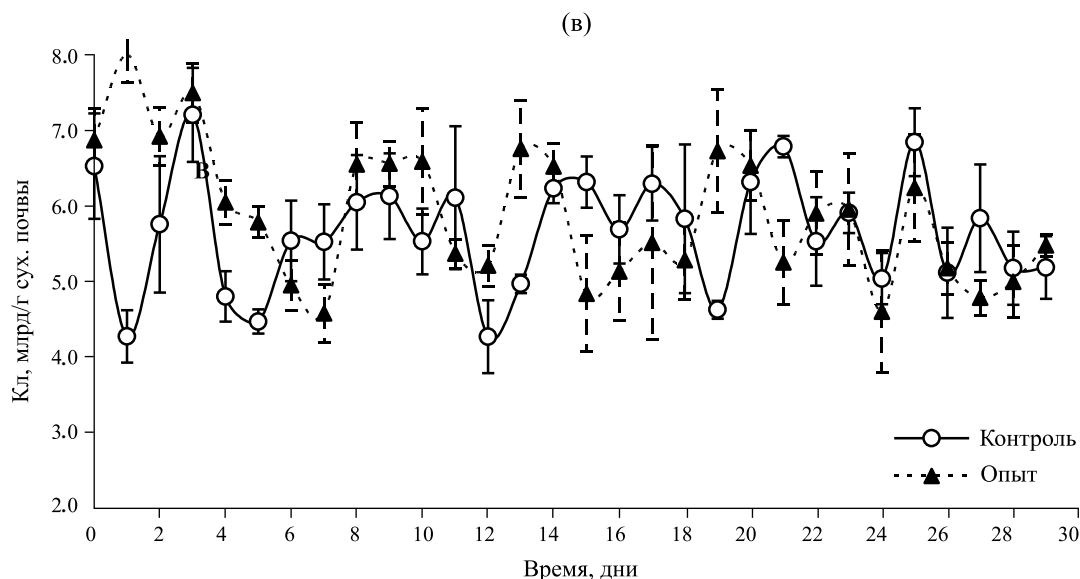


Рис. 1. Учет общего количества клеток бактерий в почве с использованием красителя FITC в опытном и контрольном вариантах в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно. Величины, обозначенные на рисунках 1–3 точками, представлены средними арифметическими, величины отклонений на графиках представлены как результаты, рассчитанные в стандартной программе Excel.

нарушающие воздействия в виде прогревания почвы, не приводят к катастрофическим изменениям в общем количестве бактериальных клеток в почвенных образцах, что и показал тотальный учет клеток.

Учет количества живых, МАК бактерий в препаратах почвенных образцов, окрашенных красителем SFDA

Динамика численности МАК, живых бактерий при ежедневном учете так же, как и динамика тотального учета, характеризуется значительным варьированием численности. В месячной динамике учета численности, выявленные возрастания или убывания клеток длились несколько дней, тем самым указывая на закономерность процессов волнообразных осцилляций (рис. 2). Подход к учету значимых пиков в динамике численности живых клеток использовали такой же, как и при подсчете общего количества клеток.

В первом эксперименте, в контрольном образце в динамике численности наблюдали снижение количества живых клеток с первого по четвертый день с 5.71×10^8 до 1.06×10^8 (рис. 2а). В дальнейшем были обнаружены минимумы количества клеток на 7, 11, 14, 16, 20, 22, 25, 28 сутки. Максимумы обнаружены на 5, 10, 13, 15, 18, 21, 23 и 26 сутки. В опытном образце было также зафиксировано падение числа клеток в первые

дни эксперимента с 4.23×10^8 до 5.45×10^7 на четвертый день. В дальнейшем были обнаружены минимумы количества клеток, соответствующие дням: 8–10, 14, 16, 20, 25, 27–29. Пики максимумов приходились на 5, 13, 15, 17, 22, 26 дни. Минимальное количество живых клеток за время наблюдений в контрольном образце составляло 1.06×10^8 , максимальное — 6.36×10^8 . В опытном образце такие показатели были — 5.45×10^7 и 4.97×10^8 соответственно.

Во втором эксперименте в контрольном образце в первый день наблюдалось незначительное падение численности клеток с 7.28×10^8 до 6.72×10^8 , и затем рост численности до 1.43×10^9 на четвертый день (рис. 2б). Наблюдаемые затем пики максимумов соответствовали 11, 15, 21–22, 25 дням, а пики минимумов — 8, 12, 19, 23–24, 27 дням. В опытном образце так же, как в контрольном, происходил спад численности клеток с начала эксперимента от 1.19×10^9 до 6.66×10^8 на второй день. Затем происходило возрастание численности клеток до 1.43×10^9 на четвертый день опыта. В дальнейшем пики минимумов наблюдаются на 5, 8, 13, 20–21, 24, 28 день, а пики максимумов — на 4, 6, 12, 15, 23, 25, 29 дни. Минимальное количество живых клеток за время наблюдений в контрольном образце почвы составляло 1.09×10^8 , максимальное количество в контроле — 1.43×10^9 . В опытном образце такие показатели были 1.15×10^8 и 1.43×10^9 соответственно.

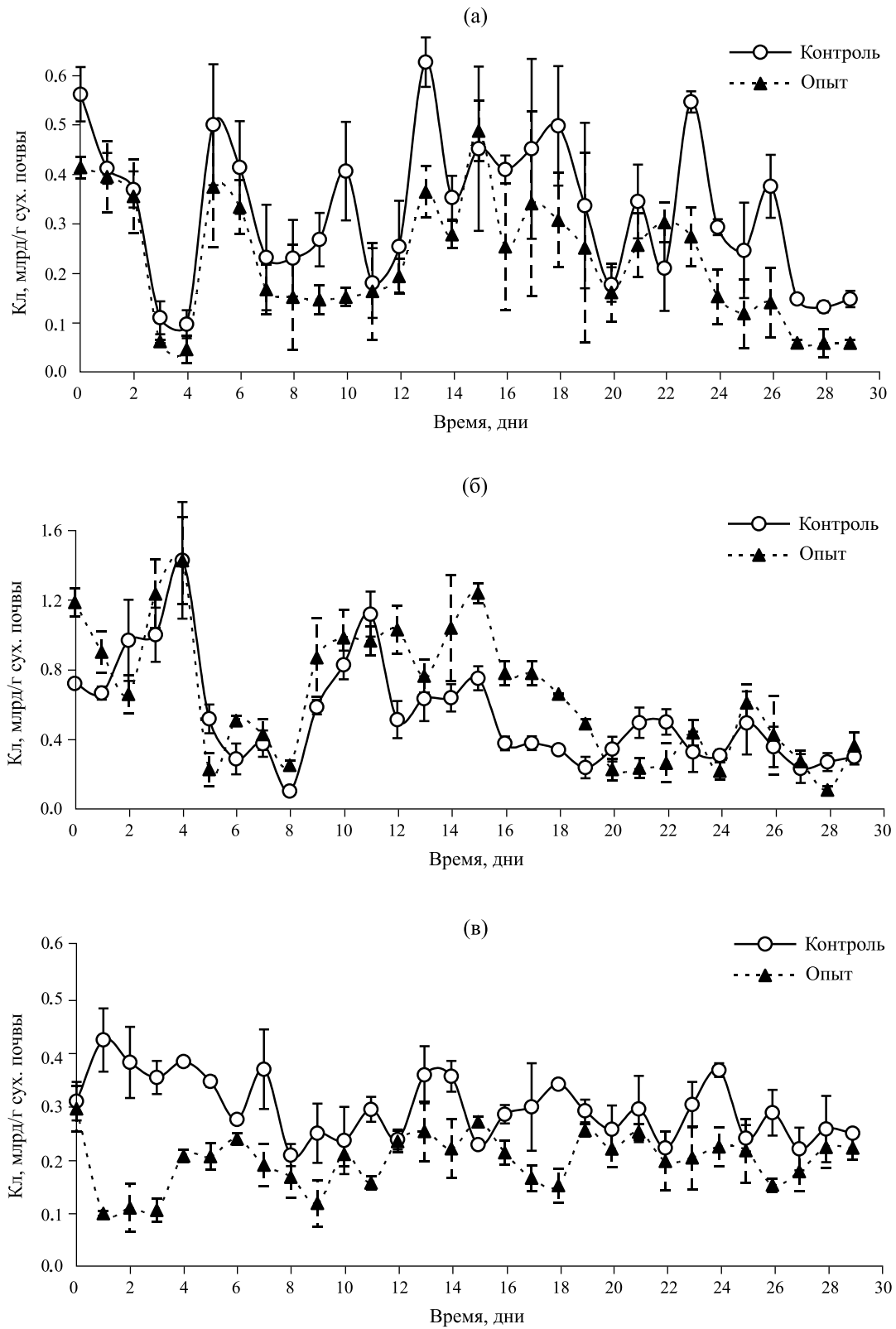


Рис. 2. Учет количества физиологически активных клеток бактерий в почве с использованием красителя SFDA в опытном и контрольном вариантах в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

В третьем эксперименте в контрольном варианте наблюдался рост живых клеток на первый день эксперимента от 3.05×10^8 до 4.35×10^8 клеток, а затем идет медленный спад, и на третий день эксперимента численность составляет 3.65×10^8 . (рис. 2в). В дальнейшем наблюдались колебания численности живых клеток с максимумами на 4, 7, 11, 13–14, 18, 24, 26 и 28 дни и минимумами — на 6, 8, 12, 15, 20, 22, 25, 27 дни эксперимента. В то время как в контроле численность живых клеток в первые сутки росла, в почве опытного образца численность живых клеток падала с 3.05×10^8 до 1.08×10^8 . В дальнейшем численность клеток имела максимумы на 6, 10, 13, 15, 19, 21, 24–25, 28–29 дни, а минимумы — на 1–3, 9, 11, 14, 18, 20, 22, 26 дни. Минимальное количество живых клеток за время наблюдений в контрольном образце почвы составляло 2.19×10^8 , максимальное количество в контроле — 4.35×10^8 . В опытном образце такие показатели были 1.08×10^8 и 3.06×10^8 соответственно.

Визуальный анализ ежедневной динамики количества МАК показывает, что так же, как и при учете общего количества клеток, имеется выраженная волнообразная динамика во всех трех экспериментах не зависимо от нарушающего воздействия. Прогревание образцов почвы не повлияло на волнообразность динамики и количество живых бактерий в почве. Сравнительный анализ значений амплитуд колебаний количества живых клеток в этих экспериментах, как и в экспериментах общего учета, показывает, что отклонения значений амплитуд от среднего сокращаются, то есть колебания “выравниваются”.

О соотношении количества живых и мертвых клеток в почвенных образцах

Сравнение динамик численности клеток при тотальном учете (рис. 1) и МАК (рис. 2) однозначно показывает, что общая численность бактерий в почве значительно — минимум на порядок — превосходит количество живых бактерий. Вычитание количества живых из общего числа клеток дает количество мертвых клеток, которое также значительно превосходит количество живых бактерий. Динамика численности живых клеток, количество которых будучи на порядок меньше общего количества, также имеет волнообразный вид, который не повторяет динамику общей численности клеток, но и не находится с ней в противофазе. При этом колебания и пики максимумов и минимумов мертвых клеток повторяют динамику колебаний общего количества клеток (рис. не приводится). Значительное количественное превосходство мертвых клеток над МАК можно объяснить предположением, что мертвые клетки не сразу разрушаются,

теряя интактность клеточных стенок и электрохимическую функцию мембран, поэтому какое-то время могут окрашиваться FITC и другими общими красителями. Как известно, краситель FITC реагирует с белками клетки, а учитывая физико-химические условия в почве, вполне объективно можно полагать, что клетка, даже потерявшая свой электрохимический потенциал мембраны, умершая, будет сохранять некоторое время свою интактность (Babiuk, Paul, 1970).

Таким образом, в микробиологической практике исследователи при учете бактерий в почве, применяя традиционные, распространенные в микроскопии флуоресцентные красители, выявляют огромное количество бактерий, но большая их часть — это мертвые клетки. Учитывая замечание Г.А. Заварзина, что только в том случае процесс значим и заметен, если микроорганизмов, его осуществляющих, много, и они активны, получается, что биосферные процессы осуществляются всего лишь десятками процентами от общего числа обнаруживаемых при общем учете бактерий, что и подчеркивают другие исследователи с другими методами (Blagodatskaya, Kuzyakov, 2013).

При учете бактерий путем посева суспензий на разнообразные агаризованные среды исследователи получают их количество в виде КОЕ, которое, как правило, на порядок или более ниже общего количества, определяемого микроскопическим учетом. Напрашивается очевидный вывод, что на результаты оценки численности бактерий в почве влияет используемый метод учета. Окрашивание препаратов общими красителями дает завышенные результаты, а учет высевом на среды — существенно заниженные. При этом, проводя единичный, однократный учет, а не в динамике, исследователи могут “попасть” на пик максимума или минимума численности, что существенно увеличивает ошибку. Использование специфических красителей, действие которых происходит через функциональную активность клеток, дает наиболее объективное представление о численности живых клеток, значимых для оценки биосферных процессов, что подчеркивают и другие исследователи (Blagodatskaya, Kuzyakov, 2013).

Определение концентрации растворимого органического вещества и влажности почвы при ежедневном учете численности клеток в образце третьего эксперимента

Основным механизмом волнообразной динамики численности клеток являются периодические циклы отмирания части клеток и возобновление роста живых клеток, в частности, и за счет растворимого органического вещества (РОВ)

отмерших клеток. Было решено исследовать ежедневную динамику концентрации РОВ в почве анализируемого образца. Авторы понимали, что используемый аналитический метод определения концентрации РОВ и предполагаемые величины концентраций РОВ в анализируемых образцах могут создать значительные трудности в интерпретации результатов, если результаты ежедневной динамики концентраций РОВ будут противоречить волнообразной динамике численности клеток. Определение концентрации РОВ в динамике провели только в образцах третьего эксперимента (рис. 3). Как в контрольном образце почвы, так и в почве после подсушивания (опыт) обнаружены впечатляющие колебания концентрации РОВ. По аналогии с анализом результатов учета численности клеток в образцах почвы отметим величины минимума и максимума концентрации РОВ в контроле и опыте анализируемого образца. Минимальная концентрация РОВ в контрольном образце обнаружена на пятый день и равна 315.73 мкг/г.с.п., максимальная концентрации обнаружена на 14 день и равна 1899.11 мкг/г.с.п. В опытном образце минимальная концентрации РОВ обнаружена на 23 день и равнялась 356.71 мкг/г.с.п., максимальная концентрации РОВ обнаружена на 19 день и равнялась 1869.12 мкг/г.с.п. Для подтверждения роли морт-массы бактерий как субстрата для роста живых бактерий были рассчитаны концентрации органического углерода в массе мертвых клеток для контрольного и опытного образцов в точках минимумов и максимумов РОВ. Расчеты показали, что на пятый день динамики концентрация углерода составила 411 мкг/г.с.п., а на 14 день (максимум) — 585 мкг/г.с.п. В опытном образце аналогичные показатели равны: 436 мкг/г.с.п.

(минимум биомассы) и 789 мкг/г.с.п. (максимум биомассы). Таким образом, экспериментальные и расчетные данные не только не противоречат, но показывают наличие значительных колебаний концентрации углерода обуславливающих волнообразную динамику микробных популяций.

Во всех анализируемых образцах ежедневно перед проведением учета численности клеток определяли влажность почвы, т.к. значительное, не контролируемое, изменение влажности почвы может создать серьезные сложности с интерпретацией получаемых результатов численности клеток (рис. не приводятся). Влажность почвы в используемых для учета бактерий образцах колебалась в интервале от 17.5 до 20.5%. С этими данными провели корреляционное сравнение динамики количества живых клеток. Коэффициенты корреляции варьировали от 0.04 до 0.22 в контроле и от 0.12 до 0.16 в опыте при уровне значимостей во всех экспериментах — 0.95. Таким образом, изменение влажности в указанных пределах не может рассматриваться как один из факторов нарушающих воздействий, вызывающих колебательную динамику численности бактерий.

Гармонический анализ экспериментальных данных численности бактерий в препаратах, окрашенных FITC

Для статистической обработки результатов был использован гармонический анализ, который подтвердил достоверность колебаний численности микроорганизмов в почвенных образцах. Важными характеристиками гармонического анализа являются такие параметры, как количество гармоник, амплитуда, фаза и период колебаний, а также F-критерий (Смирнов, 1974;

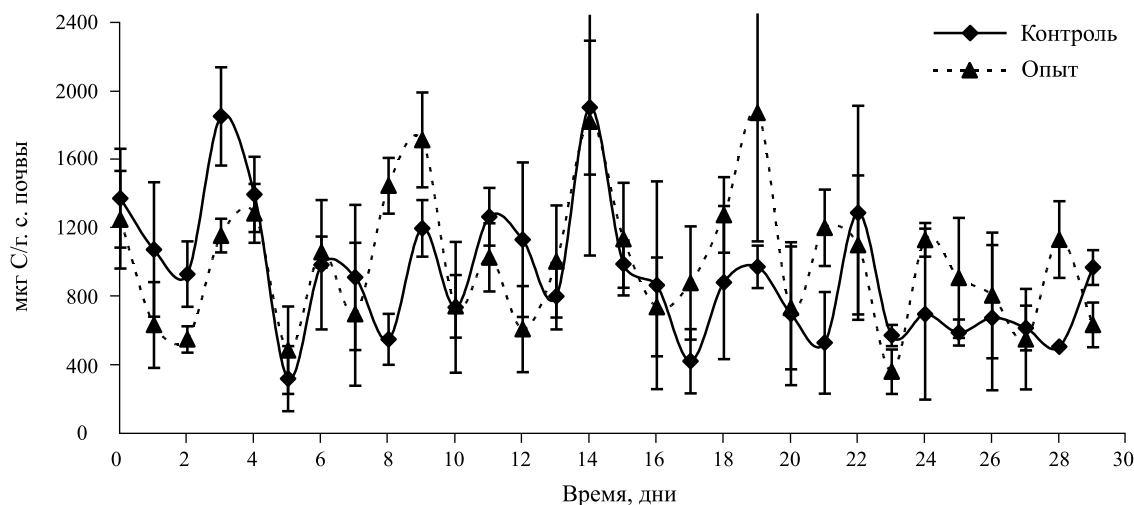


Рис. 3. Динамика РОВ в почве в контроле и опыте в 3-м эксперименте.

Горбенко, Крышев, 1985). Гармонический анализ результатов общего учета клеток в контроле первого эксперимента выявил три гармоники с порядками 1, 2 и 6 и с близкими амплитудами, но значительно отличающимися периодами и фазами осциллирования (рис. 4а; табл. 1). Поскольку гармонический анализ “отбраковывает” (скрывает) все те гармоники, которые не соответствуют заданному уровню критерия значимости, то количество гармоник на графике после гармонического анализа может не совпадать с количеством пиков на кривых динамики до гармонического анализа. Гармонический анализ результатов численности клеток опытного образца первого эксперимента выявил только две гармоники 1-го и 2-го порядков (рис. 5а). При этом первый пик гармоники образован двумя точками, соответствующими 7–8 дням, а второй пик образован тремя точками и выявляется гармоническим анализом на 20–24 дня (табл. 1). Таким образом, гармонический анализ выявил, что нарушающее воздействие в виде подсушивания привело к снижению амплитуд и к некоторому удлинению периода колебаний численности клеток. С точки зрения микробной экологии это указывает на сукцессию в МС почвы со “сменой” доминирующих популяций, хотя визуально, без гармонического анализа, различия в динамиках численности клеток в контрольном и опытном образцах не впечатляют (рис. 1).

В результатах контрольного образца почвы второго эксперимента гармонический анализ выявил три значимые гармоники 1-го, 4-го и 7-го

порядков (рис. 4б; табл. 1). Отметим, что гармонический анализ предполагает “поглощение” гармоник более низких порядков гармониками более высоких порядков, и поэтому на рисунках гармоники более низких порядков не отражены. Такое “поглощение” отражается и на периодах колебаний, где период первой гармоники равен 30 дням, период четвертой гармоники равен 7.5 дням, а период седьмой гармоники — 4.29 дня, хотя такие показатели как коэффициент вариации и коэффициент Фишера ($F_{\text{экспер}}$) отличаются только для седьмой гармоники. Гармонический анализ результатов опытного образца почвы второго эксперимента показал только одну гармонику 1-го порядка с периодом 30 дней и значительным коэффициентом вариации (рис. 5б; табл. 1). Отметим, что в динамике численности клеток при анализе второго эксперимента как при общем учете, так и при учете МАК, выявлялись гармоники 1-го порядка.

Гармонический анализ результатов численности клеток контрольного образца третьего эксперимента (рис. 4в; табл. 1) обнаружил две гармоники 4-го и 5-го порядков с периодами 7.5 и 6.0 дней. При этом визуальный анализ показывает, что амплитуда колебания заметно снижается от первого к тридцатому дню наблюдения. Гармонический анализ результатов опытного образца почвы третьего эксперимента выявляет только одну гармонику 3-го порядка с периодом в 10 дней (рис. 5в; табл. 1). Таким образом, воздействие на МС почвы подсушиванием образцов

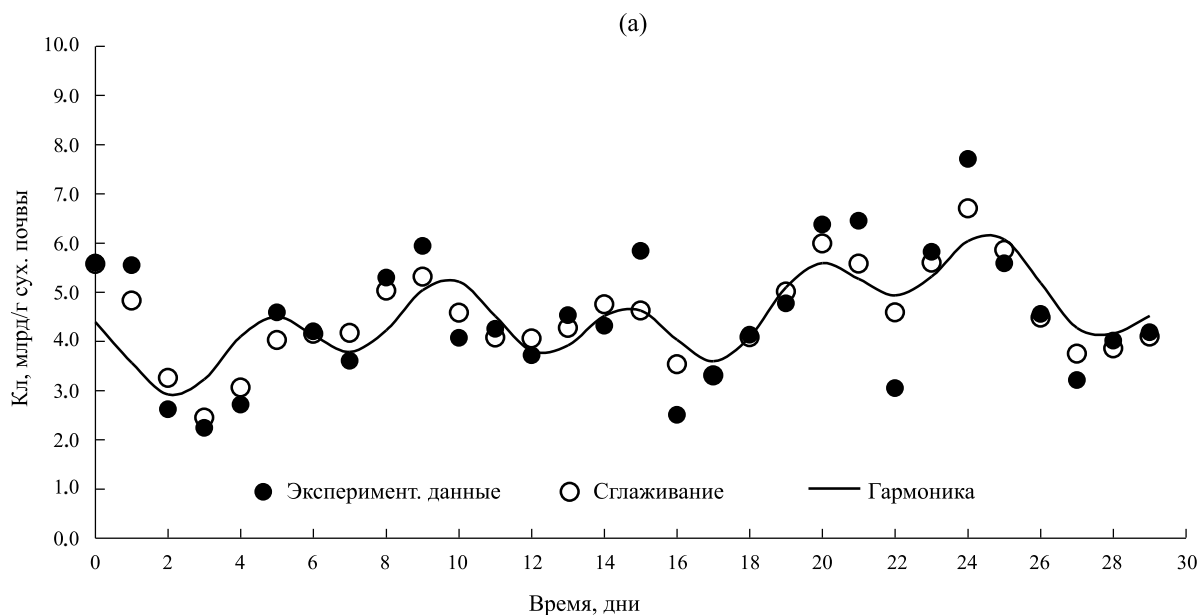


Рис. 4. Гармонический анализ результатов учета общего количества клеток бактерий в почве в контрольном варианте в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

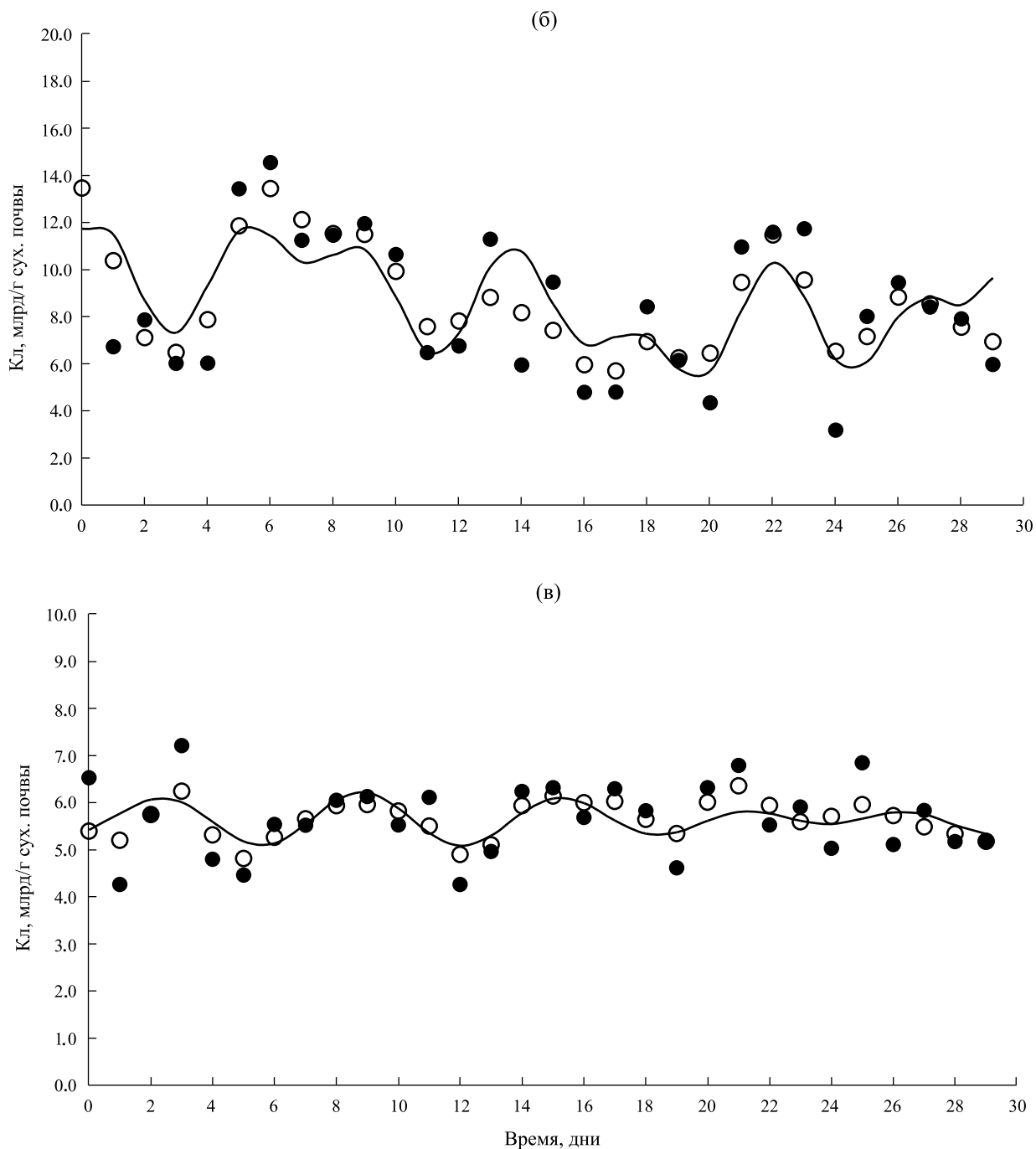


Рис. 4. Гармонический анализ результатов учета общего количества клеток бактерий в почве в контрольном варианте в трех экспериментах ((а), (б) и (в) соответственно).

приводит к некоторому уменьшению количества осцилляций (гармоник), снижению амплитуд осцилляций и к удлинению периодов колебаний, но в то же время — это не приводит к значимому снижению численности клеток бактерий в этих образцах. С точки зрения проявления функциональной активности МС, выражающейся в

скорости роста и численности бактерий в почве, выявленные факты, полученные в результате гармонического анализа, свидетельствуют об изменении доминирующих популяций в бактериальном сообществе, изменении доступности питательного ресурса, а возможно других биотических и абиотических факторов.

Таблица 1. Характеристики гармоник общего числа и числа физиологически активных клеток в почве в трех экспериментах, полученные с помощью анализа Фурье при уровнях значимости в 0.1 и 0.05

Номер экспер.	Характеризуемый объект	№ гармо- ники	Ампли- туда, млрд	Фаза	Пери- од, дни	Час- тота	Коэф. вари- ации, %	F эксп.	F таб 0.1 ур. зн.	Кол-во анализ. точек	F таб 0.05 ур. зн.
1	Клетки_контр_тотал	1	5.76	21.50	30.00	0.03	18.32	2.66	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_тотал	2	6.54	8.82	15.00	0.07	23.65	3.43	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_тотал	6	6.21	-0.30	5.00	0.20	21.34	3.09	2.50	30	—
	Клетки_экспер_тотал	1	7.68	19.40	30.00	0.03	29.96	4.34	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_тотал	2	6.97	7.44	15.00	0.07	24.69	3.58	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	1	0.62	15.45	30.00	0.03	19.60	2.84	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	5	0.62	0.29	6.00	0.17	19.18	2.78	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	7	0.63	0.81	4.29	0.23	20.33	2.95	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_жив	2	0.71	2.17	15.00	0.07	25.81	3.74	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_жив	4	0.60	0.14	7.50	0.13	18.36	2.66	2.50	30	3.30
2	Клетки_контр_тотал	1	15.69	4.87	30.00	0.03	23.75	3.44	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_тотал	4	15.49	-0.57	7.50	0.13	23.14	3.35	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	7	14.09	0.67	4.29	0.23	19.17	2.78	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_тотал	1	17.98	4.29	30.00	0.03	52.60	7.62	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	1	1.81	6.65	30.00	0.03	26.73	3.88	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	3	2.22	2.48	10.00	0.10	40.30	5.84	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_жив	1	2.53	9.53	30.00	0.03	33.10	4.80	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_жив	2	2.24	0.38	15.00	0.07	25.77	3.74	2.50	30	3.30
3	Клетки_контр_тотал	4	2.44	1.29	7.50	0.13	19.17	2.78	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_тотал	5	3.37	2.82	6.00	0.17	36.60	5.30	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_тотал	3	6.37	1.27	10.00	0.10	39.20	5.69	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	2	0.38	2.54	15.00	0.07	36.40	5.28	2.50	30	3.30
	Клетки_контр_жив	3	0.29	3.10	10.00	0.10	21.79	3.16	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_жив	1	0.25	18.12	30.00	0.03	28.13	4.08	2.50	30	3.30
	Клетки_экспер_жив	4	0.32	-1.52	7.50	0.13	45.50	6.60	2.50	30	3.30

*Гармонический анализ экспериментальных
данных учета численности бактерий
в препаратах, окрашенных SFDA*

Гармонический анализ результатов учета численности живых клеток бактерий контрольного образца почвы первого эксперимента (рис. 6а; табл. 1) выявил три гармоники 1-го, 5-го и

7-го порядков с периодами 30.0; 6.0; и 4.29 дней. Параметры анализа МАК в основном совпадают с параметрами гармонического анализа общего учета бактерий в почве первого эксперимента за исключением величин амплитуд колебаний. Значения амплитуд численности при общем учете клеток находится в пределах от 5.76 до 6.54 млрд,

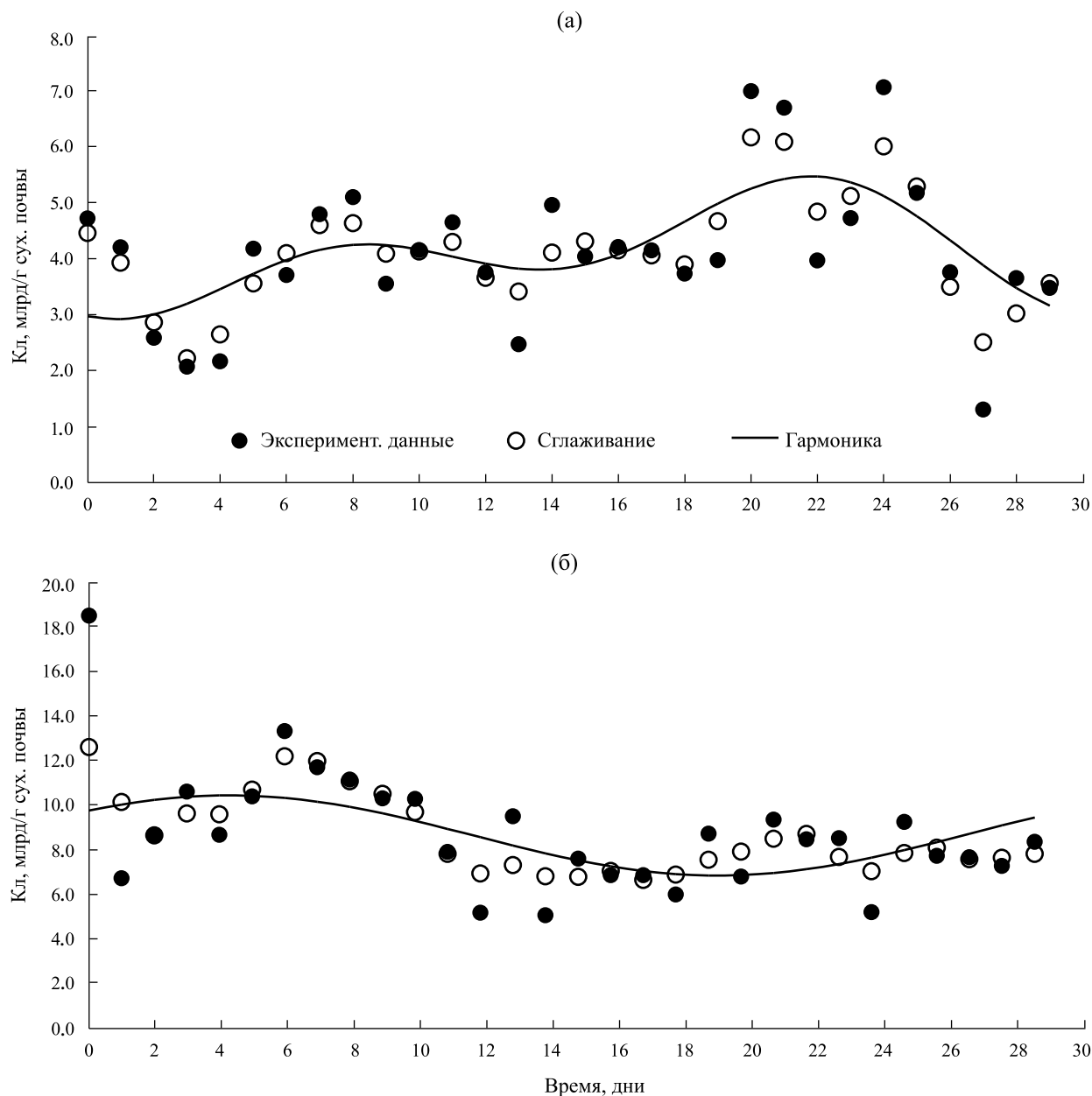


Рис. 5. Гармонический анализ результатов учета общего количества клеток бактерий в почве в опытном варианте в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

а при учете живых клеток значения амплитуд на порядок меньше — от 0.62 до 0.63 млрд, что представляет собой статистическое подтверждение меньшей численности живых клеток. Гармоническим анализом результатов учета численности клеток живых бактерий в опытном образце почвы первого эксперимента (рис. 7а; табл. 1) обнаружены две гармоники — 2-го и 4-го порядков с периодами 15.0 и 7.5 дней. Значения амплитуд численности живых клеток составили 0.60 и 0.71 млрд, тогда как в опытном образце при об-

щем учете — 6.97 и 7.68 млрд, то есть представляет собой статистическое подтверждение меньшей численности живых клеток на порядок.

При гармоническом анализе результатов численности живых бактерий в контрольном образце почвы второго эксперимента обнаружены две гармоники — 1-го и 3-го порядков с периодами 30 и 10 дней соответственно (рис. 6б; табл. 1). Амплитуды гармоник живых клеток в контрольном образце второго эксперимента составляют 1.81 и 2.22 млрд против 14.09 и 15.69 млрд при

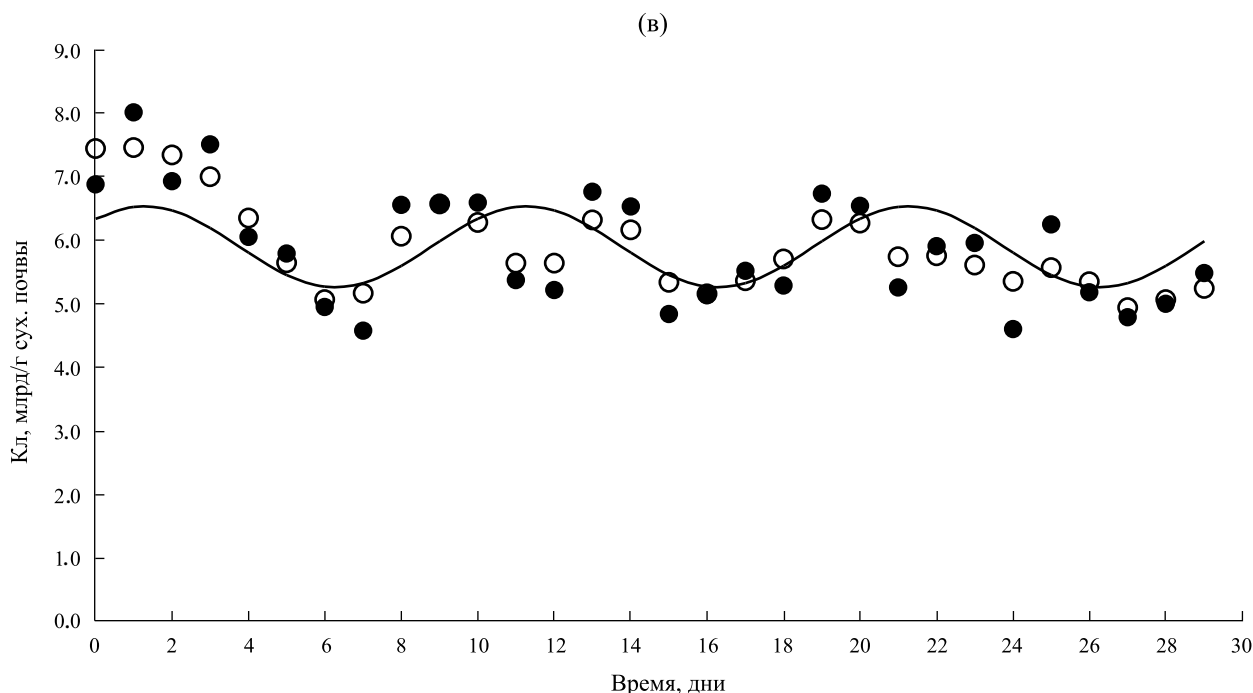


Рис. 5. Гармонический анализ результатов учета общего количества клеток бактерий в почве в опытном варианте в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

учете общего количества. Таким образом, амплитуды гармоник количества живых клеток меньше таковых общего количества не на порядок, а в 7–8 раз. Гармонический анализ результатов учета численности живых клеток бактерий в опытном образце второго эксперимента (рис. 7б; табл. 1) выявил две гармоники 1-го и 2-го порядков с периодами 30 и 15 дней. Амплитуды живых клеток равнялись 2.24 и 2.53 млрд, амплитуда единственной гармоники общего количества клеток составляла 17.98 млрд, то есть в 7–8 раз превышала амплитуды гармоник численности живых клеток, как и в контроле этого эксперимента.

Гармоническим анализом результатов численности живых бактерий в контрольном образце третьего эксперимента (рис. 7в; табл. 1) обнаружено две гармоники 2-го и 3-го порядков с периодами 15 и 10 дней. Амплитуды живых клеток были равны 0.29 и 0.38 млрд, при этом амплитуды гармоник общего количества клеток составляли 2.44 и 3.37 млрд, то есть почти на порядок больше, что также наблюдалось в первом эксперименте. Гармоническим анализом результатов учета живых клеток в опытном образце почвы третьего эксперимента выявлены две гармоники 1-го и 4-го порядков с периодами 30.0 и 7.5 дней (рис. 7в; табл. 1), с амплитудами 0.25 и 0.32 млрд. Амплитуда гармоники общего коли-

чества клеток составляла 6.37 млрд. В этом эксперименте амплитуды гармоник численности живых клеток в 20–25 раз меньше, чем амплитуды гармоник учета общего количества клеток. Таким образом, учет общей численности клеток бактерий выявил значимое превышение их численности — порядок или более над численностью живых бактерий. Гармонический анализ подтвердил закономерность волнообразной динамики изменения численности клеток бактерий в почве как следствие отмирания части микробного сообщества и последующего прироста.

ОБСУЖДЕНИЕ

Чтобы подчеркнуть значимость и важность представленных в настоящей работе результатов, авторы считают необходимым кратко упомянуть и обсудить некоторые свои экспериментальные результаты, полученные и опубликованные ранее (Низовцева и др., 1995; Лаврентьева и др., 2009; Семенов и др., 2013; Эмер и др., 2014; Семенов, Семенова, 2018; Semenov et al., 1999; van Bruggen et al., 2000, 2006, 2008, 2017; Zelenev et al., 2005a, 2005b; van Diepeningen et al., 2005; He et al., 2017; Semenov et al., 2022).

Для объективности, авторы настоящей работы приводят некоторый минимум экспериментальных результатов других авторов, проводив-

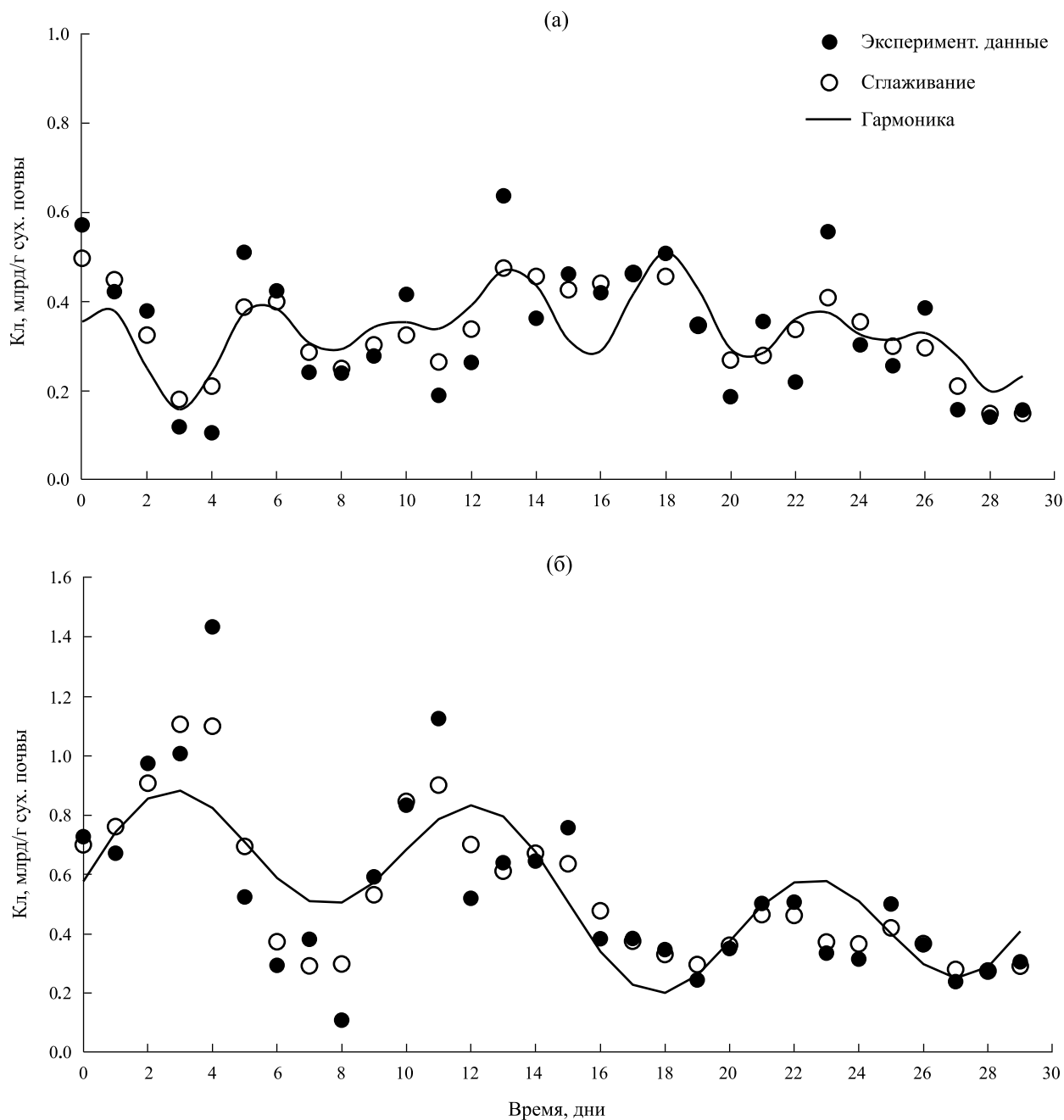


Рис. 6. Гармонический анализ результатов учета количества физиологически активных клеток бактерий в почве в контрольном варианте в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

ших подобные эксперименты много лет назад, в первую очередь под руководством Т.В. Аристовской, и опубликованные в сборнике под ее редакцией (Аристовская, 1974). Этим коллективом проведены широкие исследования численности бактерий в почве и ризосфере путем длительного ежедневного учета общего количества клеток под микроскопом, а некоторые из авторов осу-

ществляли подсчет бактерий также в виде КОЕ. В этих исследованиях убедительно показана осцилляционная динамика численности бактерий в сообществах разных почв. Особенность этих результатов заключается в том, что в некоторых публикациях авторы приводят результаты не только в виде графиков, на которых ярко видна осцилляционная динамика численности

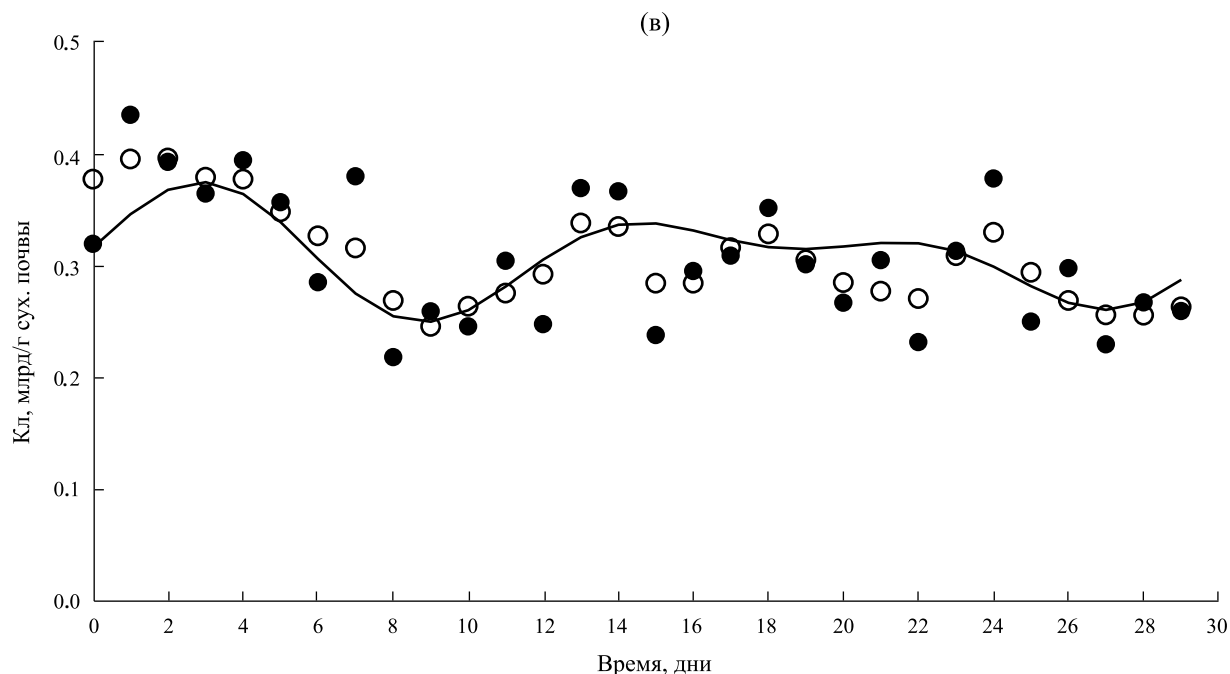


Рис. 6. Гармонический анализ результатов учета количества физиологически активных клеток бактерий в почве в контрольном варианте в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

бактериальных клеток в образцах почв, но и цифровые данные в виде таблиц, что позволяет подвергнуть их дополнительной статистической обработке (Егорова, 1974; Ефремова, 1974; Зыкина, 1974; Шапова, 1974).

Ранее одним из авторов настоящей публикации с коллективом исследователей были изучены связи комплексного естественного нарушающего воздействия на почвенное микробное сообщество и динамика ответной реакции МС при ежедневном учете численности бактерий и некоторых метаболитов МС в этой почве (Zelenov et al., 2005b). Естественным нарушающим воздействием было одноразовое внесение в почву свежесобранной клеверно-травяной смеси как источника органического углерода и азота. Ответную реакцию бактериального сообщества фиксировали путем ежедневного учета общей численности бактерий под микроскопом с использованием разных люминесцентных красителей и численности метаболически активных бактерий (живых) с ежедневным учетом КОЕ, а также отслеживали ежедневную динамику концентраций NO_3 , NH_4 , pH, Rh в почве. Ежедневную динамику концентрации РОВ в этих экспериментах не определяли, потому что в почву со свежесобранной клеверно-травяной смесью было внесено так много органического углерода, что выявлять колебания РОВ из-за отмира-

ния части бактерий доступными методами было бессмысленно. В этих исследованиях всеми методами учета численности бактерий выявили достоверную волнообразную динамику бактерий, подтвержденную гармоническим анализом. Так как учет КОЕ проводили из образцов почвы сразу после внесения в эту почву большего количества свежей клеверно-травяной смеси, численность КОЕ в первую половину месячного эксперимента была даже больше численности, учитываемой под люминесцентным микроскопом с окраской красителем FDA. Численность бактерий, учтенных под люминесцентным микроскопом окраской FITC, была на порядок больше численности КОЕ, а в первую половину месячного эксперимента — даже на два порядка больше, чем численность при окраске препаратов FDA. При этом ежедневное определение концентраций NO_3 , NH_4 , и значений pH, Rh не выявило их волнообразную динамику.

Таким образом, приведенные выдержки результатов из публикаций подтверждают и дополняют представленные в настоящей работе экспериментальные результаты. Первым очень значащим дополнением и подтверждением результатов о том, что большинство бактерий, учитываемых при подсчете общего их количества снеспецифичными красителями, представлено мертвыми клетками. Следующим, не менее значимым

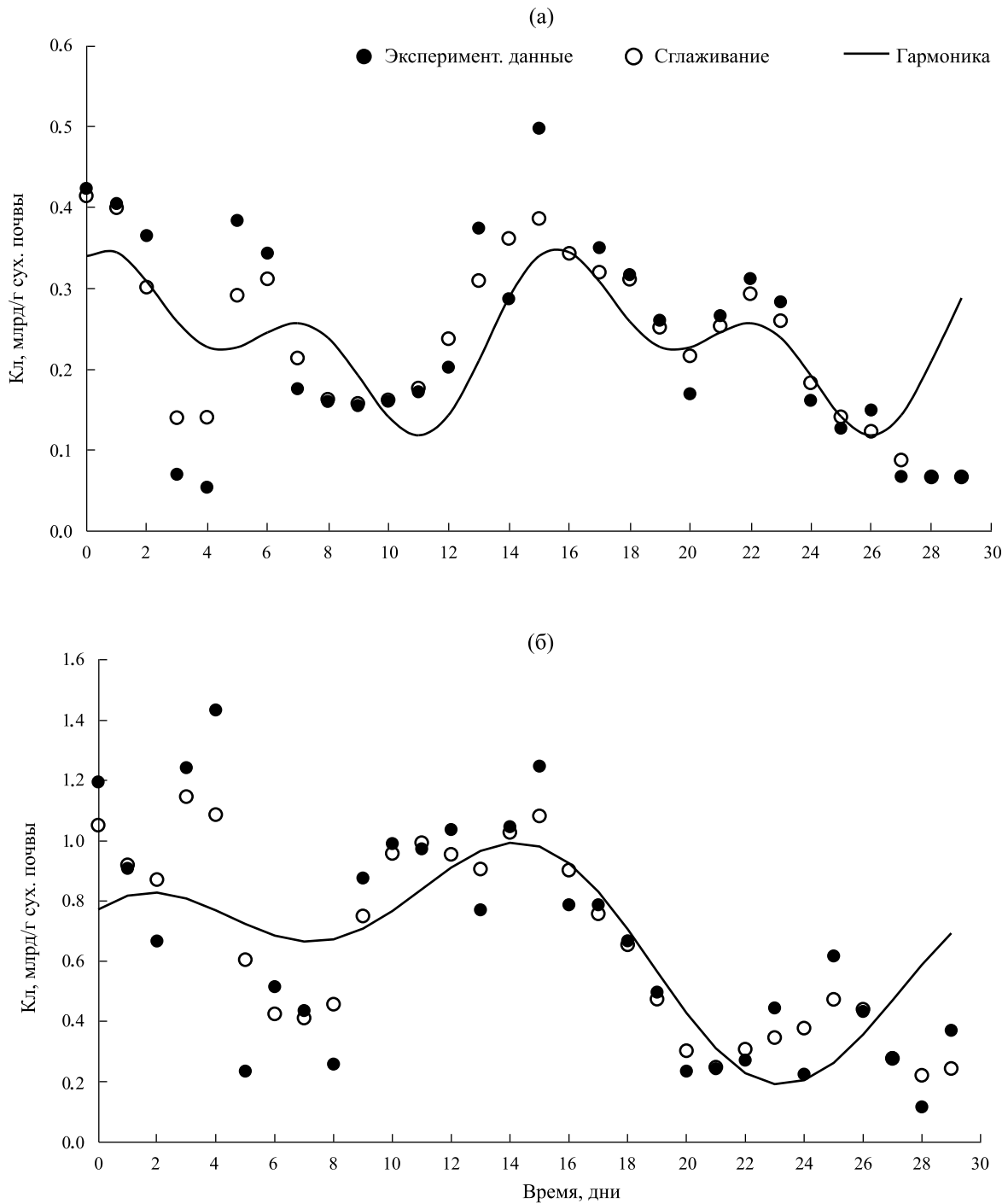


Рис. 7. Гармонический анализ результатов учета количества физиологически активных клеток бактерий в почве в опытном варианте в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

подтверждением того факта, что численность бактерий, выявляемых и учитываемых в почве посевом почвенной суспензии на среду и в условия, которые наиболее соответствуют той среде по составу и условиям культивирования, из которых производится высев бактерий, определяется

в первую очередь состоянием доминирующих бактериальных популяций, их жизнеспособностью и активностью. Состав используемых сред и условия культивирования — это только условия для реализации стратегии активности организма. Как продолжение сказанного уместен вывод,

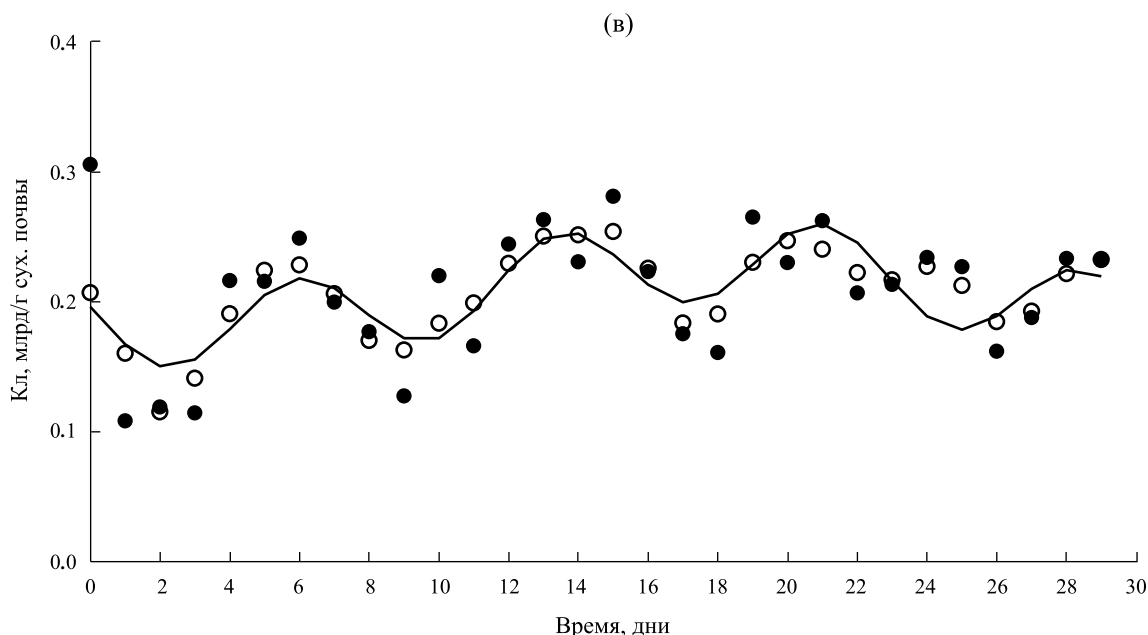


Рис. 7. Гармонический анализ результатов учета количества физиологически активных клеток бактерий в почве в опытном варианте в трех экспериментах (а), (б) и (в) соответственно.

о том, что при учете бактерий в почве высевом суспензий на соответствующие среды можно учесть большинство или все живые клетки, или получить численность, соизмеримую с численностью, получаемую при микроскопическом учете с соответствующими флуоресцентными «витальными» красителями. Эти результаты так же подтверждают, что только живые организмы и непосредственные продукты их метаболизма, которые прямо зависят от жизнедеятельности организмов, проявляют волнообразную динамику (Semenov et al., 2019).

Подтверждающие и дополняющие выводы получены и в других публикациях авторов (Семенов и др., 2013). Авторы проводили ежедневный в течение месяца учет КОЕ бактерий в почвенных суспензиях, приготовленных из образцов почв с участков, которые обрабатывали по технологии биологического или интенсивного земледелия, определяли ежедневную эмиссию CO_2 и ежедневную динамику состава ампликонов, полученных после ПЦР- и ДГГЭ-анализа образцов ДНК, выделенной из образцов почвы (Семенов и др., 2013). Учет КОЕ проводили с использованием дифференцирующих сред для копиотрофов (солевая среда с 2.5 г/л глюкозы и 0.2 энзиматического гидролизата казеина) и олиготрофов (солевая среда содержала в 100 раз меньше глюкозы и энзиматического гидролизата казеина, использовали высокочистый Noble Agar). Учет КОЕ копиотрофов производили через 60 ч инкубации, а олиготрофов — через

14 сут. Численность КОЕ бактерий и динамика эмиссии CO_2 была волнообразной не зависимо от трофической принадлежности бактерий и не зависимо от технологии обработки почв. Достоверность волнообразной динамики КОЕ копиотрофных и олиготрофных бактерий, подтверждена гармоническим анализом. В этом учете численность КОЕ копиотрофов в некоторые сезонные периоды эксперимента варьировало от 1.44×10^7 (КОЕ/г сух. почвы) до 1.19×10^8 , а численность КОЕ олиготрофов — от 5.53×10^7 до 2.81×10^8 (КОЕ/г сух. почвы). Анализ ежедневной динамики ампликонов, полученных после ПЦР- и ДГГЭ-анализа образцов ДНК, выявил волнообразные изменения в структуре МС (Семенов и др., 2013). При этом аналитические показатели ампликонов одинаковым образом изменялись в пределах каждого пика при сравнении динамики ампликонов с динамикой численности КОЕ как копиотрофов, так и олиготрофов. Изменение динамики ампликонов в пределах каждого пика, а не от пика к пику, указывает на циклический характер изменения не только в структуре МС, но и в численности популяций. Отметим, что такое же явление было показано при исследовании динамики ампликонов МС вдоль корня растений пшеницы (van Diepeningen et al., 2005). Осцилляционные изменения в активности и обилии генов во времени наблюдаются в микробных сообществах и других экосистем (Gómez-Brandón et al., 2020). Таким образом, методом посева суспензий из образцов

природных сред на подобранные лабораторные среды можно выявить и учесть количество клеток бактерий, сравнимое с количеством, выявляемым при микроскопическом учете с флуоресцирующими красителями, такими как FDA и SFDA. Подчеркнем, что исследователи, проводившие обзор методов определения и выявления активных микроорганизмов в почве, заключили, что из трех наиболее значимых методов выявления активных микроорганизмов в почве первый метод — это микроскопический учет со специфичными флуоресцирующими красителями, а третий — учет микроорганизмов на средах (Blagodatskaya, Kuzyakov, 2013). Следовательно, критическим моментом при подсчете клеток бактерий в почвенных образцах любыми методами является жизнеспособность микроорганизмов. Если большое количество клеток бактерий в природных средах в момент учета оказываются мертвыми, но еще не дезинтегрированными, то именно они и обеспечивают то большинство, которое выявляется при учете бактерий под микроскопом с неспецифичными красителями.

Дополнительным подтверждением того, что при тотальном учете клеток под микроскопом могут учитываться уже мертвые клетки, являются наши данные, приведенные в статье А.М. Семенова с соавт. (Semenov et al., 2022). В этой публикации приведены данные о длительном (60 сут) ежедневном учете клеток чистой культуры *Pseudomonas fluorescens* 32 *gfp*, меченый способностью синтезировать зеленый флуоресцирующий белок (GFP). Было показано, что при анализе одного и того же отобранного из среды образца культуры, количество клеток, учтенных под микроскопом, было гораздо больше, чем количество клеток с GFP, вырастающих на агаризованной среде в чашках Петри в виде КОЕ. Следовательно, клетки, не способные к росту на среде, вправе назвать мертвыми, а возможность их выявления под микроскопом просто подтверждает, что они еще не дезинтегрированы!

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Темы и вопросы о численности бактериальных клеток, прокариотических клеток в природе и в первую очередь в почвенной экосистеме, их жизнеспособности, количестве истинно живых, но не размножающихся (не растущих, переживающих) клеток бактерий, соотношении живых, переживающих и мертвых клеток, о методах учета клеток бактерий в природных образцах и методах распознавания живых, переживающих и мертвых клеток, — давние и далеко не закрытые темы для исследований в микробиологии (Blagodatskaya, Kuzyakov, 2013).

Важность этих тем очевидна и не требует обоснований и убеждений в их актуальности. Представленными результатами авторы, конечно, не в состоянии осветить все темы и ответить на все вышеперечисленные вопросы, однако полагают, что приведенные результаты убедительно объясняют часть из них.

Первое, в почвенной экосистеме при микроскопическом учете с неспецифичными красителями выявляемое высокое множество бактерий представлено в основном не живыми клетками. Наши результаты и литературные данные демонстрируют, что численность метаболически активных, живых клеток, как минимум, на порядок меньше общей численности бактериальных клеток при тотальном их учете под микроскопом. Такое явление объясняется тем, что бактериальные клетки при отмирании не мгновенно лизируются и дезинтегрируются, а используемые красители какое-то время “удерживаются” структурами полимеров клетки, что и обеспечивает их множество. С.Н. Виноградский сто лет назад, проводя учет клеток бактерий в почвенных образцах, не мог знать, что обнаруженная им колоссальная численность бактерий представлена в основном не живыми клетками, но его открытие дало мощный стимул для изучения количества и многообразия микроорганизмов в природе и для развития методов познания микромиира.

Отметим, что известные в микробиологии явления, такие как VBNC (viable but not cultured cells), клетки-персисторы и явление персистенции, имеют место быть. Однако распространить эти явления, обнаруженные в чистых культурах в лабораторных условиях, на все природные популяции прокариот, а тем более на все микробные сообщества и применять эти явления для объяснения существенного превышения количества клеток при тотальном учете бактерий в почве с неспецифичными красителями и, тем самым, по существу перевести все учтенные таким способом клетки в разряд жизнеспособных на текущий временной период не логично и не правомерно. При распространении явлений некультивируемости и персистенции на все результаты, полученные с использованием специфичных красителей, такие результаты придется признавать недействительными, а также признать отсутствие методов, которые бы помогли различать мертвые бактериальные клетки в природных субстратах. Распространение выше упомянутых явлений на оценку всего множества бактерий в природе приводит к признанию всего этого множества жизнеспособным и, тем самым, дезавуирует экологические понятия о пуле организмов и о размере экониши и др., а также

к признанию не существующей волнообразную динамику микроорганизмов, которая зиждется на циклическом отмирании и росте оставшихся живых клеток за счет биомассы в первую очередь отмерших клеток и др. (Гендугов и др., 2011; Эль Регистан и др., 2022; Blazewicz et al., 2020).

Следующей достаточно важной темой, обсуждаемой в этой работе, является эффект меньшего количества бактерий, выявляемый при посевах почвенных суспензий на агаризованные среды и учитываемый в виде КОЕ, по сравнению с количеством бактерий, выявляемым при учете бактерий из тех же образцов при окрашивании суспензий общими красителями. Это объяснено тем, что большинство бактериальных клеток, наблюдаемых под микроскопом в препаратах из почвенных суспензий, являются не жизнеспособными, а просто мертвыми. В работе приведены примеры и ссылки на результаты о сравнимой численности клеток бактерий, выявляемой при микроскопическом учете с использованием специфичных красителей и в виде КОЕ, когда высев производится на среды, обогащенные разнообразными субстратами или когда посев производился на среды, которые по составу и условиям соответствуют физиологическому состоянию высеваемого сообщества бактерий. В работе приведены не только ссылки на публикации, но и выдержки из результатов публикаций. Нередко цитируемая специалистами обзорная публикация Стейли и Канопка (1985) (Staley, Kanopka, 1985) инициировала разработку методов определения численности и микроразнообразия. Однако необходимо отметить, что предположение авторов о выявлении на средах лишь 1% от всего многообразия микроорганизмов было сделано на основании наблюдений и данных, полученных при использовании традиционных по составу копитрофных лабораторных сред, а учение об олиготрофах и о значительном превышении количества олиготрофов над копитрофами ко времени написания и опубликования этого обзора еще не сформировалось (Poindexter, 1981; Semenov, 1991; Zelenev et al., 2005a).

Отметим еще раз центральную тему настоящей работы — это объективность явления волнообразной динамики бактерий в популяциях и сообществах микроорганизмов. Волнообразная динамика имеет место быть и при микроскопическом учете всех микроорганизмов или только живых при подсчете клеток в виде КОЕ в почвенных образцах и чистых культурах, и при определении некоторых физиологических функций микроорганизмов: N_2 -фиксации, целлюлозолитической активности, а самое главное — дыхания в сообществах микроорганизмов, что позволило обосновать, разработать и предложить

для практического использования метод определения здоровья почвы, почвенной экосистемы (Семенов, Семенова, 2018).

Наши экспериментальные результаты с прогреванием почвенных образцов убеждают, что внешние нарушающие воздействия на микробные сообщества не являются причиной осцилляций численности и функциональной активности МП и МС. Наши экспериментальные результаты и множество результатов из литературных источников с очевидностью подтверждают волнообразную динамику микроорганизмов как следствие циклов роста и отмирания популяций бактерий и краткосрочной трофической сукцессии в микробных сообществах (Гендугов и др., 2011). Это и подтверждает, и подтверждается концепцией Д.Г. Звягинцева “о превышении количества бактерий над количеством доступного бактериям субстрата в конкретной микронизме и как следствие голодание части популяций и сообществ”. Именно проявлением трофической сукцессии в МС объясняется “разновеликость” по высоте и длительности возникающих пиков в МС. Разная скорость нарастания пиков и высота пиков (то есть численность клеток) являются следствием локального, временного доминирования микроорганизмов разной трофической (экологической) стратегии, и в первую очередь — копитрофов и олиготрофов в МС (Semenov, 1991; Zelenev et al., 2005a), что определяется наличием доступной концентрации и соответствующим качеством субстратов для роста микроорганизмов, как это еще раз подтвердили исследователи (Blagodatskaya, Kuzyakov, 2013; Stone et al., 2023). Объективность явления волнообразной динамики бактерий показана не только численностью клеток МС и их активностью, но и осцилляциями ампликонов, полученных после ПЦР- и ДГГЭ-анализа ДНК, выделенной из образцов почвы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят к.б.н. В.В. Зеленева (Россия) и профессора А.Н.С. van Bruggen (Нидерланды) за сотрудничество.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках Научного проекта Государственного заказа Правительства РФ Московскому государственному университету им. М.В. Ломоносова № 121032300094-7.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристовская Т.В.* О некоторых итогах работ по международной биологической программе в области почвенной микробиологии // Закономерности развития почвенных микроорганизмов / Ред. Т.В. Аристовская. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, Центр. музей почвоведения, 1974. С. 5–14.
- Виноградский С.Н.* Микробиология почвы. Проблемы и методы: пятьдесят лет исследований. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 897 с.
- Гендугов В.М., Глазунов Г.П., Евдокимова М.В.* Макрокинетика роста и отмирания микробов в почве // Микробиология. 2011. Т. 80 (4). С. 1–5.
- Горбенко Ю.А., Крышев И.И.* Статистический анализ динамики морской экосистемы микроорганизмов. Киев: Наукова думка, 1985. 144 с.
- Егорова С.В.* Изучение размеров биомассы бактерий в почвах лесов // Закономерности развития почвенных микроорганизмов / Ред. Т.В. Аристовская. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, Центр. музей почвоведения, 1974. С. 70–76.
- Ефремова Т.Н.* Динамика кратковременных колебаний численности бактерий в некоторых почвах полупустыни // Закономерности развития почвенных микроорганизмов / Ред. Т.В. Аристовская. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, Центр. музей почвоведения, 1974. С. 77–86.
- Звягинцев Д.Г.* Почва и микроорганизмы. М.: МГУ, 1987. 256 с.
- Звягинцев Д. Г., Зайцева В. Е.* Динамика численности почвенных бактерий, учитываемых разными методами // Микробиология. 1979. Т. 48 (5). С. 915–919.
- Зыкина Л.В.* Ежедневная динамика численности бактерий в дерново-подзолистых почвах под луговыми угодьями // Закономерности развития почвенных микроорганизмов / Ред. Т.В. Аристовская. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, Центр. музей почвоведения, 1974. С. 168–177.
- Куприянов А.А., Семенов А.М., ван Бругген А.Х.К.* Перемещение энтеропатогенных и сапротрофных бактерий в цикле экониш: животные—экскременты—почва—растения—животные // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 3. С. 318–323.
- Лаврентьева Е.В., Семенов А.М., Зеленов В.В. и др.* Ежедневная динамика целлюлазной активности в пахотной почве в зависимости от обработки // Почвоведение. 2009. № 8. С. 952–961.
- Лимарь Т.Е., Полянская Л.М., Кожевин П.А., Звягинцев Д.Г.* Приемы повышения численности клубеньковых бактерий в почве // Микробиология. 1984. Т. 53 (5). С. 830–832.
- Низовцева Д.В., Семенов А.М., Паников Н.С.* Влияние влажности на целлюлазную активность микроорганизмов в верхнем торфе // Микробиология. 1995. Т. 64 (6). С. 827–832.
- Самцевич С.А.* О сезонности и периодичности развития микроорганизмов в почве // Микробиология. 1955. Т. 24 (5). С. 615–625.
- Семенов А.М.* Трофическое группирование и динамика развития микробных сообществ в почве и ризосфере: Дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ имени М.В. Ломоносова, 2005. 68 с.
- Семенов А.М., Джукич Д.А.* Микробные сообщества в почвообразовательных процессах и здоровье почвы // Эволюция биосферы с древнейших времен до наших дней. Сер. “Геобиологические системы в прошлом”. М.: ПИН РАН, 2019. С. 171–189.
- Семенов В.М., Козут Б.М.* Почвенное органическое вещество. М.: ГЕНОС, 2015. 233 с.
- Семенов А.М., Семенова Е.В.* Почва как биологическая система и ее новая категория — здоровье // Успехи соврем. биол. 2018. Т. 138 (2). С. 115–125.
- Семенов А.М., Шаталов А.А.* Флуоресцентно-микроскопические методы учета микроорганизмов в экологических исследованиях. Метод. пособие. М.: МАКС Пресс, 2003. 24 с.
- Семенов А.М., Бубнов И.А., Семенов В.М. др.,* Ежедневная динамика численности бактерий и эмиссии CO₂ почвы и связь их волнообразных колебаний с сукцессией микробного сообщества // Почвоведение. 2013. № 8. С. 963–979.
- Семенов А.М., Шаталов А.А., Семенова Е.В.* О периодических колебаниях численности клеток микроорганизмов в природе и в чистой культуре; к третьему закону популяционной экологии в микробиологии // Успехи соврем. биол. 2022. Т. 142 (6). С. 591–602. [Seменов A.M., Shatalov A.A., Semenova E.V. About periodic oscillations of the microorganisms cells number in nature and in pure culture: to the third law of population ecology in microbiology // Biol. Bull. Rev. 2022. V. 12 (2). P. 151–161.]
- Смирнов В.И.* Курс высшей математики. Т. 2. М.: Наука, 1974. 655 с.
- Сомова Л.М., Андрюков Б.Г., Ляпун И.Н.* Гетероморфизм клеточной персистенции возбудителей сапронозов в различных условиях среды обитания // Журн. микробиол. эпидемиол. иммунол. 2020. Т. 97 (1). С. 62–71.
- Чернов Т.И., Железова А.Д.* Динамика микробных сообществ почвы в различных диапазонах времени (обзор) // Почвоведение. 2020. № 5. С. 590–600.
- Шапова Л.Н.,* Ежедневная динамика численности микроорганизмов в некоторых почвах приморья // Закономерности развития почвенных микроорганизмов / Ред. Т.В. Аристовская. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, Центр. музей почвоведения // 1974. С. 126–136.
- Эль-Регистан Г.И., Лойко Н.Г., Николаев Ю.А.* Выживание стареющих микробных популяций при летальных воздействиях // Микробиология. 2022. Т. 91 (6). С. 708–719.
- Эмер Н.Р., Семенов А.М., Зеленов В.В. и др.* Ежесуточная динамика численности и активности азотфиксиру-

- ющих бактерий на участках залежной и интенсивно возделываемой почвы // Почвоведение. 2014. № 8. С. 963–970.
- Юришенас Д.А., Каширская Н.Н. Обзор основных таксономических групп микроорганизмов в почвах зонального ряда по данным метагеномного анализа и флуоресцентной гибридизации *in situ* // Успехи соврем. биол. 2022. Т. 142 (6). С. 578–590.
- Babiuk L.A., Paul E.A. The use of fluorescein isothiocyanate in the determination of the bacterial biomass of the grassland soil // Can. J. Microbiol. 1970. V. 16. P. 57–62.
- Blagodatskaya E., Kuzyakov Y. Active microorganisms in soil: critical review of estimation criteria and approaches // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 67. P. 192–211.
- Blazewicz S.J., Hungate B.A., Koch B.J. et al. Taxon-specific microbial growth and mortality patterns reveal distinct temporal population responses to rewetting in a California grassland soil // ISME J. 2020. V. 14 (6). P. 1520–1532.
<https://doi.org/10.1038/s41396-020-0617-3>
- Gómez-Brandón M., Aira M., Santana N., Pérez-Losada M. et al. Temporal dynamics of bacterial communities in a pilot-scale vermireactor fed with distilled grape marc // Microorganisms. 2020. V. 8. P. 1–19.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8050642>
- Haugland R.P. Handbook of fluorescent probes and research chemicals. Sixth ed. Eugene, OR, USA: Molecular Probes Inc., 1996. 679 p.
- He M., Ma W., Zelenov V.V. et al. Short-term dynamics of greenhouse gas emissions and cultivable bacterial populations in response to induced and natural disturbances in organically and conventionally managed soils // Appl. Soil Ecol. 2017. V. 119. P. 294–306.
- Holt J.G., Krieg N.R., Sneath P.H.A. et al. Bergey's manual of determinative bacteriology. Ninth ed. Published in 4 volumes. Baltimore, USA: Williams & Wilkins, 1994. P. 786–788.
- Lundgren B. Fluorescein diacetate as a stain of metabolically active bacteria in soil // Oikos. 1981. V. 36. P. 17–22.
- Poindexter J.S. Oligotrophy. Feast and famine existence // Adv. Microbiol. Ecol. 1981. V. 5. P. 63–89.
- Semenov A.M. Physiological bases of oligotrophy of microorganisms and concept of microbial community // Microb. Ecol. 1991. V. 22. P. 239–247.
- Semenov A.M., Đukić D.A. The role of microbial communities in soil formation and soil ecosystem health // Paleontol. J. 2020. V. 54 (8). P. 35–44.
- Semenov, A.M., van Bruggen, A.H.C., Zelenov, V.V. Moving waves of bacterial populations and total organic carbon along roots of wheat // Microb. Ecol. 1999. V. 37. P. 116–128.
- Semenov A.M., Khvatov I.L., Olenin A.V. Determination of the number of ammonification bacteria and activity of the ammonification process in soils and their relevance for the development of the soil health parameter // Curr. Invest. Agricult. Curr. Res. 2019. V. 6 (2). P. 715–722.
- Stone B.W.G., Dijkstra P., Finley B.K. et al. Life history strategies among soil bacteria – dichotomy for few, continuum for many // ISME J. 2023. P. 1–9.
<https://doi.org/10.1038/s41396-022-01354-0>
- Staley J.T., Kanopka A.K. Measurement of *in situ* activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. Literature review // Ann. Rev. Microbiol. 1985. V. 39 (1). P. 321–346.
- Stevens T.O. Optimization of media for enumeration and isolation of aerobic heterotrophic bacteria from the deep terrestrial subsurface // J. Microbiol. Methods. 1995. V. 21. P. 293–303.
- Tsuji T., Kawasaki Y., Takeshima S., Sekiya T. et al. A new fluorescence staining assay for visualizing of living microorganisms in soil // Appl. Environ. Microbiol. 1995. V. 61. P. 3415–342.
- Trolldenier G. The use fluorescence microscopy for counting soil microorganisms // Modern methods in the study of microbial ecology / Proc. symposium held at the Agriculture college, Uppsala, Sweden, June 19–23, 1972. P. 53–59.
- Ushakova N.A., Abramov V.M., Khlebnikov V.S. et al. Properties of the probiotic strain *Lactobacillus plantarum* 8-RA-3 grown in a biofilm by solid substrate cultivation method // Prob. Antimicrob. Prot. 2012. V. 4 (3). P. 180–186.
- van Bruggen A.H.C., Semenov A.M. Relation between oligotrophic and copiotrophic bacterial colonies on agar plates and direct microscopic counts during initial stages of cover crop decomposition in soil // Ninth int. symposium on microbial ecol. collection of abstracts. The Netherlands, 2001. P. 126–126.
- van Bruggen A.H.C., Semenov A.M., Zelenov V.V. Wave-like distributions of microbial populations along an artificial root moving through soil // Microb. Ecol. 2000. V. 40. P. 250–259.
- van Bruggen A.H.C., Semenov A.M., van Diepeningen A.D. et al. Relation between soil health, wavelike fluctuations in microbial populations, and soil borne plant disease management // Eur. J. Plant Pathol. 2006. V. 115. P. 105–122.
- van Bruggen A.H.C., Semenov A.M., Zelenov V.V. et al. Wave-like distribution patterns of *gfp*-marked *Pseudomonas fluorescens* along roots of wheat plants grown in two soils // Microb. Ecol. // 2008. V. 55 (3). P. 466–475.
- van Bruggen A.H.C., He M., Zelenov V.V. et al. Relationships between greenhouse gas emissions and cultivable bacterial populations in conventional, organic and long-term grass plots as affected by environmental variables and disturbances // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 114. P. 145–159.
- van Diepeningen A.D., de Vos O.J., Zelenov V.V. et al. DGGE fragments oscillate with or counter to fluctuations in cultivable bacteria along wheat roots // Microb. Ecol. 2005. V. 50 (4). P. 506–517.
- Zelenov V.V., van Bruggen A.H.C., Semenov A.M. Modelling wave-like dynamics of oligotrophic and copiotrophic bacteria along wheat roots in response to nutrient input from a growing root tip // Ecol. Modell. 2005a. V. 188 (2–4). P. 404–417.
- Zelenov V.V., van Bruggen A.H.C., Semenov A.M. Short-term wavelike dynamics of bacterial populations in response to nutrient input from fresh plant residues // Microb. Ecol. 2005b. V. 49. P. 83–93.

Microscopic Counting of the Total Number of Bacteria and Metabolically Active Bacteria in Soil Samples: Their Relationship and Oscillative Dynamics of Number

A. M. Semenov^{a,*}, A. A. Shatalov^b, E. V. Semenova^a

^aLomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Microbiology, Moscow, Russia

^bGroundwork BioAG, Mazor, Israel

**e-mail: amsemenov@list.ru*

Experimental results of daily counting under a microscope for 30 days of prokaryotic cells in preparations from soil samples when stained with different specific dyes and literary results on daily counting of bacteria in soil using different methods are presented. The FITC dye, which stains the entire set of bacterial cells, revealed a wave-like dynamics of cell numbers with different numbers of oscillations in the form of peaks in all experiments. Using the SFDA dye, which detects only living, metabolically active cells, wave-like dynamics were also revealed, but their oscillating number was significantly less. The reliability of oscillations and differences in cell numbers when using different dyes were confirmed statistically and by harmonic analysis. The wave-like dynamics of living, metabolically active cells is a consequence of the cycles of growth and death of bacterial cells and short-term trophic succession in the microbial community. External disturbing influences did not affect the manifestation of wave-like population dynamics, both in the population of living cells and in the total number of cells. The phenomenon of wave-like dynamics of non-living bacterial cells and their numerical superiority is explained by the fact that cells, losing viability, lyse and disintegrate not immediately after dying, but with some delay in time. This leads to the accumulation and permanent superiority of the pool of dead cells when microscopically counting the total number of bacteria in the soil and explains the discrepancy in bacterial numbers between different counting methods. The presented experimental and literary material will serve as a substantiation for microbiologists and biotechnologists of the need to control the dynamics of the numbers of introduced populations and communities of microorganisms into the natural environment, as well as a source of knowledge for the successful management of natural microbial communities.

Keywords: bacteria, numbers, soil, fluorescent dyes, living cells, dead cells, dynamics, oscillations, fluctuations