



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



СОДЕРЖАНИЕ

Том 85, номер 1, 2024

(воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Поведенческие функции октопамина у взрослых насекомых в стрессогенных условиях <i>М. И. Межерицкий, Д. Д. Воронцов, В. Е. Дьяконова, И. С. Захаров</i>	3
Сравнение молекулярно-генетических механизмов ответа на тепловой и холодовой стрессы у <i>Drosophila melanogaster</i> <i>Д. С. Неизвестный, Е. Ю. Яковлева</i>	17
Выбор местообитаний лесными совами: роль структуры лесной растительности, кормовой базы и межвидовых взаимодействий <i>А. В. Шариков, Е. В. Тихонова</i>	31
Клеточная полиплоидия. Миокард. Печень. Онтогенез и регенерация <i>В. Я. Бродский, Б. Н. Кудрявцев, Н. Н. Безбородкина</i>	47
Сукцессии: различие и сходство общеэкологических и гидробиологических представлений <i>Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко</i>	62

CONTENTS

Vol. 85, No. 1, 2024

(Indexed in “Current Contents”)

Behavioral functions of octopamine in adult insects under stressful conditions <i>M. I. Mezheritskiy, D. D. Vorontsov, V. E. Dyakonova, I. S. Zakharov</i>	3
Molecular genetic mechanisms underlying the response to heat and cold stress in <i>Drosophila melanogaster</i> <i>D. S. Neizvestny, E. Y. Yakovleva</i>	17
Habitat selection in forest owls: The roles of vegetation structure, prey density and competitors <i>A. V. Sharikov, E. V. Tichonova</i>	31
Cell polyploidy. Cardiac muscle. Liver. Ontogenesis and regeneration <i>V. Ya. Brodsky, B. N. Kudryavtsev, N. N. Bezborodkina</i>	47
Successions: Difference and similarity of general ecological and hydrobiological views <i>G. S. Rozenberg, T. D. Zinchenko</i>	62

УДК 591.1, 612

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ ОКТОПАМИНА У ВЗРОСЛЫХ НАСЕКОМЫХ В СТРЕССОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ

© 2024 г. М. И. Межерицкий*, Д. Д. Воронцов, В. Е. Дьяконова, И. С. Захаров

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

**E-mail: m.mezheritskiy@idbras.ru*

Поступила в редакцию 31.05.2023 г.

После доработки 14.09.2023 г.

Принята к публикации 16.11.2023 г.

Октопамин (ОА) выполняет в организме насекомых функции нейромедиатора, нейромодулятора и нейрогормона. Октопаминергические нейроны обнаружены в нервной системе всех исследованных видов насекомых. ОА действует на нервные, мышечные, железистые и жировые клетки через рецепторы, сопряженные с G-белками, подготавливая и обеспечивая активные действия. Концентрация октопамина в гемолимфе повышается в ответ на широкий спектр стрессогенных факторов, от инфекции до физической нагрузки, что согласуется с известным представлением об ОА как о “гормоне стресса” у насекомых. Однако уже более 10 лет отсутствуют обобщающие работы, посвященные модулирующей роли октопамина в связи с разными видами сложного поведения насекомых, в том числе в стрессогенных условиях. На основе литературных данных показано, как активность октопаминергической системы связана с адаптацией к физической нагрузке, модуляцией агрессивного поведения в ситуации внутривидового конфликта, избежательного поведения при встрече с хищником, пищевого и поискового поведения в условиях голода. Сделан вывод о том, что октопамин на разных уровнях (от модуляции работы нейронных ансамблей и рецепторов до энергетического обмена) участвует в обеспечении адаптивных ответов насекомых на широкий спектр стрессогенных ситуаций.

DOI: 10.31857/S0044459624010015, EDN: wgxkhy

Октопамин (octopamine, ОА) был синтезирован еще в начале XX в. и охарактеризован как симпатомиметик (Barger, Dale, 1910). Как биогенное вещество впервые обнаружен известным итальянским фармакологом и физиологом Виттарио Эрспамером (1909–1999) в конце 1940-х гг. в задних слюнных железах осьминога *Octopus vulgaris*, откуда и возникло его название (Erspamer, 1952). К 1972 г. показано наличие ОА в разных органах и тканях млекопитающих, в том числе в мозге (Molinoff, Axelrod, 1972; Williams, Couch, 1978). Поначалу ОА, обнаруженный в нервной системе, рассматривался как “метаболическая ошибка”, затем как вещество, выполняющее роль гормона у ракообразных, и, наконец, как один из основных моноаминовых нейромедиаторов, модуляторов и нейрогормонов у насекомых (Evans, 1978).

У млекопитающих количество ОА в тканях и его функциональная значимость сильно уступает насекомым и другим беспозвоночным (David, Coulon, 1985). Вместе со своим метаболическим

предшественником тирамином, а также триптамином и β-фенилэтиламином, у млекопитающих ОА относят к группе так называемых следовых аминов (trace amines). Его функциональная роль как в ЦНС, так и на периферии в достаточной степени не прояснена. Следовые амины млекопитающих имеют свои рецепторы (trace amine-associated receptors, TAARs), через которые они модулируют работу дофаминергической, серотонинергической и глутаматергической систем мозга. В этой связи TAARs рассматриваются как потенциальные фармакологические мишени для лечения и коррекции ряда психических и неврологических расстройств (Berry et al., 2017; Gainetdinov et al., 2018; Жуков, Виноградова, 2020). Октопамин, вероятно, является котрансмиттером в местах выброса норадреналина (Axelrod, Saavedra, 1977; Evans, 1978), однако его количество и степень связывания с адренорецепторами существенно меньше, чем у норадреналина (Axelrod, Saavedra, 1977; Stohs, 2015). На периферии, действуя через β3-адренорецепторы белых жировых клеток адипоцитов, ОА стимулирует липолиз

у крыс, хомяков и собак, но не у морских свинок и людей (Stohs et al., 2020).

Октопаминергическая система насекомых, включая тирамин, считается функциональным аналогом адренергической системы позвоночных животных (Adamo et al., 1995; Roeder, 2005). Химическая структура молекулы норадреналина отличается от ОА наличием одной гидроксильной (–ОН) группы у третьего атома углерода бензольного кольца. Наблюдается сходство влияния ОА и норадреналина на различные физиологические процессы, такие как высвобождение энергетических ресурсов организма для обеспечения реакции “бей или беги” в стрессогенных ситуациях (Roeder, 2005).

У насекомых действие ОА характеризуется высокой плеiotропностью, об этом свидетельствует его участие в модуляции большого количества разных форм поведения и физиологических функций, от циркадных ритмов до полета (Roeder, 2020). Выполняя роль гормона, нейромодулятора и нейромедиатора, ОА действует на рецепторы локально в месте его высвобождения в синаптических структурах, объемно — через варикозные образования, эндокринно — высвобождаясь в гемолимфу, и вызывает как прямые возбуждающие, так и модулирующие эффекты (Orchard, 1982; Spörhase-Eichmann et al., 1992; Kaatz et al., 1994; Stevenson, Spörhase-Eichmann, 1995; Antemann et al., 2018).

Дальнейшая экспериментальная работа, а также теоретическое осмысление и прояснение функций ОА необходимы для целостного понимания физиологии и поведения насекомых. Единственная обзорная работа на русском языке “Поведенческие функции серотонина и октопамина: некоторые парадоксы сравнительной физиологии” была опубликована В.Е. Дьяконовой 16 лет назад (Дьяконова, 2007). На сегодняшний день накопилось большое количество данных, демонстрирующих связь между активностью октопаминергической системы и разными видами поведения, часто в контексте угрозы. Бросается в глаза недостаток обобщающих работ на эту тему. Здесь мы обсудим роль октопаминергической системы в связи с поведением насекомых при воздействии разного рода стрессоров, таких как физическая нагрузка, голод, агрессивное взаимодействие с конспецификами и реакция на опасность в лице хищников.

БИОСИНТЕЗ И ДЕГРАДАЦИЯ

Октопамин — это фенилэтиламин с гидроксильной группой (–ОН), расположенной в пара (p-), мета (m-) или орто (o-) положении фенольного кольца. Предполагается, что (–)-энантиомер

p-октопамина — один из самых распространенных и активных изомеров у насекомых (Fagooghi, 2012; Stohs, 2015). Основные пути биосинтеза ОА и его превращений достаточно хорошо изучены. Синтез ОА происходит из аминокислоты L-тирозина, полученной с пищей, или вследствие гидроксирования незаменимой аминокислоты фенилаланина. На первом этапе тирозин под действием фермента тирозиндекарбоксилазы (TDC) декарбоксилируется до тирамина, который обладает собственной высокой активностью в нервной системе насекомых, играя роль полноценного нейромедиатора и модулятора (Lange, 2009; Kononenko et al., 2009). У мухи *Drosophila melanogaster* обнаружены два гена фермента тирозиндекарбоксилазы, один из которых (*Tdc2*) экспрессируется в нервной системе, а другой (*Tdc1*) — в остальных тканях (Cole et al., 2005). Также два гена *Tdc* обнаружены у комара *Anopheles gambiae*. У других беспозвоночных (например, нематод) присутствует только один ген *Tdc*. Предполагается, что у позвоночных животных роль TDC может выполнять декарбоксилаза ароматических L-аминокислот (Juoglio, 1983).

На втором этапе синтеза фермент тирозин-β-гидроксилаза (Tβh) гидроксилирует тирамин по β-углероду боковой цепи с образованием октопамина. Мутантные мухи *D. melanogaster* с недостатком ферментов Tβh или нейрональной TDC, имеющие не детектируемое количество октопамина, выживают, однако проявляют ряд физиологических нарушений, которые отражаются на репродуктивных функциях самок (Monastirioti et al., 1996; Cole et al., 2005).

По-видимому, тирамин, а следовательно, и ОА могут синтезироваться из дофамина, но роль и значимость этого пути синтеза ОА в живых организмах недостаточно изучена (Walker, Kerkut, 1978; Roeder, 2005). Известно, что ингибирование дофамин-β-гидроксилазы приводило к уменьшению количества октопамина в мозге, сердце и селезенке крыс, а ингибирование тирозин-гидроксилазы приводило к снижению не только уровня норадреналина, но и октопамина. Введение предшественника дофамина L-ДОФА приводило к повышению уровня не только дофамина, но и октопамина как у крыс, так и в нервной ткани саранчи (Brandau, Axelrod, 1972; David et al., 1981; Coulon et al., 1984).

Инактивация моноаминов после экзоцитоза в межклеточное пространство происходит через его обратный захват белками-переносчиками и за счет деградации под действием ферментов. Обратный захват ОА регулируется переносчиками, которые удаляют нейромедиатор из межклеточного пространства, и белками, закачивающими

его обратно в везикулы. У некоторых насекомых, в том числе у таких модельных видов, как плодовая мушка *D. melanogaster* и пчела *Apis mellifera*, не найден специализированный белок-переносчик октопамина (Caveney, Donly, 2002; Donly, Caveney, 2005). Вероятно, у двукрылых и перепончатокрылых отсутствует специальный механизм обратного захвата октопамина. При этом у дрозофилы обнаружен ген (*VMAT*), который кодирует везикулярный транспортер, опосредующий транспорт моноаминов в синаптические и внесинаптические везикулы (Greer et al., 2005).

Основной путь катаболизма моноаминов (включая ОА) у млекопитающих — окислительное дезаминирование ферментом моноаминоксидазой (МАО) и метилирование катехоламинов с помощью катехол-О-метилтрансферазы (СОМТ). У насекомых же этот путь, если вообще присутствует, уступает N-ацетилированию ОА до N-ацетил октопамина и N-метилированию до синефрина (Blenau, 2005).

РЕЦЕПТОРЫ

У насекомых ОА специфически взаимодействует с октопаминовыми рецепторами. Первоначальная классификация рецепторов к ОА была выполнена по большей части с использованием физиологических и радиолигандных методов на нервно-мышечном препарате и ганглиях саранчи (Evans, 1981; Roeder, Nathanson, 1993; Evans, Robb, 1993). Таким образом, в зависимости от расположения в тканях физиологического (например, сокращение мускулатуры) или внутриклеточного ответа были выделены октопаминовые рецепторы первого (ОСТ-1/ОА1) и второго (ОСТ-2/ОА2) типов. Второй тип был поделен на три подтипа (ОСТ-2А, ОСТ-2В, ОСТ-2С или ОА3). Однако последующее более детальное изучение октопаминовых рецепторов разных видов насекомых привело к новой классификации, которая еще находится в процессе формирования (Evans, Maqueira, 2005; Wu et al., 2014; Finetti et al., 2023). В настоящий момент выделяют три основных класса рецепторов ОА: $\alpha 1$ -адреноподобные (Oct $\alpha 1$ -R или ОАМВ у дрозофилы; Han et al., 1998), $\alpha 2$ -адреноподобные (Oct $\alpha 2$ -R, ОА3 по старой классификации) и β -адреноподобные (Oct β -R, ОА2 по старой классификации), которые подразделяются на $\beta 1$ -, $\beta 2$ - и $\beta 3$ -адреноподобные (Oct $\beta 1$ -R, Oct $\beta 2$ -R и Oct $\beta 3$ -R). Помимо этого, существует три вида рецепторов к тирамину (TAR1, TAR2 и TAR3), два из которых чувствительны и к октопамину. С точки зрения аминокислотной последовательности (первичной структуры) и внутриклеточного сигнального пути октопаминовые рецепторы насекомых в целом имеют

сходство с адренорецепторами позвоночных. Все они принадлежат к семейству рецепторов, связанных с G-белком (GPCR). α -адреноподобные (Oct α -Rs) рецепторы проявляют высокое сродство к октопамину и в меньшей степени — к тирамину. Активность Oct $\alpha 1$ -R связана с увеличением внутриклеточной концентрации кальция, а одна из изоформ также увеличивает уровень циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) (Kim et al., 2013). Активность Oct $\alpha 2$ -R связана с увеличением внутриклеточной концентрации кальция, одна из изоформ рецептора также снижает уровень цАМФ (Wu et al., 2014). Ортолог рецептора Oct $\alpha 2$ -R у дрозофилы DmOct $\alpha 2$ -R обладает уникальными свойствами, так как связывает не только молекулы октопамина и тирамина, но и серотонина, что приводит к снижению цАМФ, но не к генерации кальциевого ответа (Qi et al., 2017). Любопытно, что пчелиный рецептор AmOct $\alpha 2$ -R также ингибирует синтез цАМФ, не увеличивая концентрацию Ca²⁺, при этом он не реагирует на серотонин (Blenau et al., 2020). Активация β -адреноподобных рецепторов в ответ на октопамин и в меньшей степени на тирамин приводит к повышению уровня цАМФ. Oct β -Rs подразделяются на несколько подклассов, которые различаются фармакологически (Maqueira et al., 2005; Farooqui, 2012; Tamashiro, Yoshino, 2014).

Паттерны экспрессии рецепторов к ОА в нервной системе насекомых, а также в различных органах не однородны (Pauls et al., 2018; Sujkowski et al., 2020). Рецептор Oct $\alpha 1$ -R впервые был охарактеризован у дрозофилы, а затем и у других видов насекомых (Grohmann et al., 2003; Bischof, Enan, 2004; Ohtani et al., 2006). Первоначально была обнаружена его высокая экспрессия в мозге, в грибовидных телах (mushroom bodies), откуда пошло другое название этого рецептора, ОАМВ (Han et al., 1998). Помимо грибовидных тел мозга, недавние исследования показывают высокую экспрессию Oct $\alpha 1$ -R (ОАМВ) и Oct $\beta 2$ -R в репродуктивных органах, таких как яйцевод и сперматека. В мышцах лапок имеет место экспрессия всех видов октопаминовых рецепторов (кроме DmOct $\alpha 2$ -R). В полетной мускулатуре присутствуют Oct $\beta 1$ -R и Oct $\beta 3$ -R, в сердце — ОАМВ и Oct $\beta 1$ -R, а в жировом теле — только Oct $\beta 3$ -R (Sujkowski et al., 2020). В целом, рецепторы к октопамину экспрессируются в разной степени почти во всех органах и тканях (El-Kholy et al., 2015; Qi et al., 2017; Sujkowski et al., 2020).

ФИЗИОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

Нейроны

Анатомическая и функциональная организация мозга сходна у разных видов насекомых, что дает

возможность обобщить данные о расположении октопаминанергических нейронов в центральной нервной системе. У дрозофилы октопаминанергические нейроны, числом 100–150 шт., подразделяются по меньшей мере на 27 типов клеток (Busch et al., 2009). Наиболее изучены у разных видов насекомых два типа: “вентральные непарные медиальные” (ventral unpaired median, VUM) и “дорсальные непарные медиальные” (dorsal unpaired median, DUM) нейроны. VUM/DUM-нейроны по большей части октопамин- и тираминанергические, но также среди них встречаются и ГАМК-ергические (гамма-аминомасляная кислота, ГАМК). Они экспрессируют Oct β 3-Rs, по-видимому, являющиеся ауторецепторами (Pauls et al., 2018). DUM-нейроны обнаружены во всех ганглиях насекомых и были изучены с акцентом на их развитие в онтогенезе и влияние на различные физиологические функции (Bräunig, Pflüger, 2001; Bräunig, Burrows, 2004). Они задействованы в обработке механосенсорной информации, реагируют на акустические или вибрационные стимулы, участвуя в избегательном поведении насекомого (Stevenson, Pflüger, 1992; Stevenson, Spörhase-Eichmann, 1995; Lefebvre et al., 2018). Активность идентифицированных VUM-клеток подглоточного ганглия имеет важное значение для ассоциативного обучения с положительным пищевым подкреплением у пчел, опосредуя связь между индифферентным стимулом (запах) и подкрепляющим стимулом (сахароза) (Hammer, 1997; Швецов, Зачепило, 2012). Так, стимуляция только одного нейрона VUMmx1 или экзогенное введение ОА в грибовидные тела или антеннальные доли имитируют присутствие подкрепляющего стимула (сахарозы) у пчелы (Hammer, Menzel, 1998). У мутантных дрозофил со сниженной экспрессией ОАМВ или T β h нарушается ассоциативное обучение, связанное с обонянием, тогда как активация разных типов октопаминанергических нейронов может имитировать как положительное, так и отрицательное подкрепление (Schwaerzel et al., 2003; Kim et al., 2013; Piadi et al., 2017; Claßen, Scholz, 2018). Все это говорит в пользу большого значения октопаминанергической системы для обучения с подкреплением, по крайней мере с пищевым.

У насекомых октопамин выполняет функции сигнальной молекулы в ганглиях и мозге, октопаминанергические нейроны модулируют сенсорные системы (Bräunig, Burrows, 2004; Suver et al., 2012; Zhukovskaya, Polyakovskiy, 2017; Antemann et al., 2018). На периферии ОА оказывает влияние на мускулатуру по всему телу, на органы, связанные с пищеварением и репродукцией, сердце, жировое тело, прилежащие (corpora allata) и кардиальные

(corpora cardiaca) тела. Обширные периферические сети варикоз и отсутствие синапсов при наличии рецепторов в различных органах свидетельствуют об объемном высвобождении и/или эндокринной функции ОА (Spörhase-Eichmann et al., 1992; Kaatz et al., 1994; Stern et al., 1995; Roeder, 1999; Busch et al., 2009; Verlinden et al., 2010; Pauls et al., 2018).

Стресс

Стресс можно представить как общую скоординированную реакцию организма на воздействия, требующие адаптации.

Стрессогенные стимулы разного характера вызывают относительно неспецифический ответ организма в виде метаболической и поведенческой адаптации к ситуации, что проявляется в улучшении энергоснабжения органов, повышении мышечной работоспособности, улучшении сенсорного восприятия и в виде общей поведенческой возбудимости (Roeder, 2005). Хотя понятие “неспецифичности” стрессового ответа, предложенное Селье (Selye, 1956), многократно подвергалось пересмотру, все же было показано, что повышение в крови концентрации классических стрессовых гормонов / медиаторов адреналина, норадреналина и глюкокортикоидов коррелирует с реакцией животного на широкий спектр ситуаций, таких как болевое раздражение, интенсивная физическая нагрузка, агрессивное поведение, копуляция и т.д. (Mason, 1975; Pacak et al., 1998; Goldstein, Kopin, 2007; Koolhaas et al., 2011; Nageishi, 2015). Понятие стресса в отношении насекомых давно вошло в научный обиход (Еремина, Груntenко, 2017). Насекомые рассматриваются как перспективные модельные объекты для изучения, например, стресс-иммунных взаимодействий (Adamo, 2006, 2017). У насекомых неспецифическим фактором, концентрация которого повышается в ответ на широкий спектр стимулов, является октопамин (Adamo, 2012; Gruntenko et al., 2016; Cinel et al., 2020). Отмечено повышение концентрации ОА в гемолимфе после полета у саранчи, сверчка и таракана (Bailey et al., 1984; Orchard et al., 1993; Adamo et al., 1995). Концентрация ОА в гемолимфе возрастает во время ухаживания и драки у сверчка (Adamo et al., 1995). Физические воздействия, такие как переворачивание в специальном барабане у саранчи, вибрации и погружения в воду у таракана, а также воздействие инсектицидов у таракана и саранчи, приводят к повышению уровня ОА (Davenport, Evans, 1984a; Hirashima, Eto, 1993a, b). При тепловом стрессе у дрозофил, таракана и саранчи уровень ОА повышается (Davenport, Evans, 1984a; Hirashima et al., 2000; Armstrong, Robertson,

2006; Armstrong et al., 2006), при этом у дрозофил с дефицитом тирозин-декарбоксилазы, а следовательно, и ОА снижается выживаемость в условиях теплового стресса (Chentsova et al., 2002). Введение ОА саранче повышает ее устойчивость к холоду и аноксии, тогда как эпинастин, блокатор октопаминовых рецепторов, снимает этот эффект (Srithiphaphirom et al., 2019; Lubawy et al., 2020; Srithiphaphirom, Robertson, 2022). В недавней работе на пчеле было показано, что октопаминергическая передача в летательных мышцах через β -адреноподобные рецепторы необходима для термогенеза, что, в свою очередь, может быть критически важным для выживания при похолодании (Kaya-Zeeb et al., 2022). Отмечено повышение октопамина при встрече с хищником и во время избегательного поведения (Adamo, Baker, 2011; Adamo, McKee, 2017; Cinel et al., 2020), при голоде (Davenport, Evans, 1984b) и заражении патогенами (Adamo, 2010, 2020). По всей видимости, октопаминергическая система активна при любом воздействии, требующем активного ответа организма для преодоления проблемных ситуаций или достижения определенных целей (размножение, отстаивание территории, пищи и т.д.). Другими словами, октопаминергическая система активна всегда, когда требуется мобилизация ресурсов для выживания в изменяющейся среде. Это подтверждается повышением концентрации октопамина в гемолимфе в ответ на все или почти все виды стрессогенных воздействий. Ниже мы рассмотрим некоторые из таких реакций подробнее.

Реакция на хищников и избегательное поведение

Насекомые, которых насчитывается около 5.5 млн видов (Stork et al., 2015), как и другие животные, вынуждены реагировать на множество вызовов и опасностей, происходящих из разнообразных источников. Значительный вклад в это множество вносят хищники (Boonstra, 2013; Clinchy et al., 2013). Адамо с соавт. (Adamo et al., 2013) показали, что первое столкновение с имитацией хищника (механический грызун) меняет поведенческую стратегию сверчка при последующем столкновении с реальным хищником, и что октопамин участвует в реализации этого эффекта. Было показано, что введение ОА симулировало эффект первого контакта с имитацией хищника. При последующем контакте с реальным хищником, ящерицей *Pogona vitticeps*, и сверчки, контактировавшие с имитацией хищника, и сверчки, получившие вместо этого инъекцию ОА, показали увеличение скорости перехода от замирания к активным действиям. Такое изменение поведения приводило к большей

выживаемости сверчков при встрече с ящерицей. Кроме того, после введения ОА сверчки больше времени проводили в безопасном темном укрытии, так же, как и те, кто встретил имитацию хищника.

Связь ОА с уменьшением времени замирания показана и на жуках (Nishi et al., 2010). Таким образом, октопамин способствовал переключению от пассивности к активным действиям в ситуации опасности. Об этом свидетельствуют и другие исследования, в которых показано, что октопамин снижает порог активации избегательных программ на нейрональном и поведенческом уровнях (Gras et al., 1990; Goldstein, Camhi, 1991; Stevenson et al., 2005; Armstrong, Robertson, 2006), потенциально повышая способность насекомого к выживанию в присутствии хищников.

У млекопитающих содержание в неволе или непредсказуемый стресс в естественных условиях, такой как столкновение с хищниками, может служить причиной хронического напряжения, что проявляется в повышенной активности симпатoadrenalовой и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой систем (Romero, 2004; Dickens, Romero, 2013; Fischer, Romero, 2019). Адамо с соавт. (Adamo, Baker, 2011; Adamo, McKee, 2017) проверили, как хронический стресс отражается на нейроэндокринном статусе насекомых. Вопрос был в том, как влияет повторяющееся в течение трех дней появление имитации хищника, производящего вибрационные стимулы, на базальную концентрацию ОА в гемолимфе сверчка (Adamo, Baker, 2011). Результаты свидетельствуют о том, что значительное увеличение уровня ОА происходит во время встречи с хищником. Повышение уровня ОА, хотя и меньшее, сохраняется через день после проведения трехдневных экспериментов. Поведение избегания, вызванное стимуляцией черок воздушной струей, при длительных повторяющихся экспериментах (в течение четырех недель) также коррелировало с увеличением концентрации ОА во время экспериментов, но базальный уровень ОА не был повышен, что вполне целесообразно (адаптивно) в условиях долгосрочного стресса (Adamo, McKee, 2017).

Эти данные согласуются с предположением о том, что октопамин поддерживает насекомых, в данном случае сверчков, в состоянии готовности к активным действиям, что может быть полезно для выживания при наличии хищников. Но у такого эффекта есть и обратная сторона. Хронический стресс, связанный с избеганием потенциальной угрозы, приводил к снижению аппетита, потере веса и увеличению смертности, хотя и стимулировал откладку яиц (Adamo, Baker, 2011; Adamo,

McKee, 2017). Вероятнее всего, потеря веса во многом обусловлена повышенным во время стресса уровнем ОА и его влиянием на жировое тело (Wang et al., 1990; Fields, Woodring, 1991; Li et al., 2016).

Физическая нагрузка

Использование беспозвоночных как модельных объектов для исследования эффектов физической нагрузки набирает популярность (Piazza et al., 2009; Watanabe, Riddle, 2019; Aonuma et al., 2020; Mezheritskiy et al., 2020; Dyakonova et al., 2022). Для дрозофил разработаны специальные контролируемые методы физических тренировок и способы оценки показателей их эффективности (Tinkerhess et al., 2012a; Damschroder et al., 2018; Watanabe, Riddle, 2019). Ранее многократно показана важная роль ОА в модуляции механизмов, связанных с интенсивной физической нагрузкой, например с самой энергозатратной, такой как полет (Bailey et al., 1984; Woodring et al., 1989; Orchard et al., 1993; Wegener, 1996; Stevenson et al., 2000, 2005; Mentel et al., 2003; Libersat, Pflueger, 2004; Vrembs et al., 2007). Здесь октопаминергическая передача задействована на разных уровнях: ОА в грудном ганглии саранчи запускает нейронные ансамбли (центральные генераторы паттерна, central pattern generators, CPG), управляющие мышцами крыльев; действуя непосредственно на мышечную ткань, ОА активирует гликолиз в первые минуты полета, уменьшает тетаническое напряжение и увеличивает скорость расслабления полетной мускулатуры; активирует липолиз в клетках жирового тела, улучшает поглощение кислорода трахеями, повышает амплитуду сокращения сердца, влияет на эндокринные железы и т.д. (Stevenson, Kutsch, 1987; Woodring et al., 1989; Fields, Woodring, 1991; Orchard et al., 1993; Wegener, 1996; Mentel et al., 2003; Libersat, Pflueger, 2004).

В недавних работах было продемонстрировано, что октопаминергическая система не только обеспечивает интенсивную локомоцию, модулируя работу мышц, но и участвует в адаптации организма к физическим нагрузкам. Поразительно то, что мухи отвечают на тренировки улучшением своих физических и метаболических показателей сходным с позвоночными животными образом (Watanabe, Riddle, 2019). Дрозофилы, которые регулярно подвергаются физическим нагрузкам, демонстрируют значительное снижение функциональных нарушений, связанных с возрастом: у них увеличивается подвижность и выносливость, улучшается функция митохондрий сердца и общая устойчивость сердца к стрессу, расходуется избыточный жировой запас, повышается выживаемость (Piazza et al., 2009;

Sujkowski et al., 2012, 2015; Tinkerhess et al., 2012b; Laker et al., 2014). При этом стимуляция октопаминергических нейронов или экзогенное введение ОА имитирует влияние физической нагрузки на мышцы, сердце и жировое тело (Sujkowski et al., 2017; Sujkowski, Wessells, 2018). Сопоставление экспрессии рецепторов с конкретными видами адаптаций к нагрузке показывает, что ОАМВ необходима мышцам и сердцу для повышения скорости вертикальной локомоции (лазанья), выносливости и кардиопротекции при физических нагрузках; Oct β 3-R контролирует метаболическую активность жирового тела и необходим для улучшения летных характеристик после тренировок (Sujkowski et al., 2020). Наконец, Oct β 1-R с учетом важности других типов рецепторов необходим мышцам и сердцу для адаптивного ответа на регулярные нагрузки. Повышенная транскрипция Oct β 1-R отмечена как у тренирующихся мух, так и мух, прошедших отбор на долголетие (Sujkowski et al., 2015), что указывает на активацию Oct β 1-R как на одно из связующих звеньев между нагрузкой, адаптацией и долголетием.

Нокаут любого из рецепторов (ОАМВ, Oct β 1-R, Oct β 2-R, Oct β 3-R) приводил к устранению определенных эффектов физической нагрузки, а пероральное введение ОА в некоторых случаях способствовало ряду адаптивных перестроек организма, несмотря на дефекты синтеза рецепторов.

Способность улучшать физические показатели после “тренировки” зависит от вида и пола дрозофил (Sujkowski et al., 2017; Cobb et al., 2020). Базовый уровень ОА в мозге разных видов дрозофил отличается, но не предсказывает реакцию на физическую нагрузку. Следовательно, адаптация к физической активности не может быть объяснена исходными уровнями ОА, но обусловлена скорее различием в активности октопаминергических нейронов или уровнем ОА вне мозга (Cobb et al., 2020).

Пищевое поведение и голод

Октопамин является важным компонентом регуляции пищевого поведения у насекомых (Long et al., 1983, 1986; Angioy et al., 1989). ОА способствовал инициации пищевого поведения в условиях голода. Мутантные по T β h мухи меньше реагировали на сахарозу и легче развивали привыкание. Такие мухи демонстрируют угасание реакции вытягивания хоботка для поглощения сахара в голодном состоянии. Экзогенное введение ОА или индукция синтеза ОА в нейронах подглоточного ганглия восстанавливали реакцию на сахарозу до уровня контроля (Scheiner et al., 2014). Были идентифицированы октопаминергические

нейроны, связанные с реакцией на сахарозу (ventral paired median OA neurons, OA-VRM4). Активация OA-VRM4 вызывала вытягивание хоботка в ответ на сахарозу, а снижение их активности снижало и реакцию хоботка (Youn et al., 2018). Нейроны OA-VRM4 также подавляли последующее поисковое поведение, когда пища уже обнаружена (Sayin et al., 2018). Было показано, что октопаминаргические нейроны дрозофилы модулируют реакцию и на горькие вещества. При недостатке пищи активность нейронов OA-VL (ventrolateral cluster of octopaminergic neurons) снижалась одновременно со снижением отвращения мух к горьким соединениям. Это позволило голодным мухам быть менее избирательными в еде, что увеличило вероятность потребления менее привлекательной пищи (LeDuc et al., 2016). Искусственное снижение активности OA-VL нейронов приводило к подавлению активности рецепторов, реагирующих на горький вкус. Нокаут рецепторов к октопамину/тирамину в рецепторных нейронах также подавлял чувствительность к горьким веществам. Экзогенного введения октопамина или тирамина в мозг оказалось достаточно, чтобы усилить чувствительность к горькому у голодных, но не у сытых дрозофил. Многократно показана связь между голодом, октопаминаргической системой и поисковым поведением. Голод вызывает повышение концентрации октопамина в гемолимфе саранчи и пчел-фуражиров, доставляющих в улей корм (Davenport, Evans, 1984b; Mayack et al., 2019), что закономерно, так как поисковое поведение должно быть обеспечено энергией. Мутантные мухи с нарушенным синтезом OA накапливают жировые запасы, более устойчивы к голоду и пассивны, при этом продолжительность их жизни сокращается (Li et al., 2016). На сегодняшний день можно считать доказанным, что октопаминаргическая система ответственна за двигательное возбуждение, связанное с голодом, которое приводит к активному поиску пищи (Yang et al., 2015). Мухи с нарушенной экспрессией гена *TβH* и, как следствие, сниженным уровнем OA не проявляли увеличения двигательной активности при голодании. Восстановление экспрессии *TβH* в октопаминаргических нейронах возобновляло двигательную активность мух при голодании. Таким образом, мутантные мухи демонстрировали уменьшение адаптивности поведения в условиях голода, им требовалось больше времени, чтобы найти и завладеть желаемой пищей, что может быть опасно для выживания в условиях дефицита пищи и конкуренции за нее.

С целью убедиться, что недостаток октопамина, а не избыток тирамина ответственен за подавление

гиперактивности при голодании, было показано, что у нулевых мутантов по гену *Tdc2* также снижено вызванное голодом двигательное возбуждение. Подавление активности октопаминаргических нейронов также устраняло локомоторное возбуждение, вызванное голодом. Искусственная активация этих нейронов, наоборот, вызывала увеличение двигательной активности у сытых мух, что симулировало реакцию на голод. А активация тех же нейронов при подавленной экспрессии гена *TβH* не вызывала гиперактивности, что дополнительно указывает на роль OA в локомоторном возбуждении в состоянии голода.

Агрессия

Агрессивное поведение наблюдается у многих животных, в том числе у насекомых. При рассмотрении внутривидовой агрессии у насекомых в естественных условиях, как правило, подразумевается конкуренция за ресурсы, такие как пища, территория, потенциальный партнер для размножения. Агрессия проявляется в демонстрации угрозы или в переходе непосредственно к схватке.

Сверчок *Gryllus bimaculatus* и муха *Drosophila melanogaster* являются классическими модельными объектами для исследования агрессивного поведения с использованием фармакологических и молекулярно-биологических методов. Этограмма драки этих видов подробно описана (Alexander, 1961; Hofmann, Schildberger, 2001; Baier et al., 2002; Chen et al., 2002; Kravitz, Fernandez, 2015). Инициация драки у сверчков запускается ощупыванием друг друга антеннами, при этом в гемолимфе повышается концентрация октопамина (Adamo et al., 1995; Iwasaki, Katagiri, 2008; Sakura, Aonuma, 2013). Затем агрессивное поведение развивается по четко различимым этапам. Уровень OA в гемолимфе во время драки также растет (Adamo et al., 1995). Среди различных видов поведения сверчка, максимальная концентрация OA в гемолимфе была зафиксирована после полета (Adamo et al., 1995). Хофманн и Стивенсон показали, что опыт предшествующего полета усиливает агрессию у сверчков, что позволило выдвинуть гипотезу о важной роли OA в реализации агрессивного поведения (Hofmann, Stevenson, 2000; Stevenson et al., 2000). В дальнейшем было показано, что введение блокатора октопаминовых рецепторов снимало готовность к агрессивному поведению после полета, а хлордимеформ, агонист октопаминовых рецепторов, воспроизводил высвобождающий агрессию эффект полета у побежденных самцов (но также усиливал избегательное поведение). Фармакологическое истощение октопаминаргической

системы подавляло агрессию, а введение агониста, наоборот, восстанавливало. Эпинастин, антагонист октопаминовых рецепторов, подавлял агрессивность доминантных сверчков (Stevenson et al., 2000, 2005). Нарушение нормальной работы октопаминаргической системы вызывало подавление агрессивного поведения, связанного с защитой территории (Rillich et al., 2011).

В целом, эксперименты Стивенсона с соавт. (Stevenson et al., 2005; Rillich, Stevenson, 2015) на сверчках с использованием агонистов, антагонистов и ложных метаболических предшественников ОА показали, что ОА связан с эскалацией и поддержанием агрессивного поведения у субординантных (проигравших) сверчков. Но, в отличие от полета, ОА не повышал агрессию у интактных животных, не способствовал инициации драки и не увеличивал количество побед (Rillich, Stevenson, 2015). Агрессивное поведение разных видов общественных насекомых (муравьев, шмелей и пчел) также связано с октопаминаргической системой (Robinson et al., 1999; Bloch et al., 2000; Cuvillier-Hot, Lenoir, 2006; Aonuma, Watanabe, 2012; Yakovlev, 2018; Rittschof et al., 2019). Похожую роль в модуляции агрессивного поведения ОА выполняет и у дрозофил. Мутантные дрозофилы с недетектируемым уровнем октопамина, как самцы, так и самки, вели себя менее агрессивно, не инициировали драки и чаще в них проигрывали (Baier et al., 2002; Hoyer et al., 2008; Zhou et al., 2008). Наоборот, введение хлордиформа, повышение экспрессии гена *TβH* и стимуляция октопаминаргических нейронов увеличивали агрессивность мух. Для модуляции агрессивного поведения дрозофилы было достаточно стимулировать от двух до пяти октопаминаргических клеток подглоточного ганглия (Zhou et al., 2008). В то же время ОА-зависимое увеличение агрессии не наблюдалось у изолированных мух, вероятно, в связи с тем, что у последних агрессия уже повышена (Zhou et al., 2008).

Любопытно, что бактериальный симбионт *Wolbachia* уменьшает агрессивность *Drosophila melanogaster*, действуя через октопаминаргическую систему (Rohrscheib et al., 2015). У зараженных *Wolbachia* мух экспрессия как *TβH*, так и *Tdc2* была понижена, что на поведенческом уровне выражалось в снижении частоты инициации драки. В другой недавней работе (Jia et al., 2021) было продемонстрировано, что кишечный микробиом (комменсальные бактерии *Acetobacter*, *Lactobacilli*, *Enterococci*) модулирует агрессивное поведение у дрозофилы также через октопаминаргическую систему. У самцов мух, лишенных кишечной микробиоты, была снижена экспрессия *Tdc2* и детектировано существенное

снижение уровня ОА в мозге, что коррелировало со значительным ослаблением агрессивного поведения. Способность таких мух к конкуренции за спаривание с самкой была хуже, чем у самцов дикого типа, при этом они демонстрировали обычный уровень двигательной активности и ухаживания. Подсадка микробов, введение агониста хлордиформа и активация октопаминаргических нейронов восстанавливали агрессивность до уровня контрольных животных (Jia et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Октопаминаргические нейроны распределены по всей нервной системе насекомых. Во всех исследованных органах и тканях, от нервной системы до жирового тела, найдены рецепторы к ОА. Все это свидетельствует о важной роли ОА для нормального физиологического функционирования организма насекомых, что подтверждается репродуктивной стерильностью и сокращением жизни у нулевых мутантов по *TβH* гену (Cole et al., 2005; Li et al., 2016). Помимо этого, ОА необходим для адаптации организма к физическим нагрузкам (Sujkowski et al., 2017, 2020). О каких бы процессах, связанных с адаптацией и выживанием в стрессовых условиях, ни шла бы речь — об обучении и памяти, о толерантности к холоду или теплу, борьбе с инфекцией, реакцией на хищников или полете, — везде ОА принимает непосредственное участие. В этом смысле он является классическим стрессовым нейрогормоном насекомых (Adamo, 2008; Adamo, Baker, 2011).

Агрессивное и пищевое поведение, по всей видимости, наиболее подробно изучены с точки зрения участия в них ОА. Эффекты ОА в реализации этих видов поведения контекст-зависимы (Дьяконова, 2012), т.е. связаны с внутренним функциональным состоянием животного, внешними условиями и предыдущим опытом. В качестве подтверждающих примеров напомним, что агонист октопаминовых рецепторов хлордиформ, увеличение экспрессии гена *TβH* и стимуляция октопаминаргических нейронов повышали агрессивность только у социальных, но не изолированных мух; агонист октопаминовых рецепторов повышал готовность к агрессивному взаимодействию у субординантных, ранее проигравших в драке сверчков, но не оказывал влияния на сверчков без установленного статуса (Stevenson et al., 2005; Hoyer et al., 2008; Zhou et al., 2008). В отношении пищевого поведения октопаминаргическая система через разные нейрональные механизмы связана с повышением чувствительности к сладкому

и снижением чувствительности к горькому вкусу, но только когда животное голодное. Введение ОА активизирует поисковое поведение во время голода, но блокирует поиск пищи и повышает чувствительность к горькому, когда муха сыта (Selcho, Pauls, 2019).

Таким образом, октопаминанергическая передача на разных уровнях от модуляции работы нейронных ансамблей и рецепторов до энергетического обмена участвует в обеспечении адаптивных ответов насекомых на широкий спектр стрессогенных ситуаций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовая поддержка: грант РФФ № 22-24-00065.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве лабораторных объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дьяконова В.Е., 2007. Поведенческие функции серотонина и октопамина: некоторые парадоксы сравнительной физиологии // Успехи физиол. наук. Т. 38. № 3. С. 3–20.
- Дьяконова В.Е., 2012. Нейротрансмиттерные механизмы контекст-зависимого поведения // Журн. Внд им. И.П. Павлова. Т. 62. № 6. С. 664–664.
- Еремина М.А., Груntenко Н.Е., 2017. Нейроэндокринная стресс-реакция насекомых: история развития концепции // Вавиловский журн. генетики и селекции. Т. 21. № 7. С. 825–832.
- Жуков Д.А., Виноградова Е.П., 2020. Следовые амины и поведение // Нейрохимия. Т. 37. № 4. С. 311–317.
- Швецов А.В., Зачепило Т.Г., 2012. Морфологическая основа условного рефлекса у медоносной пчелы *Apis mellifera* L. // Журн. Внд им. И.П. Павлова. Т. 62. № 6. С. 654–654.
- Adamo S.A., 2006. Comparative psychoneuroimmunology: Evidence from the insects // Behav. Cogn. Neurosci. Rev. V. 5. № 3. P. 128–140.
- Adamo S.A., 2008. Norepinephrine and octopamine: Linking stress and immune function across phyla // Invertebr. Surviv. J. V. 5. № 1. P. 12–19.
- Adamo S.A., 2010. Why should an immune response activate the stress response? Insights from the insects (the cricket *Gryllus texensis*) // Brain Behav. Immun. V. 24. № 2. P. 194–200.
- Adamo S.A., 2012. The effects of the stress response on immune function in invertebrates: An evolutionary perspective on an ancient connection // Horm. Behav. V. 62. P. 324–330.
- Adamo S.A., 2017. The stress response and immune system share, borrow, and reconfigure their physiological network elements: Evidence from the insects // Horm. Behav. V. 88. P. 25–30.
- Adamo S.A., 2020. Animals have a Plan B: How insects deal with the dual challenge of predators and pathogens // J. Comp. Physiol. B. V. 190. № 4. P. 381–390.
- Adamo S.A., Baker J.L., 2011. Conserved features of chronic stress across phyla: The effects of long-term stress on behavior and the concentration of the neurohormone octopamine in the cricket, *Gryllus texensis* // Horm. Behav. V. 60. № 5. P. 478–483.
- Adamo S.A., Kovalko I., Mosher B., 2013. The behavioural effects of predator-induced stress responses in the cricket (*Gryllus texensis*): The upside of the stress response // J. Exp. Biol. V. 216. № 24. P. 4608–4614.
- Adamo S.A., Linn P.E., Hoy R.R., 1995. The role of neurohormonal octopamine during 'fight or flight' behaviour in the field cricket *Gryllus bimaculatus* // J. Exp. Biol. V. 198. № 8. P. 1691–1700.
- Adamo S.A., McKee R., 2017. Differential effects of predator cues versus activation of fight-or-flight behaviour on reproduction in the cricket *Gryllus texensis* // Anim. Behav. V. 134. P. 1–8.
- Alexander R.D., 1961. Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae) // Behaviour. V. 17. P. 130–223.
- Angioy A.M., Barbarossa I.T., Crnjar R., Liscia A., 1989. Effects of octopaminergic substances on the labellar lobe spreading response in the blowfly *Protophormia terraenovae* // Neurosci. Lett. V. 103. № 1. P. 103–107.
- Antemann V., Pass G., Pflüger H.J., 2018. Octopaminergic innervation and a neurohaemal release site in the antennal heart of the locust *Schistocerca gregaria* // J. Comp. Physiol. A. V. 204. P. 131–143.
- Aonuma H., Mezheritskiy M., Boldyshev B., Totani Y., Vorontsov D., et al., 2020. The role of serotonin in the influence of intense locomotion on the behavior under uncertainty in the mollusk *Lymnaea stagnalis* // Front. Physiol. V. 11. Art. 221.
- Aonuma H., Watanabe T., 2012. Octopaminergic system in the brain controls aggressive motivation in the ant, *Formica japonica* // Acta Biol. Hung. V. 63. Suppl. 2. P. 63–68.
- Armstrong G.A.B., Robertson R.M., 2006. A role for octopamine in coordinating thermoprotection of an insect nervous system // J. Therm. Biol. V. 31. № 1–2. P. 149–158.
- Armstrong G.A., Shoemaker K.L., Money T.G., Robertson R.M., 2006. Octopamine mediates thermal preconditioning of the locust ventilatory central pattern generator via a cAMP/protein kinase A signaling pathway // J. Neurosci. V. 26. № 47. P. 12118–12126.

- Axelrod J., Saavedra J.M.*, 1977. Octopamine // *Nature*. V. 265. P. 501–504.
- Baier A., Wittek B., Brembs B.*, 2002. *Drosophila* as a new model organism for the neurobiology of aggression? // *J. Exp. Biol.* V. 205. № 9. P. 1233–1240.
- Bailey B.A., Martin R.J., Downer R.G.H.*, 1984. Haemolymph octopamine levels during and following flight in the American cockroach, *Periplaneta americana* L. // *Can. J. Zool.* V. 62. № 1. P. 19–22.
- Barger G., Dale H.H.*, 1910. Chemical structure and sympathomimetic action of amines // *J. Physiol.* V. 41. № 1–2. P. 19–59.
- Berry M.D., Gainetdinov R.R., Hoener M.P., Shahid M.*, 2017. Pharmacology of human trace amine-associated receptors: Therapeutic opportunities and challenges // *Pharmacol. Ther.* V. 180. P. 161–180.
- Bischof L.J., Enan E.E.*, 2004. Cloning, expression and functional analysis of an octopamine receptor from *Periplaneta americana* // *Insect Biochem. Mol. Biol.* V. 34. № 6. P. 511–521.
- Blenau W.*, 2005. Preface: Cellular actions of biogenic amines // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* V. 59. № 3. P. 99–102.
- Blenau W., Wilms J.A., Balfanz S., Baumann A.*, 2020. AmOcto2R: Functional characterization of a honeybee octopamine receptor inhibiting adenylyl cyclase activity // *Int. J. Mol. Sci.* V. 21. № 24. Art. 9334.
- Bloch G., Simon T., Robinson G.E., Hefetz A.*, 2000. Brain biogenic amines and reproductive dominance in bumble bees (*Bombus terrestris*) // *J. Comp. Physiol. A.* V. 186. P. 261–268.
- Boonstra R.*, 2013. Reality as the leading cause of stress: Rethinking the impact of chronic stress in nature // *Funct. Ecol.* V. 27. № 1. P. 11–23.
- Brandau K., Axelrod J.*, 1972. The biosynthesis of octopamine // *Naunyn Schmiedeberg Arch. Pharmacol.* V. 273. P. 123–133.
- Bräunig P., Burrows M.*, 2004. Projection patterns of posterior dorsal unpaired median neurons of the locust subesophageal ganglion // *J. Comp. Neurol.* V. 478. № 2. P. 164–175.
- Bräunig P., Pflüger H.J.*, 2001. The unpaired median neurons of insects // *Adv. Insect Physiol.* V. 28. P. 185–266.
- Brembs B., Christiansen F., Pflüger H.J., Duch C.*, 2007. Flight initiation and maintenance deficits in flies with genetically altered biogenic amine levels // *J. Neurosci.* V. 27. № 41. P. 11122–11131.
- Busch S., Selcho M., Ito K., Tanimoto H.*, 2009. A map of octopaminergic neurons in the *Drosophila* brain // *J. Comp. Neurol.* V. 513. № 6. P. 643–667.
- Caveney S., Donly B.P.*, 2002. Neurotransmitter transporters in the insect nervous system // *Adv. Insect Physiol.* V. 29. P. 55–149.
- Chen S., Lee A.Y., Bowens N.M., Huber R., Kravitz E.A.*, 2002. Fighting fruit flies: A model system for the study of aggression // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 99. № 8. P. 5664–5668.
- Chentsova N.A., Gruntenko N.E., Bogomolova E.V., Adonyeva N.V., Karpova E.K., Rauschenbach I.Y.*, 2002. Stress response in *Drosophila melanogaster* strain inactive with decreased tyramine and octopamine contents // *J. Comp. Physiol. B.* V. 172. № 7. P. 643–650.
- Cinel S.D., Hahn D.A., Kawahara A.Y.*, 2020. Predator-induced stress responses in insects: A review // *J. Insect Physiol.* V. 122. Art. 104039.
- Claßen G., Scholz H.*, 2018. Octopamine shifts the behavioral response from indecision to approach or aversion in *Drosophila melanogaster* // *Front. Behav. Neurosci.* V. 12. Art. 131.
- Clinchy M., Sheriff M.J., Zanette L.Y.*, 2013. Predator-induced stress and the ecology of fear // *Funct. Ecol.* V. 27. № 1. P. 56–65.
- Cobb T., Sujkowski A., Morton C., Ramesh D., Wessells R.*, 2020. Variation in mobility and exercise adaptations between *Drosophila* species // *J. Comp. Physiol. A.* V. 206. P. 611–621.
- Cole S.H., Carney G.E., McClung C.A., Willard S.S., Taylor B.J., Hirsh J.*, 2005. Two functional but noncomplementing *Drosophila* tyrosine decarboxylase genes: Distinct roles for neural tyramine and octopamine in female fertility // *J. Biol. Chem.* V. 280. № 15. P. 14948–14955.
- Coulon J.F., Lafon-Cazal M., David J.P.*, 1984. *In vitro* occurrence of m-octopamine in the cultured cephalic ganglion of *Locusta migratoria* L. after L-dopa administration // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 78. № 1. P. 77–80.
- Cuvillier-Hot V., Lenoir A.*, 2006. Biogenic amine levels, reproduction and social dominance in the queenless ant *Streblognathus peetersi* // *Naturwissenschaften.* V. 93. P. 149–153.
- Damschroder D., Cobb T., Sujkowski A., Wessells R.*, 2018. *Drosophila* endurance training and assessment of its effects on systemic adaptations // *Bio Protoc.* V. 8. № 19. Art. e3037.
- Davenport A.P., Evans P.D.*, 1984a. Stress-induced changes in the octopamine levels of insect haemolymph // *Insect Biochem. Physiol.* V. 14. № 2. P. 135–143.
- Davenport A.P., Evans P.D.*, 1984b. Changes in haemolymph octopamine levels associated with food deprivation in the locust, *Schistocerca gregaria* // *Physiol. Entomol.* V. 9. № 3. P. 269–274.
- David J.P., Coulon J.F.*, 1985. Octopamine in invertebrates and vertebrates. A review // *Prog. Neurobiol.* V. 24. № 2. P. 141–185.
- David J.C., Coulon J.F., Lafon-Cazal M., Vinson D.*, 1981. Can L-dopa be a precursor of m-octopamine in the cephalic ganglions of the locust *Locusta migratoria* L.? // *Experientia.* V. 37. № 8. P. 804–805.
- Dickens M.J., Romero L.M.*, 2013. A consensus endocrine profile for chronically stressed wild animals does not exist // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 191. P. 177–189.
- Donly B.P., Caveney S.*, 2005. A transporter for phenolamine uptake in the arthropod CNS // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* V. 59. № 3. P. 172–183.

- Dyakonova V., Mezheritskiy M., Boguslavsky D., Dyakonova T., Chistopolsky I., et al.*, 2022. Exercise and the brain: Lessons from invertebrate studies // *Front. Behav. Neurosci.* V. 16. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2022.928093>
- El-Kholy S., Stephano F., Li Y., Bhandari A., Fink C., Roder T.*, 2015. Expression analysis of octopamine and tyramine receptors in *Drosophila* // *Cell Tissue Res.* V. 361. P. 669–684.
- Erspamer V.*, 1952. Identification of octopamine as L-p-hydroxyphenylethanolamine // *Nature.* V. 169. № 4296. P. 375–376.
- Evans P.D.*, 1978. Octopamine: From metabolic mistake to modulator // *Trends Neurosci.* V. 1. № 2. P. 154–157.
- Evans P.D.*, 1981. Multiple receptor types for octopamine in the locust // *J. Physiol.* V. 318. № 1. P. 99–122.
- Evans P.D., Maqueira B.*, 2005. Insect octopamine receptors: a new classification scheme based on studies of cloned *Drosophila* G-protein coupled receptors // *Invert. Neurosci.* V. 5. P. 111–118.
- Evans P.D., Robb S.*, 1993. Octopamine receptor subtypes and their modes of action // *Neurochem. Res.* V. 18. P. 869–874.
- Farooqui T.*, 2012. Review of octopamine in insect nervous systems // *Open Access Insect Physiol.* V. 4. P. 1–17.
- Fields P.E., Woodring J.P.*, 1991. Octopamine mobilization of lipids and carbohydrates in the house cricket, *Acheta domesticus* // *J. Insect Physiol.* V. 37. № 3. P. 193–199.
- Finetti L., Paluzzi J.P., Orchard I., Lange A.B.*, 2023. Octopamine and tyramine signalling in *Aedes aegypti*: Molecular characterization and insight into potential physiological roles // *PloS One.* V. 18. № 2. Art. e0281917.
- Fischer P.P., Romero L.M.*, 2019. Chronic captivity stress in wild animals is highly species-specific // *Conserv. Physiol.* V. 7. № 1. Art. coz093.
- Gainetdinov R.R., Hoener M.P., Berry M.D.*, 2018. Trace amines and their receptors // *Pharmacol. Rev.* V. 70. № 3. P. 549–620.
- Goldstein R.S., Camhi J.M.*, 1991. Different effects of the biogenic amines dopamine, serotonin and octopamine on the thoracic and abdominal portions of the escape circuit in the cockroach // *J. Comp. Physiol. A.* V. 168. P. 103–112.
- Goldstein D.S., Kopin I.J.*, 2007. Evolution of concepts of stress // *Stress.* V. 10. № 2. P. 109–120.
- Gras H., Hörner M., Runge L., Schürmann F.W.*, 1990. Prothoracic DUM neurons of the cricket *Gryllus bimaculatus* — responses to natural stimuli and activity in walking behavior // *J. Comp. Physiol. A.* V. 166. P. 901–914.
- Greer C.L., Grygoruk A., Patton D.E., Ley B., Romero-Calderon R., et al.*, 2005. A splice variant of the *Drosophila* vesicular monoamine transporter contains a conserved trafficking domain and functions in the storage of dopamine, serotonin, and octopamine // *J. Neurobiol.* V. 64. № 3. P. 239–258.
- Grohmann L., Blenau W., Erber J., Ebert P.R., Strünker T., Baumann A.*, 2003. Molecular and functional characterization of an octopamine receptor from honeybee (*Apis mellifera*) brain // *J. Neurochem.* V. 86. № 3. P. 725–735.
- Gruntenko N.E., Adonyeva N.V., Burdina E.V., Karpova E.K., Andreenkova O.V., et al.*, 2016. The impact of FOXO on dopamine and octopamine metabolism in *Drosophila* under normal and heat stress conditions // *Biol. Open.* V. 5. № 11. P. 1706–1711.
- Hammer M.*, 1997. The neural basis of associative reward learning in honeybees // *Trends Neurosci.* V. 20. № 6. P. 245–252.
- Hammer M., Menzel R.*, 1998. Multiple sites of associative odor learning as revealed by local brain microinjections of octopamine in honeybees // *Learn. Mem.* V. 5. № 1. P. 146–156.
- Han K.A., Millar N.S., Davis R.L.*, 1998. A novel octopamine receptor with preferential expression in *Drosophila* mushroom bodies // *J. Neurosci.* V. 18. № 10. P. 3650–3658.
- Hirashima A., Eto M.*, 1993a. Effect of stress on levels of octopamine, dopamine and serotonin in the American cockroach (*Periplaneta americana* L.) // *Comp. Biochem. Physiol. C.* V. 105. № 2. P. 279–284.
- Hirashima A., Eto M.*, 1993b. Chemical stress-induced changes in the biogenic amine levels of *Periplaneta americana* L. // *Pestic. Biochem. Physiol.* V. 46. № 2. P. 131–140.
- Hirashima A., Sukhanova M.J., Rauschenbach I.Y.*, 2000. Biogenic amines in *Drosophila merican* under stress conditions // *Biosci. Biotechnol. Biochem.* V. 64. № 12. P. 2625–2630.
- Hofmann H.A., Schildberger K.*, 2001. Assessment of strength and willingness to fight during aggressive encounters in crickets // *Anim. Behav.* V. 62. № 2. P. 337–348.
- Hofmann H.A., Stevenson P.A.*, 2000. Flight restores fight in crickets // *Nature.* V. 403. № 6770. P. 613.
- Hoyer S.C., Eckart A., Herrel A., Zars T., Fischer S.A., et al.*, 2008. Octopamine in male aggression of *Drosophila* // *Curr. Biol.* V. 18. № 3. P. 159–167.
- Iliadi K.G., Iliadi N., Boulianne G.L.*, 2017. *Drosophila* mutants lacking octopamine exhibit impairment in aversive olfactory associative learning // *Eur. J. Neurosci.* V. 46. № 5. P. 2080–2087.
- Iwasaki M., Katagiri P.*, 2008. Cuticular lipids and odors induce sex-specific behaviors in the male cricket *Gryllus bimaculatus* // *Comp. Biochem. Physiol. A.* V. 149. № 3. P. 306–313.
- Jia Y., Jin S., Hu K., Geng L., Han C., et al.*, 2021. Gut microbiome modulates *Drosophila* aggression through octopamine signaling // *Nat. Commun.* V. 12. № 1. Art. 2698.
- Juorio A.V.*, 1983. The effect of some decarboxylase inhibitors on striatal tyramines in the mouse // *Neuropharmacology.* V. 22. № 1. P. 71–73.
- Kaatz H., Eichmüller S., Kreissl S.*, 1994. Stimulatory effect of octopamine on juvenile hormone biosynthesis in honey bees (*Apis mellifera*): Physiological and immunocytochemical evidence // *J. Insect Physiol.* V. 40. № 10. P. 865–872.

- Kaya-Zeeb S., Engelmayr L., Straßburger M., Bayer J., Bähre H., et al., 2022. Octopamine drives honeybee thermogenesis // *Elife*. V. 11. Art. e74334.
- Kim Y.C., Lee H.G., Lim J., Han K.A., 2013. Appetitive learning requires the alpha-1-like octopamine receptor OAMB in the *Drosophila* mushroom body neurons // *J. Neurosci*. V. 33. № 4. P. 1672–1677.
- Kononenko N.L., Wolfenberger H., Pflüger H.J., 2009. Tyramine as an independent transmitter and a precursor of octopamine in the locust central nervous system: An immunocytochemical study // *J. Comp. Neurol*. V. 512. № 4. P. 433–452.
- Koolhaas J.M., Bartolomucci A., Buwalda B., Boer S.F., de Flügge G., et al., 2011. Stress revisited: A critical evaluation of the stress concept // *Neurosci. Biobehav. Rev*. V. 35. № 5. P. 1291–1301.
- Kravitz E.A., Fernandez M.P., 2015. Aggression in *Drosophila* // *Behav. Neurosci*. V. 129. № 5. P. 549–563.
- Laker R.C., Xu P., Ryall K.A., Sujkowski A., Kenwood B.M., et al., 2014. A novel MitoTimer reporter gene for mitochondrial content, structure, stress, and damage in vivo // *J. Biol. Chem*. V. 289. № 17. P. 12005–12015.
- Lange A.B., 2009. Tyramine: From octopamine precursor to neuroactive chemical in insects // *Gen. Comp. Endocrinol*. V. 162. № 1. P. 18–26.
- LeDue E.E., Mann K., Koch E., Chu B., Dakin R., Gordon M.D., 2016. Starvation-induced depotentiation of bitter taste in *Drosophila* // *Curr. Biol*. V. 26. № 21. P. 2854–2861.
- Lefebvre P.P., Seifert M., Stumpner A., 2018. Auditory DUM neurons in a bush-cricket: A filter bank for carrier frequency // *J. Comp. Neurol*. V. 526. № 7. P. 1166–1182.
- Li Y., Hoffmann J., Li Y., Stephano F., Bruchhaus I., et al., 2016. Octopamine controls starvation resistance, life span and metabolic traits in *Drosophila* // *Sci. Rep*. V. 6. Art. 35359. <https://doi.org/10.1038/srep35359>
- Libersat F., Pflueger H.J., 2004. Monoamines and the orchestration of behavior // *Bioscience*. V. 54. № 1. P. 17–25.
- Long T.F., Edgcomb R.S., Murdock L.L., 1986. Effects of substituted phenylethylamines on blowfly feeding behavior // *Comp. Biochem. Physiol*. V. 83. P. 201–209.
- Long T.F., Murdock L.L., 1983. Stimulation of blowfly feeding behavior by octopaminergic drugs // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V. 80. P. 4159–4163.
- Lubawy J., Urbański A., Colinet H., Pflüger H.J., Marciniak P., 2020. Role of the insect neuroendocrine system in the response to cold stress // *Front. Physiol*. V. 11. Art. 376.
- Maqueira B., Chatwin H., Evans P.D., 2005. Identification and characterization of a novel family of *Drosophila* β -adrenergic-like octopamine G-protein coupled receptors // *J. Neurochem*. V. 94. № 2. P. 547–560.
- Mason J.W., 1975. A historical view of the stress field // *J. Human Stress*. V. 1. № 2. P. 22–36.
- Mayack C., Phalen N., Carmichael K., White H.K., Hirche F., et al., 2019. Appetite is correlated with octopamine and hemolymph sugar levels in forager honeybees // *J. Comp. Physiol. A*. V. 205. P. 609–617.
- Mentel T., Duch C., Stypa H., Wegener G., Müller U., Pflüger H.J., 2003. Central modulatory neurons control fuel selection in flight muscle of migratory locust // *J. Neurosci*. V. 23. № 4. P. 1109–1113.
- Mezheritskiy M., Vorontsov D., Lapshin D., Dyakonova V., 2020. Previous flight facilitates partner finding in female crickets // *Sci. Rep*. V. 10. № 1. P. 223–228.
- Molinoff P.B., Axelrod J., 1972. Distribution and turnover of octopamine in tissues // *J. Neurochem*. V. 19. № 1. P. 157–163.
- Monastirioti M., Linn C.E., Jr., White K., 1996. Characterization of *Drosophila* tyramine β -hydroxylase gene and isolation of mutant flies lacking octopamine // *J. Neurosci*. V. 16. № 12. P. 3900–3911.
- Nageishi Y., 2015. A critical review of Selye's stress theory: The statistical analyses of Selye's own experimental data disprove it // *Psychology*. V. 6. № 14. Art. 1786.
- Nishi Y., Sasaki K., Miyatake T., 2010. Biogenic amines, caffeine and tonic immobility in *Tribolium castaneum* // *J. Insect Physiol*. V. 56. № 6. P. 622–628.
- Ohtani A., Arai Y., Ozoe F., Ohta H., Narusuye K., et al., 2006. Molecular cloning and heterologous expression of an α -adrenergic-like octopamine receptor from the silkworm *Bombyx mori* // *Insect Mol. Biol*. V. 15. № 6. P. 763–772.
- Orchard I., 1982. Octopamine in insects: neurotransmitter, neurohormone, and neuromodulator // *Can. J. Zool*. V. 60. № 4. P. 659–669.
- Orchard I., Ramirez J.M., Lange A.B., 1993. A multifunctional role for octopamine in locust flight // *Annu. Rev. Entomol*. V. 38. № 1. P. 227–249.
- Pacak K., Palkovits M., Yadid G., Kvetnansky R., Kopin I.J., Goldstein D.S., 1998. Heterogeneous neurochemical responses to different stressors: A test of Selye's doctrine of nonspecificity // *Am. J. Physiol*. V. 275. № 4. P. R1247–R1255.
- Pauls D., Blechschmidt C., Frantzmann F., El Jundi B., Selcho M., 2018. A comprehensive anatomical map of the peripheral octopaminergic/tyraminerbic system of *Drosophila melanogaster* // *Sci. Rep*. V. 8. № 1. P. 1–12.
- Piazza N., Gosangi B., Devilla S., Arking R., Wessells R., 2009. Exercise-training in young *Drosophila melanogaster* reduces age-related decline in mobility and cardiac performance // *PloS One*. V. 4. № 6. Art. e5886.
- Qi Y.X., Xu G., Gu G.X., Mao F., Ye G.Y., et al., 2017. A new *Drosophila* octopamine receptor responds to serotonin // *Insect Biochem. Mol. Biol*. V. 90. P. 61–70.
- Rillich J., Schildberger K., Stevenson P.A., 2011. Octopamine and occupancy: An aminergic mechanism for intruder-resident aggression in crickets // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci*. V. 278. № 1713. P. 1873–1880.
- Rillich J., Stevenson P.A., 2015. Releasing stimuli and aggression in crickets: Octopamine promotes escalation and

- maintenance but not initiation // *Front. Behav. Neurosci.* V. 9. Art. 95.
- Rittschof C.C., Vekaria H.J., Palmer J.H., Sullivan P.G.*, 2019. Biogenic amines and activity levels alter the neural energetic response to aggressive social cues in the honey bee *Apis mellifera* // *J. Neurosci. Res.* V. 97. № 8. P. 991–1003.
- Robinson G.E., Heuser L.M., LeConte Y., Lenquette F., Hellingworth R.M.*, 1999. Neurochemicals aid bee nestmate recognition // *Nature.* V. 399. № 6736. P. 534–535.
- Roeder T.*, 1999. Octopamine in invertebrates // *Prog. Neurobiol.* V. 59. № 5. P. 533–561.
- Roeder T.*, 2005. Tyramine and octopamine: Ruling behavior and metabolism // *Annu. Rev. Entomol.* V. 50. P. 447–477.
- Roeder T.*, 2020. The control of metabolic traits by octopamine and tyramine in invertebrates // *J. Exp. Biol.* V. 223. № 7. Art. jeb194282.
- Roeder T., Nathanson J.A.*, 1993. Characterization of insect neuronal octopamine receptors (OA 3 receptors) // *Neurochem. Res.* V. 18. P. 921–925.
- Rohrscheib C.E., Bondy E., Josh P., Riegler M., Eyles D., et al.*, 2015. Wolbachia influences the production of octopamine and affects *Drosophila* male aggression // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 81. № 14. P. 4573–4580.
- Romero L.M.*, 2004. Physiological stress in ecology: Lessons from biomedical research // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. № 5. P. 249–255.
- Sakura M., Aonuma H.*, 2013. Aggressive behavior in the antennectomized male cricket *Gryllus bimaculatus* // *J. Exp. Biol.* V. 216. № 12. P. 2221–2228.
- Sayin S., De Backer J.F., Wosniack M.E., Lewis L.P., Siju K.P., et al.*, 2018. Specific octopaminergic neurons arbitrate between perseverance and reward in hungry *Drosophila* // *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/259119>
- Selcho M., Pauls D.*, 2019. Linking physiological processes and feeding behaviors by octopamine // *Curr. Opin. Insect Sci.* V. 36. P. 125–130.
- Selye H.*, 1956. *The Stress of Life*. N.-Y.: McGraw-Hill Book Co. 325 p.
- Scheiner R., Steinbach A., Claßen G., Strudthoff N., Scholz H.*, 2014. Octopamine indirectly affects proboscis extension response habituation in *Drosophila melanogaster* by controlling sucrose responsiveness // *J. Insect Physiol.* V. 69. P. 107–117.
- Schwaerzel M., Monastirioti M., Scholz H., Friggi-Grelin F., Birman S., Heisenberg M.*, 2003. Dopamine and octopamine differentiate between aversive and appetitive olfactory memories in *Drosophila* // *J. Neurosci.* V. 23. № 33. P. 10495–10502.
- Spörhase-Eichmann U., Vullings H.G., Buijs R.M., Hörner M., Schürmann F.W.*, 1992. Octopamine-immunoreactive neurons in the central nervous system of the cricket, *Gryllus bimaculatus* // *Cell Tissue Res.* V. 268. P. 287–304.
- Srithiphaphirom P., Lavalley S., Robertson R.M.*, 2019. Rapid cold hardening and octopamine modulate chill tolerance in *Locusta migratoria* // *Comp. Biochem. Physiol. A.* V. 234. P. 28–35.
- Srithiphaphirom P., Robertson R.M.*, 2022. Rapid cold hardening delays the onset of anoxia-induced coma via an octopaminergic pathway in *Locusta migratoria* // *J. Insect Physiol.* V. 137. Art. 104360.
- Stern M., Thompson K.S.J., Zhou P., Watson D.G., Midgley J.M., et al.*, 1995. Octopaminergic neurons in the locust brain: morphological, biochemical and electrophysiological characterisation of potential modulators of the visual system // *J. Comp. Physiol. A.* V. 177. P. 611–625.
- Stevenson P.A., Dyakonova V., Rillich J., Schildberger K.*, 2005. Octopamine and experience-dependent modulation of aggression in crickets // *J. Neurosci.* V. 25. № 6. P. 1431–1441.
- Stevenson P.A., Hofmann H.A., Schoch K., Schildberger K.*, 2000. The fight and flight responses of crickets depleted of biogenic amines // *J. Neurobiol.* V. 43. P. 107–120.
- Stevenson P.A., Kutsch W.*, 1987. A reconsideration of the central pattern generator concept for locust flight // *J. Comp. Physiol. A.* V. 161. P. 115–129.
- Stevenson P.A., Pflüger H.J.*, 1992. Evidence for octopaminergic nature of peripherally projecting DUM-cells, but not DUM-interneurons in locusts // *Acta Biol. Hung.* V. 43. № 1–4. P. 189–199.
- Stevenson P.A., Spörhase-Eichmann U.*, 1995. Localization of octopaminergic neurons in insects // *Comp. Biochem. Physiol. A.* V. 110. № 3. P. 203–215.
- Stohs S.J.*, 2015. Physiological functions and pharmacological and toxicological effects of p-octopamine // *Drug Chem. Toxicol.* V. 38. № 1. P. 106–112.
- Stohs S.J., Shara M., Ray S.D.*, 2020. P-Syneprine, ephedrine, p-octopamine and m-syneprine: Comparative mechanistic, physiological and pharmacological properties // *Phytother. Res.* V. 34. № 8. P. 1838–1846.
- Stork N.E., McBroom J., Gely C., Hamilton A.J.*, 2015. New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 112. № 24. P. 7519–7523.
- Sujkowski A., Bazzell B., Carpenter K., Arking R., Wessells R.J.*, 2015. Endurance exercise and selective breeding for longevity extend *Drosophila* healthspan by overlapping mechanisms // *Aging (Albany NY)*. V. 7. № 8. P. 535–552.
- Sujkowski A., Gretzinger A., Soave N., Todi S.V., Wessells R.*, 2020. Alpha- and beta-adrenergic octopamine receptors in muscle and heart are required for *Drosophila* exercise adaptations // *PLoS Genet.* V. 16. № 6. Art. e1008778.
- Sujkowski A., Ramesh D., Brockmann A., Wessells R.*, 2017. Octopamine drives endurance exercise adaptations in *Drosophila* // *Cell Rep.* V. 21. № 7. P. 1809–1823.
- Sujkowski A., Saunders S., Tinkerhess M., Piazza N., Jennens J., et al.*, 2012. dFatp regulates nutrient distribution and long-term physiology in *Drosophila* // *Aging Cell.* V. 11. № 6. P. 921–932.

- Sujkowski A., Wessells R.*, 2018. Using *Drosophila* to understand biochemical and behavioral responses to exercise // *Exerc. Sport Sci. Rev.* V. 46. № 2. P. 112–120.
- Suver M.P., Mamiya A., Dickinson M.H.*, 2012. Octopamine neurons mediate flight-induced modulation of visual processing in *Drosophila* // *Curr. Biol.* V. 22. № 24. P. 2294–2302.
- Tamashiro H., Yoshino M.*, 2014. Signaling pathway underlying the octopaminergic modulation of myogenic contraction in the cricket lateral oviduct // *J. Insect Physiol.* V. 71. P. 30–36.
- Tinkerhess M.J., Ginzberg S., Piazza N., Wessells R.J.*, 2012a. Endurance training protocol and longitudinal performance assays for *Drosophila melanogaster* // *J. Vis. Exp.* № 61. <https://doi.org/10.3791/3786>
- Tinkerhess M.J., Healy L., Morgan M., Sujkowski A., Mathys E., et al.*, 2012b. The *Drosophila* PGC-1 α homolog spargel modulates the physiological effects of endurance exercise // *PLoS One.* V. 7. № 2. Art. e31633.
- Verlinden H., Vleugels R., Marchal E., Badisco L., Pflüger H.J., et al.*, 2010. The role of octopamine in locusts and other arthropods // *J. Insect Physiol.* V. 56. № 8. P. 854–867.
- Walker R.J., Kerkut G.A.*, 1978. The first family (adrenaline, noradrenaline, dopamine, octopamine, tyramine, phenylethanolamine and phenylethylamine) // *Comp. Biochem. Physiol. C. Comp. Pharmacol.* V. 61. № 2. P. 261–266.
- Wang Z., Hayakawa Y., Downer R.G.H.*, 1990. Factors influencing cyclic AMP and diacylglycerol levels in fat body of *Locusta migratoria* // *Insect Biochem.* V. 20. № 4. P. 325–330.
- Watanabe L.P., Riddle N.P.*, 2019. New opportunities: *Drosophila* as a model system for exercise research // *J. Appl. Physiol.* V. 127. № 2. P. 482–490.
- Wegener G.*, 1996. Flying insects: Model systems in exercise physiology // *Experientia.* V. 52. P. 404–412.
- Williams P.M., Couch M.W.*, 1978. Identification of ortho-octopamine and meta-octopamine in mammalian adrenal and salivary gland // *Life Sci.* V. 22. № 23. P. 2113–2120.
- Woodring J.P., McBride L.A., Fields P.*, 1989. The role of octopamine in handling and exercise-induced hyperglycaemia and hyperlipaemia in *Acheta domesticus* // *J. Insect Physiol.* V. 35. № 8. P. 613–617.
- Wu S.F., Xu G., Qi Y.X., Xia R.Y., Huang J., Ye G.Y.*, 2014. Two splicing variants of a novel family of octopamine receptors with different signaling properties // *J. Neurochem.* V. 129. № 1. P. 37–47.
- Yakovlev I.K.*, 2018. Effects of octopamine on aggressive behavior in red wood ants // *Neurosci. Behav. Physiol.* V. 48. P. 279–288.
- Yang Z., Yu Y., Zhang V., Tian Y., Qi W., Wang L.*, 2015. Octopamine mediates starvation-induced hyperactivity in adult *Drosophila* // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 112. № 16. P. 5219–5224.
- Youn H., Kirkhart C., Chia J., Scott K.*, 2018. A subset of octopaminergic neurons that promotes feeding initiation in *Drosophila melanogaster* // *PLoS One.* V. 13. № 6. Art. e0198362.
- Zhou P., Rao Y., Rao Y.*, 2008. A subset of octopaminergic neurons are important for *Drosophila* aggression // *Nat. Neurosci.* V. 11. № 9. P. 1059–1067.
- Zhukovskaya M.I., Polyansky A.D.*, 2017. Biogenic amines in insect antennae // *Front. Syst. Neurosci.* V. 11. Art. 45. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2017.00045>

Behavioral functions of octopamine in adult insects under stressful conditions

M. I. Mezheritskiy*, D. D. Vorontsov, V. E. Dyakonova, I. S. Zakharov

Koltsov Institute of Developmental Biology, RAS

Vavilova str., 26, Moscow, 119334 Russia

**E-mail: m.mezheritskiy@idbras.ru*

Octopamine (OA) functions as a neurotransmitter, neuromodulator, and neurohormone in the insect body. Octopaminergic neurons were found in the nervous system of all studied insect species. OA acts on nerve, muscle, glandular and fat cells through receptors associated with G-proteins, preparing and providing intense physical activity. The concentration of octopamine in the hemolymph increases in response to a wide range of stressful factors, from infection to physical activity, which is consistent with the well-known idea of OA as a “stress hormone” in insects. However, for more than 10 years there has been no analysis of publications on the modulating role of octopamine in connection with various types of complex behavior in insects, including stressful conditions. The current data suggest that the activity of the octopaminergic system is associated with adaptation to physical activity, modulation of aggressive behavior in a situation of intraspecific conflict, avoidance behavior when meeting a predator, feeding and search behavior in conditions of hunger. It is concluded that octopamine at different levels (from modulation of neural ensembles and receptors to energy metabolism) is involved in providing adaptive responses of insects to a wide range of stressful situations.

УДК 575.852, 574.24

СРАВНЕНИЕ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ОТВЕТА НА ТЕПЛОВОЙ И ХОЛОДОВОЙ СТРЕССЫ У *DROSOPHILA MELANOGASTER*

© 2024 г. Д. С. Неизвестный*, Е. Ю. Яковлева

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции

Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*E-mail: neizvestnyy.ds@do-student.ru

Поступила в редакцию 03.06.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 16.11.2023 г.

Молекулярные механизмы ответа на стресс интересны с эволюционной точки зрения, так как часто оказываются под действием естественного отбора. В настоящем исследовании проведен обзор молекулярных механизмов реакции на температурные стрессы на примере модельного организма *Drosophila melanogaster*, у которого данные механизмы изучены довольно подробно. Проведено сопоставление реакции на тепловой и холодовой стрессы, и выделены сходные и специфические молекулярные механизмы ответа на них. Ключевыми процессами, общими для ответов на оба вида стресса, являются повышение экспрессии генов белков теплового шока (heat shock proteins, HSP) и генов семейства Turandot, а также активация серин-треониновой протеинкиназы p38 MAPK. При тепловом стрессе также наблюдается TORC2-опосредованное образование стрессовых гранул, а при холодовом – повышение синтеза кальций-связывающего белка DCA и криопротекторного белка FROST. Некоторое сходство реакций на тепловой и холодовой стрессы может быть объяснено сходным характером наблюдающихся повреждений и многофункциональностью белков, обеспечивающих стрессовые ответы. Вероятно, между толерантностью к тепловому и холодовому стрессам у *D. melanogaster* существует эволюционный компромисс: повышение устойчивости к одному стрессу приводит к снижению устойчивости к другому. Дрозофилы на разных стадиях жизненного цикла демонстрируют различную чувствительность к температурным воздействиям, и механизмы ответа на них также частично различаются. Сопоставление результатов исследований, посвященных эволюции белков, принимающих участие в ответе на температурные стрессы, позволяет заключить, что данные молекулярные механизмы быстро эволюционируют у насекомых, и выводы, полученные на *D. melanogaster*, стоит переносить на других животных, даже в пределах отряда двукрылых, с большой осторожностью. В заключение при помощи базы данных FlyBase была установлена локализация генов, продукты которых участвуют в ответе на температурные стрессы, в геноме дрозофилы. 15 из 21 обсуждаемых в работе генов расположены на третьей хромосоме, из них 10 – на ее правом плече, это позволяет выдвинуть гипотезу об адаптивном сближении генов, белки которых принимают участие в стрессовом ответе в геноме *D. melanogaster*. Возможно, это позволяет точнее синхронизировать регуляцию их экспрессии. Понимание молекулярных механизмов ответа насекомых на температурные стрессы может иметь практическое значение: помочь в предсказании изменений ареалов отдельных видов и их адаптации к быстро изменяющимся климатическим условиям, а также поспособствовать разработке инсектицидов, позволяющих противостоять насекомым-вредителям сельскохозяйственных культур и инвазивным видам.

DOI: 10.31857/S0044459624010024, EDN: wghuxz

Условия окружающей среды могут изменяться в течение геологических эпох, лет, сезонов года, суток и часов. Организмам необходимо адаптироваться к этим изменениям. В настоящей работе под экологическим стрессом будет пониматься любое значение параметра окружающей среды (температуры, pH, солености, влажности, освещенности,

дозы ионизирующего излучения и др.), которое оказывает негативное влияние на функционирование организма, проявляющееся в первую очередь в повышении смертности и снижении фертильности. Ответ (реакция) на стресс может выражаться в любом фенотипическом (биохимическом, физиологическом, поведенческом и др.) изменении,

которое возникает у организма в результате действия стресса на него или его предков. В настоящей работе проведен обзор молекулярных механизмов ответа на тепловой и холодовой стрессы у модельного организма *Drosophila melanogaster*.

Изучение механизмов ответа на температурные стрессы представляет большой интерес по ряду причин. Знание об устойчивости организма к высоким или низким температурам может помочь оценить способность организма адаптироваться к новым температурным режимам, предсказать изменения ареала, а также способность чужеродного для экосистемы вида стать инвазивным. Это особенно актуально в связи с глобальным изменением климата (Lehmann et al., 2020).

Кроме того, выявление общих закономерностей в молекулярно-физиологических реакциях на стресс у насекомых может помочь в разработке инсектицидов, позволяющих противостоять насекомым-вредителям сельскохозяйственных культур и инвазивным видам.

Наконец, изучение реакций на температурные стрессы у *D. melanogaster* представляет научный интерес для эволюционных биологов, так как гены ключевых белков ответа на стресс часто оказываются мишенью отбора в природе (Krebs, Feder, 1997; Anderson et al., 2003) и в лаборатории (McColl et al., 1996; Lerman, Feder, 2001), а механизмы ответа на температурные стрессы у *Drosophila* изменчивы в эволюционном масштабе времени.

МЕХАНИЗМЫ ОТВЕТА НА ТЕПЛОВОЙ СТРЕСС

Как правило, *D. melanogaster* в лабораторных условиях содержат при температуре 25 °C (Stocker, Gallant, 2008). В то же время не все параметры, коррелирующие с приспособленностью, достигают максимума при 25 °C. Так, например, суточная плодовитость (количество вылупившихся яиц за одни сутки) достигает максимума при 28 °C, общее количество отложенных за жизнь яиц — при 24 °C, а продолжительность фертильного периода самки — при 17 °C (David, Clavel, 1969). Тестирование реакции на тепловой стресс обычно проводят при температуре 37 °C (иногда выше), время воздействия в разных работах варьирует от 5 мин до нескольких часов. Показано, что повышение температуры до 37 °C на 2 ч или до 40 °C на 90 мин значительно снижает фертильность, плодовитость и выживаемость имаго *D. melanogaster* (Krebs, Loeschke, 1994; Bubli et al., 1998; Sørensen et al., 2005).

Исследование, в котором независимо тестировались на резистентность к высоким температурам три выборки имаго *D. melanogaster*, собранных в Юго-Восточной Австралии, показало, что уровень экспрессии гена *hsp70* (белок теплового шока HSP70) не имеет статистически значимого влияния на способность переносить тепловой шок (Jensen et al., 2010). Но ген *hsp70*, по-видимому, важен для обеспечения термоустойчивости личинок *D. melanogaster*: трансформация гена *hsp70* термофильной львинки *Stratiomys singleior*, у которой этот ген экспрессируется конститутивно (т.е. не зависимо от внешних условий), в геном *D. melanogaster* сделала личинку дрозофилы гораздо более устойчивой к тепловому стрессу, но не повлияла на устойчивость взрослых дрозофил (Shilova et al., 2018).

За резистентность к тепловому стрессу имаго дрозофилы отвечают белки теплового шока HSP68 и регуляторная некодирующая РНК *hsp-omega*. Аллельное состояние этих генов во многом определяет внутри- и межпопуляционную изменчивость *D. melanogaster* по способности переносить высокие температуры. При адаптации к тепловому стрессу в лабораторных условиях по этим генам идет отбор (McColl et al., 1996). В работе Макколлы и соавт. (McColl et al., 1996) всего 18 поколений отбора в лаборатории привели к существенному изменению частот аллелей *hsp68* и *hsp-omega* в экспериментальной популяции дрозофил.

Кавасаки с соавт. (Kawasaki et al., 2016) установили, что малый белок теплового шока HSP23 участвует в поддержании протеостаза в мышцах, нейронах и глии при тепловом стрессе.

Показано, что при тепловом стрессе у эмбрионов *D. melanogaster* на стадиях 10–17 (по классификации стадий эмбрионального развития дрозофилы (Campos-Ortega, Hartenstein, 1997)) сильнее всего (в 10 раз) повышается экспрессия генов малых белков теплового шока HSP22, HSP26, HSP27 и HSP23 (Leemans et al., 2000). Малые белки HSP, обеспечивающие рефолдинг белков, т.е. возвращение их нативной вторичной и третичной структур, имеют разную клеточную локализацию (HSP22 — в митохондриях, HSP23 и HSP26 — в цитозоле, HSP27 — в ядре), а также разные белки мишени (Morrow et al., 2006).

В лабораторных экспериментах по адаптации *D. melanogaster* к жизни при различных температурах у мух изменяется температура активации белка HSF — транскрипционного фактора, активирующего транскрипцию генов *hsp* (Lerman, Feder, 2001). Чем выше температура культивирования, тем выше температура активации белка HSF и активации экспрессии генов *hsp* соответственно.

Это можно объяснить, с одной стороны, адаптацией к высоким температурам других клеточных компонентов, в результате чего температура перестает быть стрессовой, с другой — вредностью экспрессии гена *hsp* в отсутствии стресса. Авторы статьи показали, что роль фенотипической пластичности и акклиматизации в изменении температуры активации белка HSF невелика, и ее изменение является именно результатом отбора (Lerman, Feder, 2001).

Белки семейства Turandot (Tot) транспортируются гемолимфой и обеспечивают гуморальную реакцию на разные виды стресса. В лабораторных экспериментах по адаптации дрозофил к высоким температурам в череде поколений наблюдается рост экспрессии генов *totA*, *totC*, *totM* и *totX* (половина семейства) (Hsu et al., 2021). По-видимому, белки Tot взаимодействуют с поврежденными белками так же, как и белки HSP, но не внутри клетки, а во внеклеточном пространстве (Ekegren et al., 2001).

Линии дрозофил, нокаутированные по одному из генов *tot* (в данном исследовании А, С, Х), демонстрировали пониженную устойчивость к сильному нагреванию, по сравнению с контролем (Amstrup et al., 2022). Повышение экспрессии генов *tot*, в отличие от генов *hsp*, возникает только в ответ на сильный стресс (причем чем выше температура, тем сильнее повышение экспрессии). Экспрессия запускается медленнее, чем в случае генов *hsp*, но длится существенно дольше (пик экспрессии генов *hsp* достигается через несколько часов, тогда как у генов *tot* — через 1.5 суток) (Amstrup et al., 2022). При этом пик устойчивости к повторному нагреванию у *D. melanogaster* наступает через 60 ч после теплового шока, когда экспрессии и *hsp*, и *tot* возвращаются к обычному уровню (Amstrup et al., 2022). Это позволяет предположить, что существуют и другие клеточные механизмы ответа на тепловой шок, с еще более пролонгированным действием, чем у белков Tot.

В ответ на высокую температуру, а также на осмотический стресс (повышенная концентрация NaCl), у *D. melanogaster* активируется D-МЕКК1-p38 MAPK путь (Inoue et al., 2001). p38 MAPK — это одна из митоген-активируемых серин-треониновых протеинкиназ, группа эволюционно консервативных у эукариот ферментов, участвующих в передаче сигнала на внеклеточные стимулы; D-МЕКК1 — это одна из протеинкиназ MAPK (МАРКК). Иноуэ и соавт. (Inoue et al., 2001) считают D-МЕКК1-p38 MAPK путь универсальным для всех экологических стрессов. Они работали с мухами, мутантными только по гену *D-МЕКК1*. Линию мух, лишенных гена

p38a, удалось получить другому коллективу (Craig et al., 2004). Дрозофилы, мутантные по гену *p38a* (у *D. melanogaster* два паралога гена *p38*: *p38a* и *p38b*, *p38b* у мутантов работало), как и мутанты по гену *D-МЕКК1*, имели нормальный иммунитет, но пониженную устойчивость к тепловому и окислительному стрессам, а также к голоданию. Причем чувствительность к тепловому стрессу была даже выше, чем у мутантов D-МЕКК1 (это объясняется тем, что D-МЕКК1 — не единственный белок, фосфорилирующий фермент p38 MAPK при стрессе). Неожиданным результатом оказалось то, что мутанты по гену *p38a* имеют нормальную устойчивость к осмотическому стрессу. Возможно, ответ на осмотический стресс опосредуется с помощью белка p38 MAPKb.

Важным белковым комплексом, необходимым для обеспечения устойчивости к тепловому стрессу, является серин-треониновая протеинкиназа TORC2. TORC2 — это мультибелковый комплекс, состоящий из четырех субъединиц: Raptor, LST8, Sin1 и Rictor. Были получены две мутантные линии *D. melanogaster* с нефункциональными генами *Rictor* и *Sin1* (Jevtov et al., 2015). Мутантные по этим генам дрозофилы становятся чувствительны к высоким температурам, но не к другим видам стресса. Предполагается, что протеинкиназа TORC2 через фосфорилирование протеинкиназы Akt1 играет ключевую роль в образовании стрессовых гранул¹. У мух, мутантных по гену *Rictor* и, соответственно, лишенных функционального белкового комплекса TORC2, образование стрессовых гранул в большинстве тканей существенно замедляется. Также в стрессовых гранулах накапливаются проапоптотические киназы, поэтому образование стрессовых гранул подавляет апоптоз (Arimoto et al., 2008).

Таким образом, можно выделить три клеточных реакции, которые активируются в ответ на тепловой стресс: рефолдинг (возвращение функциональной конформации) денатурировавшихся белками HSP и Turandot; активация D-МЕКК1-p38 MAPK пути, приводящая к изменению экспрессии генов; образование стрессовых гранул, вызванное белковым комплексом TORC2.

¹ Также цитоплазматические рибонуклеопротеиновые частицы (cytoplasmic ribonucleoprotein particles) — это плотные безмембранные скопления комплексов незаконченной трансляции (белки и РНК), которые образуются в условиях, когда клетка не может правильно закончить трансляцию (Jevtov et al., 2015).

МЕХАНИЗМЫ ОТВЕТА НА ХОЛОДОВОЙ СТРЕСС

Холодовой стресс принято разделять на косвенное холодное воздействие (*indirect chilling injury*) (длительное воздействие умеренно низких температур; обычно 15 °C) и холодовой шок (кратковременное, но сильное понижение температуры; от 0 до –15 °C на время до 6 ч) (Sinclair, Roberts, 2005). Полулетальная температура (температура, при которой за 24 ч погибает половина особей) у *D. melanogaster* составляет 3 °C (Goto, 2000). На клопах *Pyrhocoris apterus* показано, что холодовой шок у насекомых приводит к изменению структуры мембран и нарушению ионного гомеостаза (Košťál et al., 2004). При холодовом шоке насекомое теряет способность поддерживать мышечный потенциал покоя и впадает в ознобовую кому² (Hosler et al., 2000).

У многих экзотермных организмов адаптация к низким температурам сопровождается повышением доли ненасыщенных жирных кислот в клеточной мембране, так как это понижает температуру перехода мембраны из жидкокристаллического в агрегатное состояние геля (переход из жидкокристаллического в гелевое агрегатное состояние сопровождается прекращением латеральной диффузии липидов и образованием перфораций, через которые вытекают ионы, нарушая электрохимический градиент) (Hazel, 1990). Удалось показать, что культивирование *D. melanogaster* при пониженных температурах незначительно изменяет химический состав клеточных мембран (Overgaard et al., 2008). В частности, у мух, выращиваемых при 15 °C, увеличивается доля линолевой кислоты (18 : 2) и уменьшается доля пальмитолеиновой кислоты (16 : 1). Тем не менее общее соотношение насыщенных и ненасыщенных кислот в клеточной мембране дрозофилы остается постоянным.

Несмотря на то, что активность белков HSF и, соответственно, экспрессия генов *hsp* повышаются после охлаждения, мутанты с нефункциональным белком HSF имеют нормальную устойчивость к холоду (Nielsen et al., 2005). Возможно, другие механизмы ответа на холодовой стресс могут компенсировать отсутствие экспрессии гена *hsp*.

Ген *Dca* (*Drosophila cold acclimation*) повышает свою экспрессию при косвенном холодовом воздействии на дрозофил (Goto, 2000). Точная

функция белка DCA остается неясной, но, по-видимому, она связана с регуляцией внутриклеточных концентраций кальция. Белок DCA, играющий ключевую роль в долговременной адаптации к умеренно низким температурам, в ответе на холодовой шок (т.е. на сильное кратковременное понижение температуры) участия не принимает (Sinclair et al., 2007).

Ген *Frost* (*Fst*, белок — FST), как и ген *Dca*, открыт и впервые охарактеризован Шином Гото (Shin G. Goto) (Goto, 2001). Гото зафиксировал увеличение экспрессии этого гена в ответ на холодовой шок и, исходя из аминокислотной последовательности, предположил, что его продукт является белком, секретлируемым во внеклеточное пространство. Позже было показано, что экспрессия гена *Fst* у имаго *D. melanogaster* не изменяется непосредственно в течение холодового шока, а значительно возрастает во время фазы восстановления при 25 °C, достигая максимального, 42-кратного, увеличения, по сравнению с контролем через 2 ч (Colinet et al., 2010). В этом же исследовании 2010 г. было показано, что у дрозофилы с подавленным РНК-интерференцией геном *Fst* скорость выхода из ознобовой комы снижается, а смертность при холодовом шоке увеличивается. Точная функция белка FST остается неясной, но его аминокислотная последовательность дает возможность предположить, что это муциноподобный белок (так называют неоднородную группу сильно гликозилированных белков, ключевым свойством которых является способность образовывать гели). Возможно, белок FST участвует в поддержании целостности клеточных мембран (Colinet et al., 2010). Другой коллектив авторов (Bing et al., 2012) считает, что трехмерная структура белка FST не похожа на муцин, и предполагает, что он может выполнять роль сигнального белка, опосредующего апоптоз. Неожиданный результат дало изучение линии дрозофил с нокаутированным геном *Fst* (*Fst*-null), полученной с помощью CRISPR-опосредованной гомологичной рекомбинации (Newman et al., 2017). Как ни странно, *Fst*-null мухи не имели отличий от контрольных мух по скорости восстановления после холодового шока или смертности в результате него. Но авторы установили, что *Fst*-null самки дрозофил имеют сильно пониженную фертильность после холодового шока. В этой же работе показано, что основной рост экспрессии гена *Fst* наблюдается в мальпигиевых сосудах и кишечнике, где выше и базовый уровень экспрессии этого гена. Авторы статьи считают, что белковый продукт гена *Fst* необходим для защиты яичников от постхолодового повреждения, но для доказательства

² Ознобовая кома (*chill-coma*) — это состояние, при котором мышцы насекомого теряют способность проводить потенциалы действия (Goller, Esch, 1990). Температура впадения в ознобовую кому видоспецифична и у *D. melanogaster* составляет около 7 °C (Hosler et al., 2000).

этого предположения требуется показать, что белок FST транспортируется к яичникам от мест своего синтеза. В пользу этой гипотезы говорят ранее полученные результаты исследования полиморфизма гена *Fst* у диких австралийских популяций *D. melanogaster*: в популяциях, живущих на разных широтах, преобладают разные аллели гена *Fst*, но мухи с разным аллельным состоянием этого гена демонстрировали одинаковые результаты в тестах на холодовой шок (Hoffmann et al., 2012).

Гены семейства Turandot, играющие ключевую роль в ответе на тепловой шок, повышают свою экспрессию и при холодовом шоке (Salehipourshirazi et al., 2017).

Протеинкиназа p38 MAPK активируется при холодовом шоке у табачной белокрылки *Bemisia tabaci* (Li et al., 2012) и мясной мухи *Sarcophaga crassipalpis* (Fujiwara, Denlinger, 2007), однако в случае холодового стресса киназа, активирующая фермент p38 MAPK, неизвестна, а мишени p38 MAPK изучены очень плохо. Одной из мишеней протеинкиназы p38 MAPK при реакции на холодовой стресс является гликогенфосфорилаза — ключевой фермент синтеза глицерина (Fujiwara, Denlinger, 2007). Глицерин обладает криопротекторным действием и повышает концентрацию в ответ на холод как у *Sarcophaga crassipalpis* (Yoder et al., 2006), так и у *D. melanogaster* (Xu et al., 2018).

Итак, при холодовом стрессе, как и при тепловом, повышают свою экспрессию гены *hsp* и Turandot, активируется протеинкиназа p38 MAPK, уникальным для холодового стресса процессом является повышение экспрессии генов криопротекторного белка FROST и кальций-связывающего белка DCA.

ПЕРЕКРЕСТНАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ ИЛИ КОМПРОМИСС?

Теоретически между молекулярными механизмами реакции на разные виды экологического стресса может существовать как перекрестная толерантность (если адаптация к одному виду стресса повышает устойчивость к другому), обусловленная сходными механизмами повреждений, например денатурацией белков, так и эволюционный компромисс (trade-off) (если адаптация к одному виду стресса приводит к снижению устойчивости к другим).

В нескольких исследованиях была показана перекрестная толерантность между холодовым шоком и дегидратацией у коллемболы *Folsomia candida* (Bayley et al., 2001) и таракана *Celatoblatta quinque maculata* (Sinclair, 2000).

Между тепловым и холодовым стрессами у *D. melanogaster* перекрестной толерантности выявлено не было (MacMillan et al., 2009), но наборы генов, повышающие свою экспрессию при этих двух видах стресса, значительно перекрываются (Sørensen et al., 2007) (табл. 1). То есть адаптация к холодовому и тепловому стрессам, по-видимому, может затрагивать одни и те же клеточные системы и гены, но по-разному изменять их работу. С этим предположением хорошо согласуются данные о влиянии аллельного состояния гена *hsr-omega* на устойчивость к тепловому и холодовому стрессам у австралийских популяций *D. melanogaster*: L-аллели связаны с повышенной устойчивостью к низким температурам и пониженной — к высоким температурам, S-аллели — наоборот (Anderson et al., 2003). Но в любом аллельном состоянии экспрессия гена *hsr-omega* повышается при обоих видах стресса.

Как объяснить то, что при холодовом стрессе повышается экспрессия гена *hsp*? Низкие температуры способны приводить к денатурации белков как напрямую (хоть и в меньшей степени, чем высокие), так и за счет изменения pH вследствие нарушения целостности клеточных мембран (Košťál et al., 2004; Bischof, 2005). Накопление денатурированных белков в клетке, в свою очередь, приводит к переходу белков HSF в активную форму и повышению экспрессии генов *hsp* (Shamovsky, Nudler, 2008). Малые белки теплового шока, помимо рефолдинга белков, могут обеспечивать повышение текучести клеточной мембраны в условиях пониженных температур (Tsvetkova et al., 2002).

Таким образом, некоторое сходство реакций на тепловой и холодовой стресс может быть связано, с одной стороны, с перекрывающимся характером повреждений, наблюдающихся при этих видах стресса, с другой — с многофункциональностью белков, обеспечивающих защиту от стрессовых воздействий. Обобщающая схема механизмов ответа на температурные стрессы представлена на рис. 1.

РАСПОЛОЖЕНИЕ ГЕНОВ, АССОЦИИРОВАННЫХ С ТЕПЛОМ И ХОЛОДОВЫМ СТРЕССАМИ, В ГЕНОМЕ *D. MELANOGASTER*

С помощью базы данных FlyBase (Jenkins et al., 2022) мы установили локализацию обсуждаемых в работе генов в геноме *D. melanogaster*.

Как видно из табл. 2, правое плечо третьей хромосомы сильно обогащено генами, участвующими в реакциях на тепловой и холодовой стрессы. Интересно, что ген регукальцина, от которого путем

Таблица 1. Сравнение молекулярных механизмов реакции *D. melanogaster* на тепловой и холодовой стрессы

Молекулярный механизм	Тепловой стресс	Холодовой стресс
Изменение состава клеточных мембран	Не зафиксировано	Линолевой жирной кислоты (18 : 2) становится больше, пальмитолеиновой кислоты (16 : 1) — меньше; средняя насыщенность жирных кислот не изменяется
Активация белков HSF и повышение экспрессия генов <i>hsp</i> (<i>hsp70</i> , <i>hsp68</i> , <i>hsp-omega</i> , <i>hsp22</i> , <i>hsp26</i> , <i>hsp27</i> и <i>hsp23</i>)	Активация белков HSF, мутантные по гену <i>Hsf</i> линии имеют пониженную выживаемость. Гены <i>hsp</i> экспрессируются, и их белковые продукты обеспечивают рефолдинг белков. Наблюдается отбор аллелей гена <i>hsp-omega</i> , понижающих устойчивость к холодовому стрессу	Активация белков HSF, мутантные по <i>Hsf</i> линии имеют обычную выживаемость. Гены <i>hsp</i> экспрессируются, и их белковые продукты обеспечивают рефолдинг белков, малые белки HSP также участвуют в поддержании текучести мембраны. Наблюдается отбор аллелей <i>hsp-omega</i> , понижающих устойчивость к тепловому стрессу
Гены семейства Turandot	Экспрессия повышается, мутанты имеют пониженную жизнеспособность	Экспрессия повышается, жизнеспособность мутантов не исследована
Активация протеинкиназы p38 MAPK(a)	Фосфорилируется протеинкиназой D-MEKK1, повышенная чувствительность мутантов	У дрозофилы не изучена, ортолог активируется у <i>Bemisia tabaci</i> и <i>Sarcophaga crassipalpis</i> , фосфорилирующая киназа не известна
TORC2-опосредованное образование стрессовых гранул	Наблюдается; у мутантов по генам субъединиц белка TORC2 образование стрессовых гранул нарушается, мутанты имеют пониженную устойчивость	Не наблюдается
Рост экспрессии генов <i>Dca</i> и <i>Fst</i>	Не наблюдается	Наблюдается (для гена <i>Dca</i> только при косвенном холодовом воздействии)

Таблица 2. Локализация генов, ассоциированных с реакцией на тепловой и холодовой стрессы

Область генома (цифра — номер хромосомы, R/L — правое / левое плечо)	Гены, находящиеся в данной области
3 R	<i>hsp70</i> , <i>hsp68</i> , <i>hsp-omega</i> , <i>Fst</i> , <i>Dca</i> , <i>totA</i> , <i>totC</i> , <i>totX</i> , <i>p38a</i> , <i>D-MEKK1</i>
3 L	<i>hsp22</i> , <i>hsp26</i> , <i>hsp27</i> , <i>hsp23</i> , <i>hsp83</i>
2 R	<i>Hsf</i> , <i>totM</i> , <i>Sin1</i>
2 L	<i>Raptor</i>
X	<i>Lst8</i> , <i>Rictor</i>

Источник: составлена авторами с использованием базы данных FlyBase (Jenkins et al., 2022), а также (Arboleda-Bustos, Segarra, 2011).

тандемной дупликации произошел *Dca*, находится на X-хромосоме. По-видимому, *Dca* оказался на правом плече третьей хромосомы только после неофункционализации (Arboleda-Bustos, Segarra, 2011).

У пространственной близости генов, белки которых обеспечивают ответ на экологические

стрессы, может быть несколько непротиворечащих друг другу объяснений.

Первое состоит в том, что рассматриваемые гены являются паралогами, возникшими в результате тандемных дупликаций, и мутации не успели привести к их пространственному разделению.

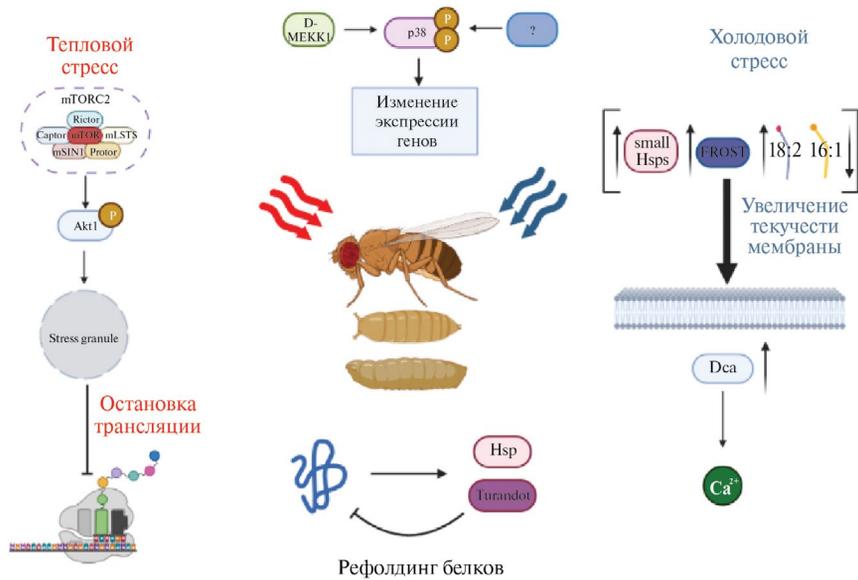


Рис. 1. Обобщающая схема механизмов ответа на температурные стрессы у *D. melanogaster*.

Это предположение может быть справедливо для генов малых белков теплового шока, которые находятся на левом плече третьей хромосомы, и все являются паралогами (Jenkins et al., 2022), но явно не может объяснить скопление неродственных генов на правом плече третьей хромосомы.

Второе может быть таким: естественный отбор поддерживает организмы, у которых гены, сходным образом регулирующие и активирующиеся в ответ на один и тот же стимул, сближены в геноме, так как это делает регуляцию экспрессии более точной (Hurst et al., 2004). Пространственное сближение экспрессирующихся в данных условиях (в ответ на данный стимул) генов должно приводить к уменьшению количества соседних по отношению к ним генов (рис. 2). При экспрессии гена хроматин в его окрестности деконденсируется, что повышает вероятность ошибочной активации соседних генов (Hurst et al., 2004). Соответственно, сближение функционально связанных генов должно приводить к уменьшению количества генов, которые могут быть ошибочно активированы/репрессированы в ответ на данный стимул (Gaunt, 2015). Также пространственное сближение дает возможность функционально связанным генам управляться общим энхансером (сайтом связывания транскрипционного фактора), что позволяет точнее синхронизировать транскрипцию (Gaunt, 2022). Например, у *D. melanogaster* наличие общих энхансеров было показано для HOX-генов комплексов *Vithorax* (Celniker et al., 1990) и *Antennapedia* (Ohtsuki et al., 1998), генов паралогов *nubbin* и *pdm2* (Loker, Mann,

2022) и генов комплекса *bric-a-brac* (*bab*) (Bourbon et al., 2022).

СОПОСТАВЛЕНИЕ РЕАКЦИИ НА ТЕМПЕРАТУРНЫЕ СТРЕССЫ У РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ СТАДИЙ *D. MELANOGASTER*

Разные стадии жизненного цикла *D. melanogaster* демонстрируют различную устойчивость к тепловому стрессу. Показано, что имаго дрозофилы имеют более высокую выживаемость при высоких температурах (37, 38, 39, 40 и 41 °C в течение часа), чем куколки и личинки (Moghadam et al., 2019). При этом тепловое закаливание, т.е. воздействие высоких, но не приводящих к повышению смертности температур (в данном случае 35 °C в течение часа), приводило к сильному снижению смертности преимагинальных стадий при последующем воздействии более высоких температур, не повышало выживаемость однодневных имаго, а выживаемость трехдневных имаго даже снижало (Moghadam et al., 2019).

Большую устойчивость имаго к тепловому стрессу, по сравнению с куколкой, можно объяснить тем, что экстремальные температуры (как низкие, так и высокие) сильно увеличивают энергетические затраты мухи на метаморфоз (Merkey et al., 2011). Причины большей устойчивости имаго, по сравнению с личинкой, остаются неясными.

Меньшую способность имаго к закаливанию можно объяснить эффектом Богерта — адаптивная пластичность поведения ослабляет отбор на

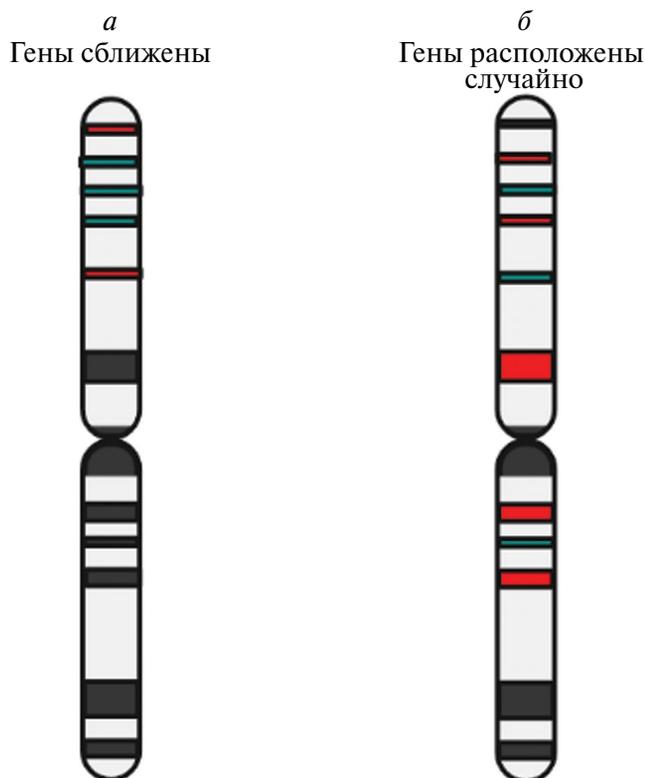


Рис. 2. Сравнение количества соседних генов при (а) сближении совместно экспрессирующихся генов и (б) их случайном расположении. Видно, что в случае варианта а совместно экспрессирующиеся гены (показаны зеленым цветом) имеют меньше соседних генов (показаны красным цветом), что должно снижать вероятность ошибочной активации/репрессии нецелевых генов.

поддержание адаптивной пластичности других фенотипических признаков, в частности физиологических (Bogert, 1949). Можно предположить, что летающее мобильное имаго может избегать теплового стресса путем перелета в более холодный участок, тогда как преимагинальные стадии менее мобильны и непрерывно находятся в своем субстрате (гниющих плодах). Более того, самки *D. melanogaster* не способны оценить температурную пригодность плода для развития яиц и поэтому могут обречь свое потомство на тепловой стресс (Feder et al., 1997).

Дженсен с соавт. (Jensen et al., 2007) исследовали различия выживаемости и способности к закаливанию *D. melanogaster* на разных жизненных стадиях при холодном стрессе (в данном исследовании воздействовали отрицательными температурами, приводящими к смертности половины мух на данной жизненной стадии). Как и в работе Могадама и соавт. (Moghadam et al., 2019), имаго имели большую выживаемость, чем личинки и куколки, в то же время снижение смертности при холодном

шоке после закалывания наблюдалось у имаго, но не наблюдалось у преимагинальных стадий. Авторы исследования объяснили отсутствие закалывания у личинок и куколок тем, что холодное закалывание (снижение температуры с 25 до 0 °C со скоростью 0.25 °C в минуту с последующим поддержанием 0 °C в течение часа) было слишком экстремальным и само снижало выживаемость на этих стадиях. Можно предположить, что отбор поддержал развитие закалывания у имаго при холодном стрессе потому, что в природе мухе сложнее противостоять низкой температуре окружающей среды путем миграции, тогда как при тепловом шоке можно перелететь с прогреваемого участка в тень.

Отдельного внимания заслуживает рассмотрение различий в активации конкретных молекулярных механизмов ответа на стресс в зависимости от жизненной стадии.

Вероятно, некоторые механизмы ответа на стресс универсальны для всех жизненных стадий дрозофилы. Так, в исследовании Джевтова и соавторов (Jevtov et al., 2015) мутантные по генам *Rictor* и *Sin1* (т.е. с нефункциональной серин-треониновой протеинкиназой TORC2) линии дрозофил имели пониженную устойчивость к тепловому шоку на всех стадиях жизненного цикла. Линии дрозофил с нефункциональным белком HSF имеют сниженную выживаемость при тепловом шоке на любых стадиях жизненного цикла, хотя особенно сильно выживаемость снижается в ранних личиночных возрастах (Jedlicka et al., 1997).

Было показано, что белок HSP70 не важен для обеспечения термоустойчивости имаго *D. melanogaster* (Jensen et al., 2010), но играет важную роль в ответе на стресс у личинки (Shilova et al., 2018).

Степень холодной индукции транскрипции гена *Fst* неочевидно зависит от возраста дрозофилы: личинки первого и второго возрастов (L1 и L2), а также стареющие имаго не увеличивают экспрессию гена *Fst* при холодном шоке, при этом личинки L2 имеют высокую конститутивную экспрессию данного гена. В то же время различия в степени холодной индукции и базовой экспрессии гена *Fst*, по-видимому, не влияют на устойчивость к холодному шоку у разных стадий жизненного цикла дрозофилы (Bing et al., 2012).

Метаморфоз у насекомых сопровождается радикальной перестройкой всех систем органов (Consoulas et al., 2000), поэтому существование у дрозофилы различий в механизмах ответа на экологические стрессы не является неожиданным. Понимание различий ответа на стресс на разных жизненных стадиях необходимо для точной оценки способности насекомого адаптироваться

к неблагоприятным факторам окружающей среды, особенно если принять во внимание, что преимагинальные стадии демонстрируют меньшую устойчивость к тепловому и холодному стрессу (Jensen et al., 2007; Moghadam et al., 2019). Тем не менее большая часть исследований влияния теплового и холодного стресса на *D. melanogaster* проводится на имаго, специфика ответа на эти стрессы у преимагинальных стадий остается малоизученной и требует дальнейших исследований.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МЕХАНИЗМОВ ОТВЕТА НА ТЕМПЕРАТУРНЫЕ СТРЕССЫ

В заключение рассмотрим эволюционную историю механизмов ответа на температурные стрессы у *D. melanogaster*.

HSP70 — это древний белок, который обнаруживается у всех клеточных форм жизни (Gupta, Golding, 1993). Нуклеотидная последовательность гена *hsp70* человека на 73% идентична последовательности *D. melanogaster* и на 50% — последовательности *Escherichia coli* (Hunt, Morimoto, 1985).

Вероятно, у общего предка отряда Diptera было два паралога гена *hsp70* (Benedict et al., 1993). У общего предка рода *Drosophila* копий гена *hsp70* также было две. Примерно 10–15 млн лет назад внутри подрода *Sophophora*, объединяющего группы видов *D. melanogaster*, *D. ficusphila*, *D. elegans*, *D. takahashii*, *D. suzukii*, *D. eugracilis*, произошла дополнительная дупликация, которая, по-видимому, была адаптивной: она позволила увеличить индуцибельную (т.е. возникающую только в ответ на стимул) экспрессию гена *hsp70*, что повысило устойчивость личинок к тепловому стрессу. В настоящее время клада дрозофил с дополнительно удвоенными генами *hsp70* включает больше 40 видов. У вида *D. melanogaster* путем тандемной дупликации одного из четырех паралогов общее число копий гена *hsp70* достигло пяти (Bettencourt, Feder, 2001).

Уровень экспрессии гена *hsp70* не влияет на устойчивость имаго к стрессу у *D. melanogaster*, в то время как известно, что у других животных, а именно млекопитающих (Parida et al., 2020), губок (Itskovich et al., 2018) и других насекомых (Su et al., 2018), экспрессия *hsp70* повышается при воздействии высоких температур на взрослое животное, а высокая конститутивная экспрессия *hsp70* обеспечивает высокую термотолерантность у львинок (сем. Stratiomyidae) (Garbuz et al., 2011). Вопрос о том, когда белок HSP70 у имаго дрозофилы утратил роль в реакции на тепловой стресс, остается открытым.

Неожиданным является факт, что *D. melanogaster* с нефункциональной протеинкиназой TORC2 имеет только повышенную чувствительность к нагреванию, но нормальную жизнеспособность и устойчивость к другим видам стресса (Jevtov et al., 2015). У дрожжей мутанты с дефектным ферментом TORC2 имеют пониженную устойчивость не только к тепловому, но и к холодному, осмотическому и окислительному (Weisman, Choder, 2001) стрессам, а также к азотному голоданию (Ikeda et al., 2008). У млекопитающих протеинкиназа TORC2 играет значительную роль в эмбриональном развитии, Rictor-нулевые эмбрионы мышей нежизнеспособны (Shiota et al., 2006).

Ген *Dca* характерен только для подрода *Sophophora*. Предполагается, что он возник в результате дупликации с последовавшей неофункционализацией гена регукальцина (*regucalcin*) после расхождения с подродом *Drosophila*, но до радиации подрода *Sophophora* (Arboleda-Bustos, Segarra, 2011).

Помимо вида *D. melanogaster* ортологи гена *Fst* есть только у шести видов из группы *Melanogaster* (*D. sechellia*, *D. simulans*, *D. yakuba*, *D. erecta*, *D. ananassae* и *D. mauritiana*) (Bing et al., 2012). То есть два гена, кодирующие ключевые белки ответа на холодный стресс, *Dca* и *Fst*, помимо *D. melanogaster*, имеются только у ее ближайших родственников и отсутствуют у подрода *Drosophila* (*Dca*), или даже у большей части представителей подрода *Sophophora* (*Fst*).

Описанные выше существенные особенности ответа на температурный стресс у *D. melanogaster* приводят к выводу, что данные о механизмах реакции на стресс полученные на этом модельном объекте, нужно с большой аккуратностью экстраполировать на другие организмы. Также быстрая эволюция генов, ассоциированных с ответом на температурные стрессы в недавнем прошлом *D. melanogaster*, может осложнить биоинформатический анализ основ адаптации к экстремальным условиям у немодельных двукрылых, так как гены ответа на стресс дрозофилы могут не иметь ортологов у изучаемого насекомого.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение механизмов ответа на температурные стрессы у насекомых имеет фундаментальный научный интерес и в перспективе значительное практическое применение в биотехнологии, сельском хозяйстве и в области защиты окружающей среды. Вопреки ограничениям *D. melanogaster* как модельного организма, связанным с ее отличиями в реакции на стресс, по сравнению с другими животными, данный вид остается удобной

Таблица 3. Некоторые аспекты молекулярных механизмов ответа на температурный стресс у *D. melanogaster*, требующие дальнейших исследований

Аспект	Вопросы, требующие дальнейшего исследования
Тепловой стресс	Необходимо исследовать, чем обеспечивается пик устойчивости к повторному нагреванию имаго через 60 ч после воздействия, когда экспрессия генов <i>hsp</i> и <i>Turandot</i> уже вернулась к базовому уровню (Amstrup et al., 2022). Не изучено влияние теплового стресса на состав клеточных мембран
Холодовой стресс	Требуют изучения различия в ответе на холодовой шок и косвенное холодное воздействие; мутанты с нефункциональным белком HSF имеют нормальную устойчивость к холодному стрессу (Amstrup et al., 2022), хотя при холодном стрессе наблюдается денатурация белков (Košťál et al., 2004; Bischof, 2005). У <i>D. melanogaster</i> не изучена роль p38 MAPK в холодном стрессе, у <i>Sarcophaga crassipalpis</i> неизвестна фосфорилирующая киназа и недостаточно изучены мишени протеинкиназы p38 MAPK; однозначно не установлены точные функции белков DCA и FROST
Перекрестная толерантность или компромисс?	Не исследовано, каков конкретный молекулярный механизм влияния аллельного состояния гена <i>hsp-omega</i> на устойчивость к тепловому и холодному стрессам (Anderson et al., 2003)
Расположение генов, ассоциированных с температурными стрессами, в геноме <i>D. melanogaster</i>	Для проверки гипотезы о неслучайном расположении генов, белковые продукты которых ассоциированы с ответом на температурные стрессы, в геноме <i>D. melanogaster</i> требуется привлечение сложного статистического аппарата, увеличение выборки генов и исследование локализации обсуждаемых генов в геномах других видов <i>Drosophila</i>
Сопоставление реакции на температурные стрессы у разных жизненных стадий <i>D. melanogaster</i>	Требуют изучения причины большей выживаемости имаго при температурном стрессе, по сравнению с личинками (Jensen et al., 2007; Moghadam et al., 2019); по-видимому, требуется протестировать преимагинальные стадии на холодное закаливание в более щадящих условиях, чем условия, созданные в работе Дженсена (Jensen et al., 2007)
Эволюционная пластичность последовательностей генов ответа на температурные стрессы	Необходимо выяснить, как давно белок HSP70 перестал принимать участие в ответе на температурный стресс у имаго предков <i>D. melanogaster</i> ; остается неясным, насколько уникальна быстрая эволюция молекулярных механизмов ответа на температурный стресс для <i>D. melanogaster</i> и какова ее роль в широком географическом распространении этого вида

экспериментальной системой благодаря отработанным методам генетической трансформации, удобствам содержания в лаборатории и широкому географическому распространению. Несмотря на достигнутый в последние десятилетия качественный прогресс в понимании механизмов реакции на температурные стрессы у насекомых в целом и *D. melanogaster* в частности, в этой области остается значительное количество вопросов, требующих дальнейших исследований. Некоторые из этих вопросов приведены в табл. 3.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность коллективу кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ и отдельно Александру Владимировичу Маркову

за внимательное ознакомление с нашей работой и ценные комментарии.

ИНФОРМАЦИЯ О ФИНАНСИРОВАНИИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00156, <https://rscf.ru/project/22-24-00156/>.

ЗАЯВЛЕНИЕ О КОНФЛИКТЕ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ЭТИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Amstrup A.B., Bæk I., Loeschcke V., Givskov Sørensen J.*, 2022. A functional study of the role of Turandot genes in *Drosophila melanogaster*: An emerging candidate mechanism for inducible heat tolerance // *J. Insect Physiol.* V. 143. Art. 104456. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2022.104456>
- Anderson A.R., Collinge J.E., Hoffmann A.A., Kellett M., McKechnie S.W.*, 2003. Thermal tolerance trade-offs associated with the right arm of chromosome 3 and marked by the *hsp-omega* gene in *Drosophila melanogaster* // *Heredity (Edinb.)*. V. 90. P. 195–202. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800220>
- Arboleda-Bustos C.E., Segarra C.*, 2011. The *Dca* gene involved in cold adaptation in *Drosophila melanogaster* arose by duplication of the ancestral regucalcin gene // *Mol. Biol. Evol.* V. 28. P. 2185–2195. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr040>
- Arimoto K., Fukuda H., Imajoh-Ohmi S., Saito H., Takekawa M.*, 2008. Formation of stress granules inhibits apoptosis by suppressing stress-responsive MAPK pathways // *Nat. Cell Biol.* V. 10. P. 1324–1332. <https://doi.org/10.1038/ncb1791>
- Bayley M., Petersen S.O., Knigge T., Köhler H.-R., Holmstrup M.*, 2001. Drought acclimation confers cold tolerance in the soil collembolan *Folsomia candida* // *J. Insect Physiol.* V. 47. P. 1197–1204. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00104-4](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00104-4)
- Benedict M.Q., Cockburn A.F., Seawright J.A.*, 1993. The *Hsp70* heat-shock gene family of the mosquito *Anopheles albimanus* // *Insect Mol. Biol.* V. 2. P. 93–102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.1993.tb00130.x>
- Bettencourt B.R., Feder M.E.*, 2001. *Hsp70* duplication in the *Drosophila melanogaster* species group: How and when did two become five? // *Mol. Biol. Evol.* V. 18. P. 1272–1282. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003912>
- Bing X., Zhang J., Sinclair B.J.*, 2012. A comparison of *Frost* expression among species and life stages of *Drosophila* // *Insect Mol. Biol.* V. 21. P. 31–39. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2011.01108.x>
- Bischof J.C.*, 2005. Thermal stability of proteins // *Ann. N.-Y. Acad. Sci.* V. 1066. P. 12–33. <https://doi.org/10.1196/annals.1363.003>
- Bogert C.M.*, 1949. Thermoregulation in reptiles: A factor in evolution // *Evolution*. V. 3. № 3. P. 195–211. <https://doi.org/10.2307/2405558>
- Bourbon H.G., Benetah M.H., Guillou E., Mojica-Vazquez L.H., Baanannou A., et al.*, 2022. A shared ancient enhancer element differentially regulates the *bric-a-brac* tandem gene duplications in the developing *Drosophila* leg // *PLoS Genet.* V. 18. Art. e1010083. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010083>
- Bubli O.A., Imasheva A.G., Loeschcke V.*, 1998. Selection for knockdown resistance to heat in *Drosophila melanogaster* at high and low larval densities // *Evolution*. V. 52. P. 619–625. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb01661.x>
- Campos-Ortega J.A., Hartenstein V.*, 1997. Stages of *Drosophila* embryogenesis // *The Embryonic Development of Drosophila melanogaster*. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 9–102. https://doi.org/10.1007/978-3-66-22489-2_2
- Celniker S.E., Sharma S., Keelan D.J., Lewis E.B.*, 1990. The molecular genetics of the bithorax complex of *Drosophila*: Cis-regulation in the Abdominal-B domain // *EMBO J.* V. 9. P. 4277–4286. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1990.tb07876.x>
- Colinet H., Fai Lee S., Hoffmann A.*, 2010. Functional characterization of the *Frost* gene in *Drosophila melanogaster*: Importance for recovery from chill coma // *PLoS One*. V. 5. Art. e10925. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010925>
- Consoulas C., Duch C., Bayline R.J., Levine R.B.*, 2000. Behavioral transformations during metamorphosis: Remodeling of neural and motor systems // *Brain Res. Bull.* V. 53. P. 571–583. [https://doi.org/10.1016/S0361-9230\(00\)00391-9](https://doi.org/10.1016/S0361-9230(00)00391-9)
- Craig C.R., Fink J.L., Yagi Y., Ip Y.T., Cagan R.L.*, 2004. A *Drosophila p38* orthologue is required for environmental stress responses // *EMBO Rep.* V. 5. P. 1058–1063. <https://doi.org/10.1038/sj.embor.7400282>
- David J., Clavel M.F.*, 1969. Influence de la température sur le nombre, le pourcentage d'éclosion et la taille des oeufs pondus par *Drosophila melanogaster* // *Ann. Soc. Entomol. Fr.* V. 5. № 1. P. 161–177. <https://doi.org/10.1080/21686351.1969.12278918>
- Ekegren S., Tryselius Y., Dushay M.S., Liu G., Steiner H., Hultmark D.*, 2001. A humoral stress response in *Drosophila* // *Curr. Biol.* V. 11. P. 714–718. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00203-2](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00203-2)
- Feder M.E., Blair N., Figueras H.*, 1997. Oviposition site selection: Unresponsiveness of *Drosophila* to cues of potential thermal stress // *Anim. Behav.* V. 53. P. 585–588. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0333>
- Fujiwara Y., Denlinger D.L.*, 2007. p38 MAPK is a likely component of the signal transduction pathway triggering rapid cold hardening in the flesh fly *Sarcophaga crassipalpis* // *J. Exp. Biol.* V. 210. P. 3295–3300. <https://doi.org/10.1242/jeb.006536>
- Garbuz D.G., Yushenova I.A., Zatssepina O.G., Przhiboro A.A., Bettencourt B.R., Evgen'ev M.B.*, 2011. Organization and evolution of *hsp70* clusters strikingly differ in two species of Stratiomyidae (Diptera) inhabiting thermally contrasting environments // *BMC Evol. Biol.* V. 11. Art. 74. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-74>
- Gaunt S.J.*, 2015. The significance of *Hox* gene collinearity // *Int. J. Dev. Biol.* V. 59. P. 159–170. <https://doi.org/10.1387/ijdb.150223sg>
- Gaunt S.J.*, 2022. Seeking sense in the *Hox* gene cluster // *J. Dev. Biol.* V. 10. Art. 48. <https://doi.org/10.3390/jdb10040048>

- Goller F., Esch H., 1990. Comparative study of chill-coma temperatures and muscle potentials in insect flight muscles // *J. Exp. Biol.* V. 150. P. 221–231. <https://doi.org/10.1242/jeb.150.1.221>
- Goto S.G., 2000. Expression of *Drosophila* homologue of senescence marker protein-30 during cold acclimation // *J. Insect Physiol.* V. 46. P. 1111–1120. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00221-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00221-8)
- Goto S.G., 2001. A novel gene that is up-regulated during recovery from cold shock in *Drosophila melanogaster* // *Gene.* V. 270. P. 259–264. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(01\)00465-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(01)00465-6)
- Gupta R.S., Golding G.B., 1993. Evolution of HSP70 gene and its implications regarding relationships between archaebacteria, eubacteria, and eukaryotes // *J. Mol. Evol.* V. 37. P. 573–582. <https://doi.org/10.1007/BF00182743>
- Hazel J., 1990. The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environment // *Prog. Lipid Res.* V. 29. P. 167–227. [https://doi.org/10.1016/0163-7827\(90\)90002-3](https://doi.org/10.1016/0163-7827(90)90002-3)
- Hoffmann A.A., Blacket M.J., McKechnie S.W., Rako L., Schiffer M., et al., 2012. A proline repeat polymorphism of the *Frost* gene of *Drosophila melanogaster* showing clinal variation but not associated with cold resistance // *Insect Mol. Biol.* V. 21. P. 437–445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2012.01149.x>
- Hosler J.S., Burns J.E., Esch H.E., 2000. Flight muscle resting potential and species-specific differences in chill-coma // *J. Insect Physiol.* V. 46. P. 621–627. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00148-1](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00148-1)
- Hsu S., Belmouaden C., Nolte V., Schlötterer C., 2021. Parallel gene expression evolution in natural and laboratory evolved populations // *Mol. Ecol.* V. 30. P. 884–894. <https://doi.org/10.1111/mec.15649>
- Hunt C., Morimoto R.I., 1985. Conserved features of eukaryotic *hsp70* genes revealed by comparison with the nucleotide sequence of human *hsp70* // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 82. P. 6455–6459. <https://doi.org/10.1073/pnas.82.19.6455>
- Hurst L.D., Pál C., Lercher M.J., 2004. The evolutionary dynamics of eukaryotic gene order // *Nat. Rev. Genet.* V. 5. P. 299–310. <https://doi.org/10.1038/nrg1319>
- Ikeda K., Morigasaki S., Tatebe H., Tamanoi F., Shiozaki K., 2008. Fission yeast TOR complex 2 activates the AGC-family Gad8 kinase essential for stress resistance and cell cycle control // *Cell Cycle.* V. 7. P. 358–364. <https://doi.org/10.4161/cc.7.3.5245>
- Inoue H., Tateno M., Fujimura-Kamada K., Takae-su G., Adachi-Yamada T., et al., 2001. A *Drosophila* MAPKKK, D-MEKK1, mediates stress responses through activation of p38 MAPK // *EMBO J.* V. 20. № 19. P. 5421–5430.
- Itskovich V.B., Shigarova A.M., Glyzina O.Y., Kaluzhnaya O.V., Borovskii G.B., 2018. Heat shock protein 70 (Hsp70) response to elevated temperatures in the endemic Baikal sponge *Lubomirskia baicalensis* // *Ecol. Indic.* V. 88. P. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.055>
- Jedlicka P., Mortin M.A., Wu C., 1997. Multiple functions of *Drosophila* heat shock transcription factor *in vivo* // *EMBO J.* V. 16. P. 2452–2462. <https://doi.org/10.1093/emboj/16.9.2452>
- Jenkins V.K., Larkin A., Thurmond J., 2022. Using FlyBase: A database of *Drosophila* genes and genetics // *Drosophila. Methods in Molecular Biology.* V. 2540 / Ed. Dahmann C. N.-Y.: Humana. P. 1–34. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-2541-5_1
- Jensen L.T., Cockerell F.E., Kristensen T.N., Rako L., Loeschck V., et al., 2010. Adult heat tolerance variation in *Drosophila melanogaster* is not related to Hsp70 expression // *J. Exp. Zool. A. Ecol. Genet. Physiol.* V. 313A. P. 35–44. <https://doi.org/10.1002/jez.573>
- Jensen D., Overgaard J., Sørensen J.G., 2007. The influence of developmental stage on cold shock resistance and ability to cold-harden in *Drosophila melanogaster* // *J. Insect Physiol.* V. 53. P. 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2006.11.008>
- Jevtov I., Zacharogianni M., Oorschot M.M., van, Zadelhoff G., van, Aguilera-Gomez A., et al., 2015. TORC2 mediates the heat stress response in *Drosophila* by promoting the formation of stress granules // *J. Cell Sci.* V. 128. № 14. P. 2497–2508. <https://doi.org/10.1242/jcs.168724>
- Kawasaki F., Koonce N.L., Guo L., Fatima S., Qiu C., et al., 2016. Small heat shock protein-mediated cell-autonomous and nonautonomous protection in a *Drosophila* model for environmental stress-induced degeneration // *Dis. Model Mech.* V. 9. № 9. P. 953–964. <https://doi.org/10.1242/dmm.026385>
- Košťál V., Vambera J., Bastl J., 2004. On the nature of pre-freeze mortality in insects: Water balance, ion homeostasis and energy charge in the adults of *Pyrrhocoris apterus* // *J. Exp. Biol.* V. 207. P. 1509–1521. <https://doi.org/10.1242/jeb.00923>
- Krebs R.A., Feder M.E., 1997. Natural variation in the expression of the heat-shock protein hsp70 in a population of *Drosophila melanogaster* and its correlation with tolerance of ecologically relevant thermal stress // *Evolution.* V. 51. P. 173–179. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02398.x>
- Krebs R.A., Loeschcke V., 1994. Effects of exposure to short-term heat stress on fitness components in *Drosophila melanogaster* // *J. Evol. Biol.* V. 7. P. 39–49. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7010039.x>
- Leemans R., Egger B., Loop T., Kammermeier L., He H., et al., 2000. Quantitative transcript imaging in normal and heat-shocked *Drosophila* embryos by using high-density oligonucleotide arrays // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 97. P. 12138–12143. <https://doi.org/10.1073/pnas.210066997>

- Lehmann P., Ammunét T., Barton M., Battisti A., Eigenbrode S.D., et al., 2020. Complex responses of global insect pests to climate warming // *Front. Ecol. Environ.* V. 18. P. 141–150.
<https://doi.org/10.1002/fee.2160>
- Lerman D.N., Feder M.E., 2001. Laboratory selection at different temperatures modifies heat-shock transcription factor (HSF) activation in *Drosophila melanogaster* // *J. Exp. Biol.* V. 204. P. 315–323.
<https://doi.org/10.1242/jeb.204.2.315>
- Li F., Xia J., Li J., Liu S., Wang X., 2012. p38 MAPK is a component of the signal transduction pathway triggering cold stress response in the MED cryptic species of *Bemisia tabaci* // *J. Integr. Agric.* V. 11. P. 303–311.
[https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(12\)60014-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(12)60014-8)
- Loker R., Mann R.S., 2022. Divergent expression of paralogous genes by modification of shared enhancer activity through a promoter-proximal silencer // *Curr. Biol.* V. 32. P. 3545–3555.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.06.069>
- MacMillan H.A., Walsh J.P., Sinclair B.J., 2009. The effects of selection for cold tolerance on cross-tolerance to other environmental stressors in *Drosophila melanogaster* // *Insect Sci.* V. 16. P. 263–276.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2009.01251.x>
- McCull G., Hoffmann A.A., McKechnie S.W., 1996. Response of two heat shock genes to selection for knock-down heat resistance in *Drosophila melanogaster* // *Genetics.* V. 143. P. 1615–1627.
<https://doi.org/10.1093/genetics/143.4.1615>
- Merkey A.B., Wong C.K., Hoshizaki D.K., Gibbs A.G., 2011. Energetics of metamorphosis in *Drosophila melanogaster* // *J. Insect Physiol.* V. 57. P. 1437–1445.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.07.013>
- Moghadam N.N., Ketola T., Pertoldi C., Bahrndorff S., Kristensen T.N., 2019. Heat hardening capacity in *Drosophila melanogaster* is life stage-specific and juveniles show the highest plasticity // *Biol. Lett.* V. 15. Art. 20180628.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0628>
- Morrow G., Heikkilä J.J., Tanguay R.M., 2006. Differences in the chaperone-like activities of the four main small heat shock proteins of *Drosophila melanogaster* // *Cell Stress Chaperones.* V. 11. P. 51–60.
<https://doi.org/10.1379/CSC-166.1>
- Nielsen M.M., Overgaard J., Sørensen J.G., Holmstrup M., Justesen J., Loeschcke V., 2005. Role of HSF activation for resistance to heat, cold and high-temperature knock-down // *J. Insect Physiol.* V. 51. P. 1320–1329.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.08.002>
- Newman C.E., Toxopeus J., Udaka H., Ahn S., Martynowicz D.M., et al., 2017. CRISPR-induced null alleles show that Frost protects *Drosophila melanogaster* reproduction after cold exposure // *J. Exp. Biol.* V. 220. № 18. P. 3344–3354.
<https://doi.org/10.1242/jeb.160176>
- Ohtsuki S., Levine M., Cai H.N., 1998. Different core promoters possess distinct regulatory activities in the *Drosophila* embryo // *Genes Dev.* V. 12. P. 547–556.
<https://doi.org/10.1101/gad.12.4.547>
- Overgaard J., Tomčala A., Sørensen J.G., Holmstrup M., Krogh P.H., et al., 2008. Effects of acclimation temperature on thermal tolerance and membrane phospholipid composition in the fruit fly *Drosophila melanogaster* // *J. Insect Physiol.* V. 54. P. 619–629.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.12.011>
- Parida S., Mishra S.R., Mishra C., Mohapatra S., Dalai N., et al., 2020. Impact of heat stress on transcriptional abundance of HSP70 in cardiac cells of goat // *Anim. Biotechnol.* V. 31. P. 223–228.
<https://doi.org/10.1080/10495398.2019.1583574>
- Salehipour-shirazi G., Ferguson L.V., Sinclair B.J., 2017. Does cold activate the *Drosophila melanogaster* immune system? // *J. Insect Physiol.* V. 96. P. 29–34.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.10.009>
- Shamovsky I., Nudler E., 2008. New insights into the mechanism of heat shock response activation // *Cell. Mol. Life Sci.* V. 65. P. 855–861.
<https://doi.org/10.1007/s00018-008-7458-y>
- Shilova V.Y., Zatsepina O.G., Garbuz D.G., Funikov S.Y., Zelentsova E.S., et al., 2018. Heat shock protein 70 from a thermotolerant Diptera species provides higher thermoresistance to *Drosophila* larvae than correspondent endogenous gene // *Insect Mol. Biol.* V. 27. P. 61–72.
<https://doi.org/10.1111/imb.12339>
- Shiota C., Woo J.-T., Lindner J., Shelton K.D., Magnusson M.A., 2006. Multiallelic disruption of the *rictor* gene in mice reveals that mTOR complex 2 is essential for fetal growth and viability // *Dev. Cell.* V. 11. P. 583–589.
<https://doi.org/10.1016/j.devcel.2006.08.013>
- Sinclair B.J., 2000. Water relations of the freeze-tolerant New Zealand alpine cockroach *Celatoblatta quinque maculata* (Dictyoptera: Blattidae) // *J. Insect Physiol.* V. 46. P. 869–876.
[https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00193-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00193-6)
- Sinclair B.J., Gibbs A.G., Roberts S.P., 2007. Gene transcription during exposure to, and recovery from, cold and desiccation stress in *Drosophila melanogaster* // *Insect Mol. Biol.* V. 16. P. 435–443.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2007.00739.x>
- Sinclair B.J., Roberts S.P., 2005. Acclimation, shock and hardening in the cold // *J. Therm. Biol.* V. 30. P. 557–562.
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2005.07.002>
- Sørensen J.G., Nielsen M.M., Kruhøffer M., Justesen J., Loeschcke V., 2005. Full genome gene expression analysis of the heat stress response in *Drosophila melanogaster* // *Cell Stress Chaperones.* V. 10. Art. 312.
<https://doi.org/10.1379/CSC-128R1.1>
- Sørensen J.G., Nielsen M.M., Loeschcke V., 2007. Gene expression profile analysis of *Drosophila melanogaster* selected for resistance to environmental stressors //

- J. Evol. Biol. V. 20. P. 1624–1636.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01326.x>
- Stocker H., Gallant P., 2008. Getting Started // *Drosophila*. Methods in Molecular Biology. V. 420 / Ed. Dahmann C. Totowa: Humana Press. P. 27–44.
https://doi.org/10.1007/978-1-59745-583-1_2
- Su Q., Li S., Shi C., Zhang J., Zhang G., et al., 2018. Implication of heat-shock protein 70 and UDP-glucuronosyltransferase in thiamethoxam-induced whitefly *Bemisia tabaci* thermotolerance // J. Pest Sci. V. 91. P. 469–478.
<https://doi.org/10.1007/s10340-017-0880-x>
- Tsvetkova N.M., Horváth I., Török Z., Wolkers W.F., Balogi Z., et al., 2002. Small heat-shock proteins regulate membrane lipid polymorphism // Proc. Natl Acad. Sci. V. 99. P. 13504–13509.
<https://doi.org/10.1073/pnas.192468399>
- Weisman R., Choder M., 2001. The fission yeast TOR homolog, *tor1+*, is required for the response to starvation and other stresses via a conserved serine // J. Biol. Chem. V. 276. P. 7027–7032.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M010446200>
- Xu K., Niu Q., Zhao H., Du Y., Guo L., Jiang Y., 2018. Sequencing and expression characterization of antifreeze protein maxi-like in *Apis cerana cerana* // J. Insect Sci. V. 18.
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iex109>
- Yoder J.A., Benoit J.B., Denlinger D.L., Rivers D.B., 2006. Stress-induced accumulation of glycerol in the flesh fly, *Sarcophaga bullata*: Evidence indicating anti-desiccant and cryoprotectant functions of this polyol and a role for the brain in coordinating the response // J. Insect Physiol. V. 52. P. 202–214.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.10.005>

Molecular genetic mechanisms underlying the response to heat and cold stress in *Drosophila melanogaster*

D. S. Neizvestny*, E. Y. Yakovleva

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Biological Evolution

Leninskie gory, 1, Moscow, 119991 Russia

*E-mail: neizvestny.ds@do-student.ru

Molecular mechanisms of stress response are interesting from an evolutionary point of view, as they are often under natural selection. In this study, we reviewed the molecular mechanisms of reaction to temperature stresses on the example of a model organism *Drosophila melanogaster*, which had been studied in detail. We compared the reactions to heat and cold stresses and identified similar and specific molecular response mechanisms. The key processes common to responses to both types of stress were the increased expression of the HSP (heat shock proteins) and Turandot genes and the activation of serine-threonine protein kinase p38 MAPK. Heat stress also induced TORC2-mediated formation of stress granules, but cold stress led to the increase in the synthesis of calcium-binding protein DCA and cryoprotective protein FROST. Some similarity in reactions to heat and cold stress can be explained by the similar nature of the damage induced by these stresses and the multifunctionality of the proteins that provide stress responses. Probably, there was an evolutionary trade-off between tolerance to heat and cold stress in *D. melanogaster*: an increase in resistance to one stress has led to a decrease in resistance to another. Fruit flies at different life cycle stages demonstrated different sensitivity to temperature influences, and the mechanisms of response to them also partially differed. The comparison of the studies on the evolution of proteins involved in response to temperature stresses allowed us to conclude that these molecular mechanisms evolved rapidly in insects, and the conclusions obtained on *D. melanogaster* should be transferred to other animals, even within the Diptera, with great caution. Using the FlyBase database, we examined the localization of genes whose products were involved in response to temperature stresses in the *Drosophila* genome. 15 out of the 21 genes mentioned in the work were located on the third chromosome, 10 on its right arm. That allowed us to hypothesize an adaptive convergence of these genes in the genome of *D. melanogaster*. Perhaps this helped synchronize the regulation of their expression more precisely. Understanding the molecular mechanisms of insect response to temperature stresses can be of practical importance: to help predict the changes in the species' habitat and their adaptation to rapidly changing climate conditions, as well as to contribute to the development of insecticides that can withstand insect pests and invasive species.

УДК 574.3

ВЫБОР МЕСТООБИТАНИЙ ЛЕСНЫМИ СОВАМИ: РОЛЬ СТРУКТУРЫ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ, КОРМОВОЙ БАЗЫ И МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

© 2024 г. А. В. Шариков^{1, *}, Е. В. Тихонова^{2, **}

¹Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская, 1/1, Москва, 119435 Россия

²Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

*E-mail: avsharikov@ya.ru

**E-mail: tikhonova@nm.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 01.07.2023 г.

Принята к печати 14.01.2024 г.

Настоящая работа посвящена изучению сезонного распределения токующих самцов воробьиного сыча (*Glaucidium passerinum*) и серой неясыти (*Strix aluco*) в зависимости от структуры лесных местообитаний, обилия мелких млекопитающих и присутствия других сов, а также определению соотношения значимости этих трех компонентов среды в зависимости от сезона года. Сбор полевых материалов проводился ежегодно с 2001 по 2011 г. на юго-западе Московской области (55.4594° с. ш., 37.1795° в. д.). Учеты сов и отловы мелких млекопитающих проводились дважды в год – весной и осенью. Для характеристики лесных местообитаний были использованы материалы лесной таксации, собственные данные геоботанических описаний и другие источники. Модельный участок был разделен на 105 квадратов со стороной 200 м. По результатам исследований для каждого квадрата была дана оценка присутствия сов в разные сезоны, а также описаны характеристики местообитаний и состояния кормовой базы. Анализ влияния характеристик местообитаний на токующих самцов сов был проведен с применением алгоритма машинного обучения дерева решений (Boosted Tree Classifier). Нами были построены четыре модели с четырьмя разными зависимыми переменными: ежегодное занятие выделенных квадратов двумя видами сов (есть или нет) отдельно весной и осенью. В качестве независимых переменных выступали: 20 параметров, описывающих структуру леса; характеристики обилия мелких млекопитающих на каждом участке в определенный сезон (15 параметров); нахождение в квадрате или рядом с ним своего или другого вида сов, а также обоих видов в предшествующий сезон (6 параметров). Распределение и максимальная численность токующих сов весной в локальных популяциях определялась прежде всего наличием наиболее благоприятных участков в подходящих лесных местообитаниях. Общий вклад в окончательную модель распределения переменных, связанных с различными параметрами лесных местообитаний, составлял у обоих видов более 55%. Среди них характеристики верхнего древесного яруса были самыми значимыми для обоих видов. Распространенное мнение, что для хищных птиц главный фактор, влияющий на вероятность занятия подходящих территорий, – это высокая численность основных видов жертв, наше исследование не подтвердило. По-видимому, совы ориентируются в первую очередь на определенные параметры местообитаний, а потом уже на благоприятность кормовой базы с последующей коррекцией на присутствие других хищников-миофагов.

DOI: 10.31857/S0044459624010037, EDN: wghqsg

Все ландшафты неоднородны, и это проявляется в разных пространственных масштабах (Forman, 1995). Соотношение и качество местообитаний оказывают влияние на благополучие видов, обитающих в них (Komdeur, 1992; Newton, 2003). Отдельные особи могут получить преимущество, распознав пространственные различия в качестве среды обитания и распределившись

соответствующим образом по территории (Orians, Wittenberger, 1991; Hanski, 1998). Пространственная структура местообитаний влияет на локальные популяции видов в той же степени, что и средние параметры рождаемости и смертности, уровень конкуренции и хищничества (Hanski, 1998).

Лесные виды-генералисты можно найти в самых разных средах обитания. Хотя особи могут

быть равномерно распределены в пространстве, их успех может колебаться в зависимости от наличия ресурсов или других факторов, определяющих качество среды обитания (Harrison, 1993). Таким образом, чтобы лучше понимать требования вида в неоднородном ландшафте, важно определить, какие характеристики среды обитания имеют наибольшее значение.

Особенности пространственных предпочтений описаны для многих видов птиц, обитающих в открытых и в лесных местообитаниях (Sergio, Newton, 2003). Группа ночных хищных птиц в этом отношении изучена значительно меньше. Среди видов сов, обитающих в открытых местообитаниях, такие исследования проводились на ушастых (*Asio otus*) и болотных совах (*A. flammeus*), домовых сычах (*Athene noctua*) и некоторых других (Nieuwenhuys, Leysen, 2001; Волков и др., 2005; Rodriguez et al., 2006). Среди лесных видов наиболее подробные исследования проводились в первую очередь для пятнистой совы (*Strix occidentalis*), что связано с широкомасштабной программой сохранения этого вида в США (Lahaye, Gutiérrez, 1999; May, Gutiérrez, 2002; Seamans, Gutiérrez, 2007).

Оценка доли участков, занятых видом, важна как в программах долгосрочного мониторинга отдельных видов, так и в исследованиях их метапопуляций (Hanski, 1998). В контексте мониторинга вероятность занятия территории может использоваться как показатель, отражающий текущее состояние населения (MacKenzie et al., 2003). Не менее важно изучать факторы, влияющие на вероятность того, что конкретные участки будут заняты. Но здесь возникают методические сложности с определением достоверно значимых для птиц элементов местообитаний, а также сравнение их силы влияния между собой. Дело в том, что большая часть показателей параметров среды коррелирует между собой и их совместное использование в традиционном статистическом анализе (например, построение обобщенных линейных моделей) является сложной задачей. В то же время сейчас разработан широкий спектр алгоритмов (методы машинного обучения — Machine Learning), оптимально подходящих для такого рода анализа, например нейронные сети, ансамбли деревьев решений и другие опорные векторные сети. Один из таких методов — алгоритм машинного обучения дерева решений (Boosted Tree Classifier), который определяет относительную важность различных предикторов, включая нелинейные и интерактивные связи (Ridgeway, 2007; Elith et al., 2008). Подобные деревья решений широко используются в интеллектуальном анализе данных. Цель состоит

в том, чтобы создать модель, которая предсказывает значение целевой переменной на основе нескольких переменных на входе (Амаева, 2015). В нашем случае она позволяет оценить и сравнить значимость множества факторов среды, одновременно воздействующих на пространственную структуру изучаемых видов.

Распределение и численность хищных птиц связаны с наличием кормовой базы в традиционных для них местообитаниях (Галушин, 1966; Wendland, 1972; Зубков, 1986). Особенно это важно для пернатых хищников, которые могут отсутствовать в оптимальных местообитаниях в годы с низкой численностью жертв или в присутствии на территории более крупных конкурентов (Newton, 2010). Но на занятие территорий животными влияет не только доступность и обилие пищи, но и особенности местообитаний, а также наличие видов-конкурентов (Newton, 2003; Демянчик, 2009). Эти параметры могут значимо влиять на ежегодные изменения в пространственной структуре локальных популяций.

Воробьиный сыч (*Glaucidium passerinum*) и серая неясыть (*Strix aluco*) являются одними из самых обычных лесных сов Северной Евразии. Эти два вида питаются преимущественно мелкими млекопитающими, но среди жертв воробьиного сыча в отдельные периоды может сильно увеличиваться доля птиц (Шариков и др., 2009). Различаются эти виды по токовой и кормодобывающей активности: сычи, прежде всего, сумеречные животные, а неясыти — ночные. Воробьиный сыч распространен в широкой полосе хвойных лесов Евразии и обитает в перестойных лесах с преобладанием ели (*Picea abies*), с развитым подростом пихты (*Abies alba*) или ели с кустарниками в нижнем ярусе (Птушенко, Иноземцев, 1968; Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Волков и др., 2005). Ряд авторов отмечают важность для сыча наличия разреженного лесного покрова — старых, хорошо развитых древостоев, перемежающихся открытыми и зарастающими полянами (Kloubec, 1987; Scherzinger, 2004). Серая неясыть населяет очень разнообразные леса, но чаще с доминированием лиственных деревьев и, как правило, наличием старых деревьев, где есть крупные дупла для гнездования (Mikkola, 1983; Cramp, 1985). Эти два вида часто обитают совместно, при этом более крупные неясыти ведут себя достаточно агрессивно по отношению к сычам, вплоть до прямого их поедания (Mikkola, 1983).

Целью нашего исследования стало: 1) изучение сезонного распределения токующих самцов серой неясыти и воробьиного сыча в зависимости от структуры лесных местообитаний, обилия мелких

млекопитающих и присутствия другого вида сов; 2) определение соотношения значимости этих трех компонентов среды в зависимости от сезона года для каждого из видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований. Сбор полевых материалов проводился на территории площадью 20 км² на юге Московской области (55.4594° с. ш., 37.1795° в. д.). При этом большая часть токующих самцов воробьиного сыча и серой неясыти регулярно отмечалась только на одном локальном участке площадью 4.2 км². В дальнейшем в работе обсуждается именно эта территория. Этот участок был разделен на 105 квадратов со стороной 200 м. Расположение квадратов сетки исходно было выбрано случайным образом, без каких-либо привязок к местности. Это сделано для более точного описания особенностей структуры лесных местообитаний, где регистрировались территориальные крики сов.

Сбор данных. Ежегодно с 2001 по 2011 г. исследования проводились с февраля по июнь весной и с сентября по ноябрь — осенью. В итоге каждый из 105 квадратов для определения присутствия сов посещался от двух до шести раз дважды в год. Учеты проводили в сумеречные и ночные часы методом воспроизведения фонограмм сов как на постоянных, так и на дополнительных маршрутах (Шариков, 2016). Отмечались только сидящие токующие самцы или точки первого обнаружения летящей птицы. По результатам учетов была дана качественная оценка присутствия сов в квадрате (есть или нет).

Для характеристики современного состояния лесов изучаемой территории были использованы материалы лесной таксации по Малинскому лесничеству Краснопахорского лесхоза за 1990 и 2000 г., данные геоботанических описаний авторов 1996–2002 гг., литературные и картографические источники (Заугольнова и др., 2000; Тихонова, 2006). В последующие годы данные корректировались в связи с изменениями, происходящими в период исследований. Для уточнения конкретных параметров лесного покрова использовались геоботанические описания, выполненные на квадратной площадке площадью 100 м², с выявлением полного флористического списка сосудистых растений и указанием обилия видов по шкале Браун-Бланке (Тихонова, 2006).

Описание характеристик местообитаний проводили по 41 параметру, которые определялись для каждого квадрата. Все они были поделены на шесть больших категорий (табл. 1). Обилие

конкретных видов деревьев определяли через долю этого вида в квадрате, умноженную на его проективное покрытие. Это более точно описывает не только встречаемость, но и общую густоту полога разных видов деревьев. При обсуждении результатов основное внимание уделялось самым значимым параметрам из каждой категории. Всю территорию можно поделить на три крупных местообитания: из 105 выделенных нами квадратов на исследуемой площадке 31 представляли собой опушки лесов, 21 — лесную пойму небольшой реки Жилетовки, 53 — смешанный лес.

Численность мелких млекопитающих исследовали методом отлова ловушками Геро в весенний (начало марта — начало апреля) и осенний (конец октября — начало ноября) периоды (Наумов, 1963). Линии ловушек выставлялись в трех основных местообитаниях территории исследования: лесной опушке, смешанном лесу и пойме лесной реки. Соответственно, в дальнейшем все выделенные квадраты были соотнесены с этими тремя местообитаниями для оценки численности мелких млекопитающих в разные сезоны года (табл. 1). За все время на территории стационара отработано 4685 ловушко-суток. Ввиду сложности идентификации по останкам видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*) сведения о них объединены.

Статистический анализ. Анализ влияния характеристик местообитаний на сов был проведен в программе R версия 3.6.3 (<https://www.r-project.org/>) с использованием модулей gbm версия 2.1.8 и dismo версия 1.3–3 с применением алгоритма машинного обучения дерева решений — Boosted Tree Classifier (Ridgeway, 2007; Hijmans et al., 2017). Примененный подход предполагает, что отношения между зависимой переменной и предикторами являются сложными, и определяет относительную важность различных предикторов, включая нелинейные и интерактивные связи (Elith et al., 2008). Был применен метод 10-кратной перекрестной проверки (Elith et al., 2008) для определения общих характеристик данных (De'ath, 2007), построения моделей и составления прогнозов по всем параметрам. Окончательные настройки модели ВТС использовали долю пакетирования 0.5 и скорость обучения 0.005 для построения по меньшей мере 1000 деревьев, а также допускали сложные взаимодействия между предикторами, используя сложность дерева 5 (Elith et al., 2008).

Нами были построены четыре модели с четырьмя разными зависимыми переменными: ежегодное занятие выделенных квадратов двумя видами сов (есть или нет) отдельно весной и летом.

Таблица 1. Независимые переменные, использованные при моделировании пространственного распределения воробьиного сыча (*Glaucidium passerinum*) и серой неясыти (*Strix aluco*)

Переменная	Код переменной	Единицы измерения
Общие характеристики лесных местообитаний		
Доля площади квадрата, занятая лесом	For	%
Расстояние до ближайшей опушки	Edge	Метры
Разнообразие типов растительности	Htype	5-бальная шкала
Наличие просек	Cut	Категорийная переменная “0” — нет или “1” — есть
Суммарная доля квадрата, занятая сухостоем	Dtre	Число, относительная величина*
Верхний древесный ярус		
Доля площади квадрата, занятая посадками от площади леса	Cult	Число, относительная величина*
Общая сомкнутость деревьев	Cov	%
Средний возраст леса	Age	Годы
Разнообразие возрастов в древесном ярусе	Hage	4-бальная шкала
Обилие сосны	Pin	Число, относительная величина*
Обилие ели	Spr	
Обилие березы	Bir	
Обилие осины	Asp	
Обилие ольхи (черной и серой)	Ald	
Обилие широколиственных пород (дуб и липа)	Oak	
Подрост (европейская ель)		
Возраст подроста ели	UgA	Годы
Высота подроста ели	UgH	Метры
Доля площади квадрата, занятая подростом ели	Sugr	%
Подлесок		
Сомкнутость подлеска	UsC	%
Доля площади квадрата, занятая подлеском	Sust	
Относительная численность мелких млекопитающих		
Рыжая полевка (весна)	MyoGIS	Особи на 100 ловушек в сутки
Рыжая полевка (осень)	MyoGIA	
Рыжая полевка (осень прошлого года)	MyoGIA2	
Малая лесная мышь (весна)	ApUrS	
Малая лесная мышь (осень)	ApUrA	
Малая лесная мышь (осень прошлого года)	ApUrA2	
Суммарно все виды серых полевок (весна)	MicS	
Суммарно все виды серых полевок (осень)	MicA	

Таблица 1. Окончание

Суммарно все виды серых полевков (осень прошлого года)	MicA2	Особи на 100 ловушек в сутки
Суммарно все виды грызунов (весна)	RodS	
Суммарно все виды грызунов (осень)	RodA	
Суммарно все виды грызунов (осень прошлого года)	RodA2	
Суммарно все виды мелких млекопитающих (весна)	MamS	
Суммарно все виды мелких млекопитающих (осень)	MamA	
Суммарно все виды мелких млекопитающих (осень прошлого года)	MamA2	
Присутствие других сов своего или другого вида		
Воробьиный сыч (весна)	GPs2	Категорийная переменная “0” — нет, “1” — есть в соседнем квадрате, “2” — есть в этом же квадрате
Воробьиный сыч (осень)	GPa2	
Серая неясыть (весна)	SAs2	
Серая неясыть (осень)	SAa2	
Воробьиный сыч (осень прошлого года)	GPaN	Категорийная переменная “0” — нет или “1” — есть
Серая неясыть (осень прошлого года)	SAaN	

Примечание. Данные о наличии/отсутствии встречаемости видов сов определяли по общим и специфическим параметрам лесных местообитаний, плотности мелких млекопитающих и наличием сов. * — величина рассчитана как доля квадрата, покрытая этим видом деревьев или кустарников, и скорректирована с учетом густоты их крон.

В качестве независимых переменных выступали 20 параметров, описывающих структуру леса (табл. 1). Также использовались параметры обилия мелких млекопитающих на каждом участке в определенный сезон (15 параметров): численность рыжей полевки (*Myodes glareolus*), малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*), всех представителей рода серых полевков (*Microtus*), общая численность грызунов и млекопитающих (грызунов и бурозубок) в целом. Указанные виды были выбраны в связи с тем, что они являются основными видами жертв изучаемых сов в этом регионе (Шариков и др., 2009). Помимо этого, в анализе оценивалось влияние на присутствие в квадрате сов в зависимости от нахождения в нем или рядом своего или другого вида, а также обоих видов в предшествующий сезон (табл. 1). Модели сравнивали на предмет их прогностической способности с использованием характеристики площади рабочей кривой (area under curve, AUC) и прогностического отклонения, т.е. объясненной дисперсии модели (Elith et al., 2008). Использовали функцию упрощения для выявления и исключения переменных, которые не улучшали предсказание модели (Elith et al., 2008). Качество модели с AUC более 0.7 считается хорошим. Относительную важность переменных-предикторов визуализировали с помощью подогнанных функций на графиках (Elith et al.,

2008). Сравнение характеристик местообитаний в квадратах при отдельном и совместном обитании сов проводили при помощи непараметрического критерия Манна—Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность сов и основные характеристики лесных местообитаний. Результаты 11-летних исследований территории площадью 20 км² показали, что большая часть воробьиных сычей держалась на небольшой территории площадью 4.2 км². Численность токующих самцов здесь в отдельные годы доходила до 9 особей весной (медиана — 6) и до 8 особей — осенью (медиана — 4) (рис. 1). Число известных гнезд равнялось 4, но, возможно, их было больше, так как полного поиска гнезд специально не проводилось. Серая неясыть более равномерно располагалась на всей территории, в том числе и на упомянутом небольшом участке тоже. На нем численность токующих самцов в отдельные годы доходила до 5 особей весной (медиана — 3) и до 9 особей — осенью (медиана — 2). Число известных гнезд равнялось 2, но, возможно, их тоже было больше. В дальнейшем мы будем обсуждать результаты распределения сов именно на этом небольшом участке, так как там оба вида сов встречались одновременно во все годы исследований.

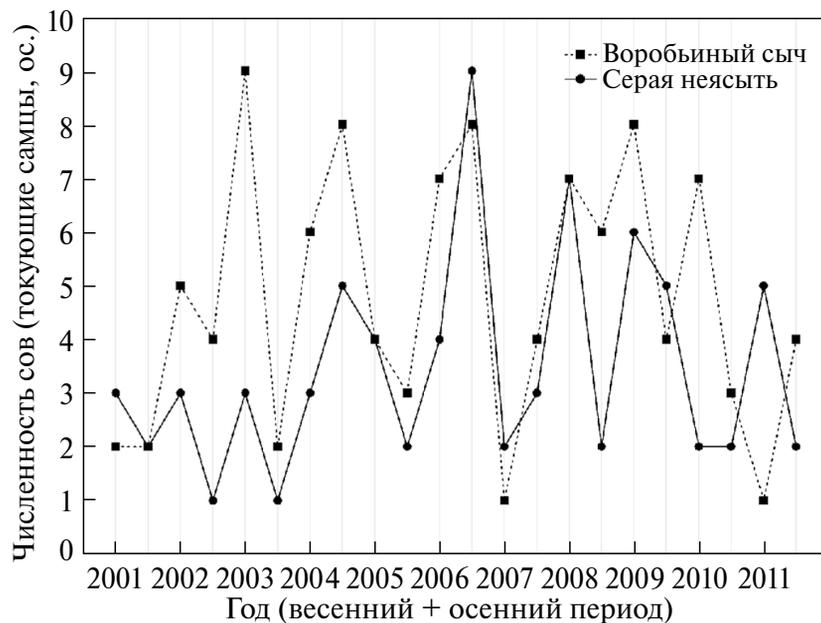


Рис. 1. Динамика численности (для каждого года весной и осенью) токующих самцов обоих видов сов изучаемой территории (основной участок 4.2 км²) в 2001–2011 гг.

Распределение весенних и осенних токующих самцов обоих видов сов на этом участке было неравномерным. Были квадраты более часто используемые, а занятие других зависело от количества сов в каждый данный год.

Большая часть исследуемого участка представлена хвойными и смешанными хвойно-широколиственными лесами с небольшими по площади открытыми участками (мелкие вырубki, валежник и лесные поляны). Основные древесные породы на исследуемой территории представлены елью европейской (*Picea abies*) и сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Также встречаются липа мелколистная (*Tilia cordata*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), береза повислая и белая (*Betula pendula* и *B. alba*), ольха черная и серая (*Alnus glutinosa* и *A. incana*) и осина обыкновенная (*Populus tremula*). Лесной подрост представлен исключительно елью возрастом от 17 до 50 лет. Подлесок состоял из различных растений, но абсолютным доминантом являлась лещина (*Corylus avellana*). Возраст основных древесных пород, как правило, был более 80 лет. Лесные массивы занимали 88% территории, а 12% приходилось на вырубki, окраины полей и лугов, а также других открытых участков.

Численность мелких млекопитающих. Результаты отловов на изучаемой территории выявили присутствие восьми видов мелких млекопитающих: обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), малой бурозубки (*S. minutus*), рыжей полевки, обыкновенной полевки, пашенной полевки (*Microtus agrestis*), полевки-экономки (*M. oeconomus*), малой лесной

мышы и желтогорлой мышы (*Apodemus flavicollis*). Наиболее многочисленными в уловах были рыжая и обыкновенная полевки, а также полевка-экономка. Численность видов и основных групп млекопитающих, важных как потенциальных жертв сов, в трех основных местообитаниях представлена в табл. 2. Общая численность мелких млекопитающих весной была выше в лесных местообитаниях, а осенью — на открытых пространствах, примыкающих к лесу.

Параметры местообитаний и вероятность их использования совами. За все годы исследований сычи из 105 квадратов занимали 56 (53%) в весенний период и 40 (38%) — в осенний. Неясыти наблюдались в 42 квадратах (40%) весной и 32 (31%) — осенью. Помимо этого, оба вида встречались в 17 квадратах (16%) весной и в 11 (10%) — осенью.

Нами были построены четыре модели, описывающие вероятность встречи токующих самцов двух видов сов весной и осенью (табл. 3). Проверка итоговых моделей показала их достаточно хорошую прогностическую силу. Прогностическое отклонение моделей было довольно схожим как для сычей ($AUC_{\text{весна}} = 0.80$ и $AUC_{\text{осень}} = 0.85$) и неясытей ($AUC_{\text{весна}} = 0.76$ и $AUC_{\text{осень}} = 0.72$).

Результаты анализа показали, что вклады параметров структуры леса, численности потенциальных жертв и присутствия своего или другого

Таблица 2. Численность мелких млекопитающих (особи на 100 ловушек в сутки) на исследуемой территории в трех основных типах местообитаний в 2001–2011 гг.

Виды/Группы	Местообитания					
	опушка леса		лесная пойма		смешанный лес	
	медиана	процентиль (± 25%)	медиана	процентиль (± 25%)	медиана	процентиль (± 25%)
Весна						
<i>Myodes glareolus</i>	—*	—*	2.7	1.3 ± 8	6	4 ± 6.7
<i>Sylvaemus uralensis</i>	—*	—*	0	0 ± 0**	0	0 ± 2.7
Все полевки р. <i>Microtus</i>	0	0 ± 1.3	0	0 ± 2.7	0	0 ± 0**
Суммарно грызуны	0.7	0 ± 1.3	2.7	1.3 ± 9.3	6.7	5 ± 9.3
Суммарно мелкие млекопитающие	0.7	0 ± 1.3	3.4	2.7 ± 12	6.7	5 ± 9.3
Осень						
<i>Myodes glareolus</i>	0	0 ± 0**	11.7	1.7 ± 18.7	6.7	1.3 ± 12
<i>Sylvaemus uralensis</i>	0	0 ± 0**	0	0 ± 0**	0	0 ± 5.3
Все полевки р. <i>Microtus</i>	4	0 ± 14	0	0 ± 0**	0	0 ± 0**
Суммарно грызуны	4	0 ± 16	13.3	1.7 ± 21.3	10	4 ± 17.4
Суммарно мелкие млекопитающие	18	0 ± 28	13.3	1.7 ± 26.7	10	4 ± 17.4

Примечание. * — вид полностью отсутствовал в отловах во все годы. ** — единичные особи ловились только в один или два года.

вида совы на территории на распределение сов имеют примерное соотношение 6 : 3 : 1 (табл. 3). И в этом оба вида оказались похожи. Общий вклад в окончательную модель распределения переменных, связанных с характеристиками лесных местообитаний, у воробьиного сыча составлял 55.8 и 58%, а у серой неясыти — 60 и 61.5%. Общий вклад переменных, связанных с численностью мелких млекопитающих, равнялся у воробьиного сыча 25 и 33.4%, а у серой неясыти — 30.6 и 31.3%. Значимость присутствия своего или другого вида совы составляла у воробьиного сыча от 10.8 и 16.9%, а у серой неясыти — 7.1 и 9.3%.

Основной переменной, связанной с распределением воробьиного сыча весной, была общая плотность грызунов прошлой осенью, которая внесла 8.6% в прогноз модели (рис. 2). При плотностях мелких грызунов в предшествующую осень до 12–13 особей на 100 ловушек в день (т.е. при низких и средних значениях) вероятность весеннего занятия территории была достаточно высока

(рис. 2). Вероятность встречи токующего самца сыча также увеличивалась, если: сомкнутость подлеска в квадрате была более 50%; обилие ели в верхнем ярусе было более 3; подрост ели занимал менее 55% площади квадрата, а разнообразие типов растительности имело средние или максимальные значения.

Еще одним положительно значимым параметром стало непосредственное присутствие в квадрате серой неясыти в этот же весенний период. При этом выявлены статистически достоверные отличия параметров местообитаний в квадратах, где встречались только сычи, и в квадратах, где были отмечены одновременно во время одного сезона оба вида (табл. 4). Квадраты при совместном обитании отличались меньшим обилием ели в верхнем ярусе, увеличением количества ольхи и уменьшением площади, занятой подростом ели, т.е. лес сычами выбирался более разреженный и более лиственный, который в целом менее характерен для этого вида.

Таблица 3. Оценка значимости различных параметров, описывающих пространственное распределение воробьиного сыча и серой неясыти, на основе четырех моделей с применением алгоритма машинного обучения дерева решений (Boosted Tree Classifier); значения в таблице показывают процентные вклады переменных в прогнозирование появления сов

Параметры	Воробьиный сыч		Серая неясыть	
	весна	осень	весна	осень
Общие характеристики лесных местообитаний				
For	2.3	2.0	4.9	3.1
Edge	2.3	3.0	1.3	1.8
Htype	4.0	4.6	5.5	3.2
Cut	2.2	0.8	0.6	0.3
Dtre	1.2	2.0	0.7	0.6
Суммарно	12.1	12.4	13.1	8.9
Верхний древесный ярус				
Cult	2.8	2.5	2.0	2.8
Cov	3.3	5.4	4.0	4.7
Age	2.3	2.9	1.9	4.2
Hage	2.5	2.1	3.3	2.9
Pin	3.9	5.7	4.6	5.4
Spr	5.1	4.7	2.3	3.4
Bir	3.3	5.3	2.0	2.5
Asp	2.7	2.1	0.8	1.5
Ald	1.5	2.2	10.1	11.1
Oak	0.1	0.0	0.1	0.0
Суммарно	27.4	32.9	31.1	38.4
Подрост				
UgA	3.0	3.0	2.5	1.0
UgH	1.4	2.3	7.7	2.9
Sugr	4.7	1.8	1.8	4.2
Суммарно	9.1	7.1	12.0	8.2
Подлесок				
Sust	1.8	1.5	2.4	2.1
UsC	5.5	4.2	2.9	2.4
Суммарно	7.2	5.7	5.3	4.5
Суммарно по всем лесным характеристикам	55.8	58.0	61.5	60.0
Относительная численность мелких млекопитающих				
MyoG1S	2.0	5.4	3.6	2.0
MyoG1A	–	1.9	–	3.7
MyoG1A2	5.3	–	3.4	–
ApUaS	0.7	1.2	0.1	0.1
ApUrA	–	1.6	–	1.8

Таблица 3. Окончание

ApUrA2	1.5	—	2.6	—
MicS	1.1	2.4	1.1	0.9
MicA	—	1.3	—	4.8
MicA2	0.5	—	0.6	—
RodS	3.7	2.0	5.9	4.3
RodA	—	2.5	—	5.6
RodA2	8.6	—	3.7	—
MamS	4.2	3.2	3.7	3.4
MamA	—	3.6	—	4.1
MamA2	5.9	—	6.6	—
Суммарно	33.4	25.0	31.3	30.6
Присутствие сов своего или другого вида				
GPs2	—	9.1	3.3	0.7
GPa2	—	—	—	4.5
GPaN	4.4	—	2.4	—
SAs2	5.0	3.2	—	4.1
SAa2	—	4.6	—	—
SAaN	1.4	—	1.5	—
Суммарно	10.8	16.9	7.1	9.3

Примечание. Прочерк означает, что данный параметр в модели не использовался. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1. Полу жирным шрифтом выделены самые значимые параметры в каждой из групп признаков.

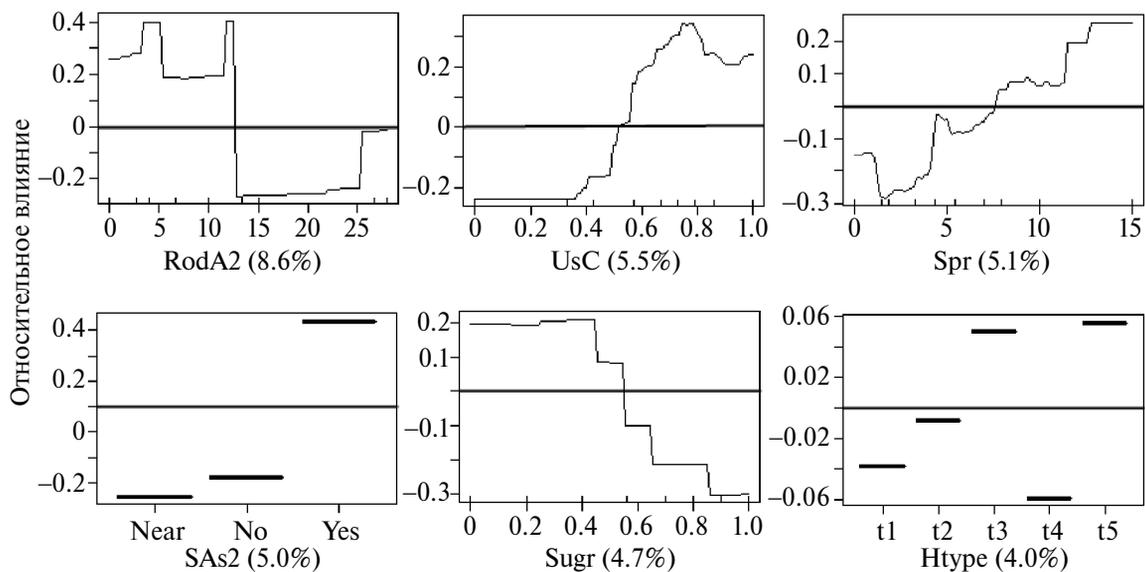


Рис. 2. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на весеннюю встречаемость токующих самцов воробьиного сыча в квадратах. Процент в скобках указывает на относительный вклад каждой переменной в конечную модель. Оси Y находятся на логит-шкале, а жирные горизонтальные линии указывают на эффект нуля (все что выше нее — положительная вероятность встречи, а все что ниже — отрицательная). По оси X отложены значения независимой переменной. Прямая горизонтальная линия графика указывает на отсутствие данных. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

В осенний период сычи чаще отмечались в квадратах, где они были обнаружены этой же весной, и вклад этой переменной в конечную модель составил 9.1% (рис. 3). Никаких различий в осенних местообитаниях у сычей, живущих отдельно, и сычей, живущих совместно с неясытями, не выявлено (табл. 4). Среди параметров верхнего яруса леса наиболее значимым оказалось обилие сосны, при этом вероятность заселения квадрата осенью увеличивалась, если этот показатель был более 14. Из общих характеристик лесных местообитаний наиболее значимым оказалось высокое значение разнообразия типов растительности. Среди параметров, связанных с подростом ели, важным был показатель его возраста. При этом высокие вероятности заселения квадрата сычом были характерны для участков и с молодым подростом (около 20 лет), и со старым (более 40 лет, т.е. по сути уже елями в верхнем ярусе). Сычи чаще токовали на участках с большой сомкнутостью подлеска — более 55%. Из параметров, связанных с кормовой базой сычей, наиболее значимой для занятия участка осенью оказались низкие и средние значения предшествующей весенней численности рыжей полевки (до 4.5 особей на 100 ловушек в день).

Основным параметром, влияющим на весеннюю встречаемость токующих серых неясытей, стало обилие ольхи (серой и черной). Вклад этой переменной в конечную модель составил 10.1% (рис. 4). При этом вероятность заселения квадрата увеличивалась, если показатель был более 14. Оба эти вида ольхи на территории исследования представлены спелыми деревьями, в которых достаточно много дупел подходящего размера для гнездования сов. Среди общих параметров лесных местообитаний наиболее значимым для вероятности заселения квадрата осенью оказалось максимальное значение разнообразия типов растительности. Также высокие вероятности заселения участка серой неясытью были характерны для участков с подростом ели высотой более 6.5 м. Совы чаще встречались на участках с большой сомкнутостью подлеска (более 60%). Из параметров, связанных с кормовой базой серых неясытей, занятие участка было сопряжено с низкой и средней общей численностью мелких млекопитающих в осень, предшествующую данной весне (до 14 особей на 100 ловушек в день). Также было значимым присутствие на участке воробьиного сыча в этот весенний период, но при этом участки при отдельном и совместном обитании отличались незначительно (табл. 4). Разница есть только в уменьшении площади, занятой подростом ели.

Осеннее распределение токующих самцов неясытей так же, как и весной, в большей степени было связано с обилием ольхи в квадрате. Вклад этой переменной в модель составил 11.1% (рис. 5). При этом вероятность заселения квадрата аналогично весне увеличивалась, если показатель был более 14. Отличительной особенностью осеннего распределения неясытей оказалось сравнительно низкое разнообразие типов растительности в квадратах и небольшой площадью, занятой подростом ели (до 55%), т.е. птицы предпочитали обитать в более однородных лесах. Вероятность встречи серой неясыти увеличивалась на участках со средней сомкнутостью подлеска — от 50 до 80%. Из параметров, связанных с кормовой базой сычей, наиболее значимой для занятия участка оказалась высокая (более 6 особей на 100 ловушек в день) осенняя общая численность грызунов. Также было

Таблица 4. Сравнение характеристик лесных местообитаний (только количественные признаки) в квадратах при отдельном обитании воробьиного сыча (BC) или серой неясыти (CH) с квадратами при совместном обитании (BC + CH); использовался критерий Манна—Уитни (значения в таблице; полужирным шрифтом выделены статистически достоверные различия)

	Весна		Осень	
	BC/ (BC + CH)	CH/ (BC + CH)	BC/ (BC + CH)	CH/ (BC + CH)
For	1.6	0.2	1.3	0.7
Edge	1.8	1.1	0.9	1.1
Dtre	0.6	0.2	0.3	0.9
Cult	0.4	-0.2	0.6	1.1
Cov	-0.7	-0.9	-0.9	0.0
Age	1.6	0.9	-0.4	-1.8
Pin	0.3	-0.1	-1.2	-1.9
Spr	3.0	1.0	1.0	0.1
Bir	-0.9	-0.9	1.2	0.0
Asp	0.5	0.3	0.8	0.2
Ald	-2.1	-0.8	0.5	1.1
Oak	-0.3	-0.4	-0.1	-0.3
UgA	0.1	1.2	0.8	-0.3
UgH	0.2	1.3	0.4	-0.2
Sugr	2.1	2.1	1.0	-0.1
UsC	-0.5	-1.1	-0.5	-2.3
Sust	1.8	1.0	0.7	0.1

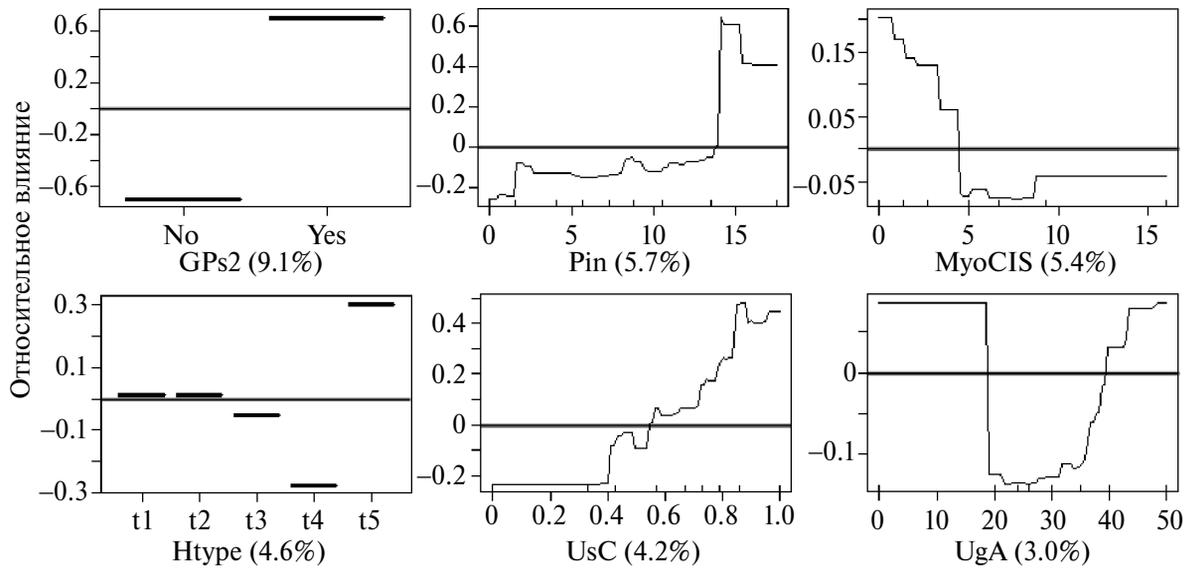


Рис. 3. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на осеннюю встречаемость токующих самцов воробьиного сыча в квадратах. Описание графиков как на рис. 2. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

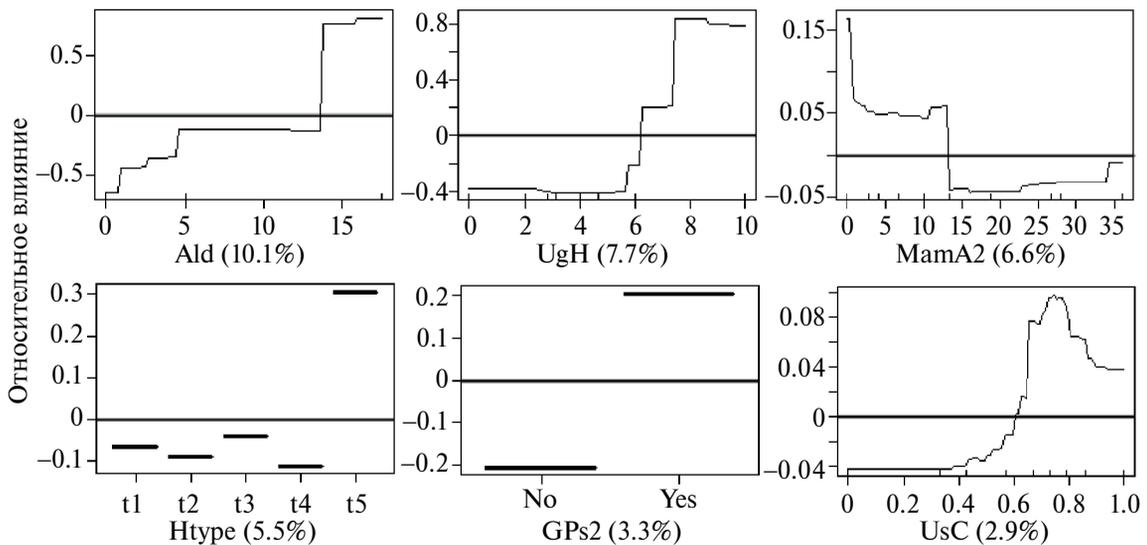


Рис. 4. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на весеннюю встречаемость токующих самцов серой неясыти в квадратах. Описание графиков как на рис. 2. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

значимым присутствием на участке воробьиного сыча в этот осенний период. Но, как и весной, участки при отдельном и совместном обитании отличались незначительно (табл. 4). Разница есть только в уменьшении сомкнутости подлеска.

ОБСУЖДЕНИЕ

Средняя межгодовая плотность воробьиного сыча и серой неясыти на модельной территории

в Южном Подмоскowie, в сравнении с данными из Западной Европы и России, была достаточно высокой (см. обзоры Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Волков и др., 2005). Такую высокую численность сов на этих территориях мы связываем прежде всего с наличием оптимальных для этого вида местообитаний, представленных крупными старовозрастными смешанными лесами с доминированием ели и сосны. Благоприятность таких местообитаний подтверждается и исследованиями

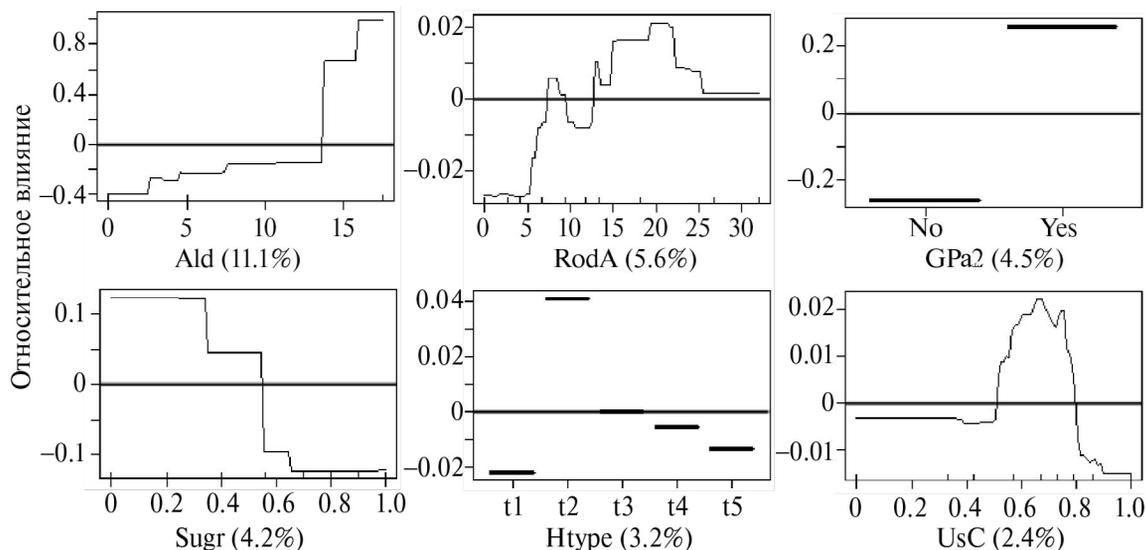


Рис. 5. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на осеннюю встречаемость токующих самцов серой неясыти в квадратах. Описание графиков как на рис. 2. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

в других частях Европы (Voous, 1960; Lörrpenthin, 1967; Федюшин, Долбик, 1967; Пчелинцев, 2004; Пукинский, 2005).

Токующие самцы обоих видов в весенний период чаще отмечались в сильно гетерогенных местообитаниях (с высоким разнообразием типов растительности) с хорошо выраженным подлеском ели. Воробьиный сыч чаще встречался в более густых ельниках с небольшой долей подроста ели. Серая неясыть чаще отмечалась в лиственных участках леса с высоким обилием ольхи и развитым подростом ели. Похожую картину отмечают и в других частях ареала этого вида, где неясыть предпочитает средне- и старовозрастные леса, видовой состав которых, видимо, не имеет значения. В мозаичных местообитаниях ее численность заметно возрастает (Волков и др., 2005). Наличие другого вида на данном участке тоже было значимо для сов, но в большей степени для воробьиного сыча весной. Вероятность встречи обоих видов заметно повышалась при невысокой или средней численности мелких млекопитающих в предзимний период, предшествующий весеннему сезону. В качестве примера можно привести ситуацию осени — начала зимы 2004–2005 гг., когда наблюдалась значительная инвазия воробьиных сычей в Швеции и, по-видимому, в целом в Западной Европе вследствие низкой численности грызунов (Polakowski et al., 2008). На нашей модельной территории, как возможное следствие таких перемещений, весной 2005 г. тоже наблюдалась высокая численность территориальных самцов воробьиного сыча.

В осенний период идет активное расселение и занятие территорий молодыми совами (Mikkola, 1983). Если в конце лета — начале осени наблюдается низкая численность основных видов жертв, то активно перемещаться начинают и взрослые исходно территориальные птицы (Птушенко, Иноземцев, 1968; Mikkola, 1983). Локальное увеличение числа токующих самцов в такие годы связано не столько с высоким обилием жертв, сколько с количеством подходящих свободных участков. По-видимому, параметры местообитаний становятся более значимыми для их выбора, чем обилие кормовой базы. При этом осенью занятые сычом квадраты часто совпадают с весенними, т.е. птицы явно стараются держаться на участках, которые были заняты этим же видом весной либо на этих местах их сменяют кочующие сородичи. Так же, как и весной, сычи предпочитают сильно гетерогенные местообитания с присутствием хвойных пород в древесном ярусе и подросте и с сильно выраженным подлеском. Важность такой структуры для выбора местообитаний воробьиного сыча подтверждается и другими исследованиями в Западной Европе (Kloubec, 1987; Scherzinger, 2004). Исследования в лесах Юрских гор Швейцарии показали, что большинство занятых дупел воробьиных сычей находились на деревьях, окруженных обильным лесным подростом (Henrioux et al., 2003). Это исследование показало, что сычи в целом избегают лесов, лишенных развитого подростка. Наиболее вероятной причиной этого может быть их стратегия охоты на птиц, компенсирующая

потенциальный недостаток основных жертв (мелких млекопитающих). В лесу с большим количеством молодых деревьев птиц больше, чем в местообитаниях с отсутствием подроста. Подобную картину отмечали и в Ленинградской области, где лесных массивов, состоящих исключительно из ели или сосны без подроста и подлеска, сычи также, по-видимому, избегают (Мальчевский, Пукинский, 1983). Низкая весенняя численность рыжей полевки способствует увеличению интенсивности локальных перемещений сычей, а значит, число токующих самцов, осваивающих новые участки, заметно увеличивается. И здесь важная роль отводится рыжей полевке как обычному виду жертвы воробьиного сыча: она может занимать до 50% в спектре питания (Kellomäki, 1977; Jedrzejewska, Jedrzejewski, 1993; Шариков и др., 2009).

Серая неясыть осенью, в отличие от сычей, наоборот, предпочитает держаться в слабогетерогенных участках мелколиственных (ольховых) лесов, со слабо и средне выраженным подростом ели, и хорошо представленным подлеском. Это, скорее всего, связано с тем, что такие местообитания обладают хорошей “укрывающей” способностью, особенно для неясытей, более крупных, чем сычи. Высокая осенняя общая численность грызунов, а также присутствие воробьиного сыча тоже способствуют вероятности встречи осенью самцов серой неясыти в квадрате. Более однообразные и разреженные лесные местообитания, по-видимому, необходимы прежде всего с точки зрения охоты на грызунов, а не на птиц.

Таким образом, распределение и максимальная численность токующих сов весной в локальных популяциях определялась прежде всего наличием наиболее благоприятных участков в подходящих лесных местообитаниях. Правильный выбор подходящих местообитаний — важное условие выживаемости локальных популяций видов (Hanski, 1998; Laaksonen et al., 2004). Общий вклад в окончательную модель распределения переменных, связанных с различными параметрами лесных местообитаний, составлял у обоих видов более 55%. При этом среди них характеристики верхнего древесного яруса в целом были самыми значимыми для обоих видов. Численность потенциальных жертв, прежде всего мелких млекопитающих, тоже, безусловно, влияет на пространственное распределение сов, но уже после оценки птицами характеристик местообитаний. При этом выраженным эффектом обладает как низкая, так и высокая численность потенциальной добычи. Первая стимулирует кочевки сов и в то же время занятие новых (с большей вероятностью свободных от потенциальных конкурентов)

территорий, а вторая влияет на закрепление птиц на данной территории.

Для того чтобы разобраться с состоянием потенциальной кормовой базы на конкретном участке, хищнику требуется потратить достаточно много времени. И здесь для правильной оценки ситуации может помочь наличие своего или другого, сходного по трофическим требованиям вида. В нашем случае у сычей повышалась вероятность заселения квадрата при наличии неясыти (в весенний период) или если в этом квадрате уже присутствовал ранее свой вид (в осенний период). Серая неясыть также реагировала весной и осенью на присутствие сычей. При этом сычи в весенний период при совместном обитании на одном участке с неясытями даже изменяли свои предпочтения параметров лесных местообитаний, как бы “подстраиваясь” под другой вид. У неясытей во все сезоны и у сычей осенью таких подвижек не происходило. Для сычей соседство с более крупной совой весьма опасно, но агрессивное поведение со стороны неясытей и даже возможность погибнуть, по-видимому, значительно компенсируются плюсами от эффективности кормодобывания и расхождением этих видов по времени активности (как токовой, так и охотничьей).

Наблюдаемые закономерности пространственного распределения могут указывать на развитый механизм сосуществования у этих сов, который регулируется качеством и количеством элементов среды обитания, доступностью пищи и видами сов, участвующих во взаимодействиях в масштабе ландшафта (Šotnár et al., 2020). Распространенное мнение, что для хищных птиц самый главный фактор, влияющий на вероятность занятия подходящих территорий, — это высокая численность основных видов жертв, наше исследование не подтвердило. Похожие идеи были высказаны при изучении пространственного распределения ушастой совы на севере Московской области и мохноногого сыча (*Aegolius funereus*) на юге Чешской Республики (Ševčík et al., 2022; Шариков и др., 2023). По-видимому, совы ориентируются в первую очередь на определенные параметры местообитаний, а потом уже на благоприятность кормовой базы с последующей коррекцией на присутствие других хищников-миофагов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко благодарны студентам и аспирантам Московского педагогического государственного университета, участвовавшим в полевых исследованиях, в особенности С.А. Карасёву, С.Ф. Крашенинниковой,

А.С. Кузьмицкому, П.А. Макееву и А.А. Шукурову. Отдельное спасибо О.В. Бурскому, С.Е. Черенкову за творческое и плодотворное обсуждение идей и результатов, изложенных в статье, а также заведующему биостанцией ИПЭЭ РАН “Малинки” И.Ю. Попову за возможность проведения исследований.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве лабораторных объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амаева Л.А.*, 2015. Использование методов интеллектуального анализа данных для моделирования пользователя // Вестн. Казан. технол. ун-та. Т. 18. № 1. С. 320–322.
- Волков С.В., Шариков А.В., Иванов М.Н., Свиридова Т.В., Гринченко О.С.*, 2005. Распределение и численность совообразных в Московской области // Совы Северной Евразии. М. С. 163–186.
- Галушин В.М.*, 1966. Синхронный и асинхронный типы движения системы хищник–жертва // Журн. общ. биологии. Т. 27. № 2. С. 196–208.
- Демяничук В.Т.*, 2009. Численность и биотопическое распределение сов в Западной Белоруссии // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М. С. 274–278.
- Заугольнова Л.Б., Истомина И.И., Тихонова Е.В.*, 2000. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки, Подольский район Московской области) // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 104. Вып. 6. С. 42–52.
- Зубков Н.И.*, 1986. Трофические связи и роль ушастой совы в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Млекопитающие и птицы антропогенного ландшафта Молдавии, и их практическое значение. Кишинев: Штиница. С. 41–59.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б.*, 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. Т. 1. 480 с.
- Наумов Р.Л.*, 1963. Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. 137 с.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А.*, 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. 461 с.
- Пчелинцев В.Г.*, 2004. Распределение и численность некоторых видов сов в пригородных парках Санкт-Петербурга // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России (эколого-фаунистические исследования). СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 121–126.
- Пукинский Ю.Б.*, 2005. Воробьиный сыч. Отряд Собообразные // Птицы России и сопредельных регионов: Собообразные, Козодоеобразные, Стрижеобразные, Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 28–41.
- Тихонова Е.В.*, 2006. Структура лесного покрова водосборного бассейна малой реки в подзоне хвойно-широколиственных лесов центра русской равнины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во РАН. 16 с.
- Федюшин А.В., Долбик М.С.*, 1967. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника. 520 с.
- Шариков А.В.*, 2016. Методы учета сов // Рус. орнитол. журн. Т. 25. № 1243. С. 363–368.
- Шариков А.В., Массальская Т.С., Волков С.В., Ковинька Т.С.*, 2023. Структура и неоднородность местообитаний определяют вероятность успешного гнездования ушастой совы (*Asio otus*, Strigidae, Strigiformes, Aves) // Зоол. журн. Т. 102. № 3. С. 325–334.
- Шариков А.В., Холопова Н.С., Волков С.В., Макарова Т.В.*, 2009. Обзор питания сов в Москве и Подмоскovie // Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М. С. 188–203.
- Crampe S.*, 1985. The Birds of the Western Palearctic. V. 4. Oxford: Oxford Univ. Press. 787 p.
- De'ath G.*, 2007. Boosted trees for ecological modeling and prediction // Ecology. V. 88. P. 243–251. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[243:BTFFEMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[243:BTFFEMA]2.0.CO;2)
- Elith J., Leathwick J.R., Hastie T.*, 2008. A working guide to boosted regression trees // J. Anim. Ecol. V. 77. № 4. P. 802–813. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x>
- Forman R.T.T.*, 1995. Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 610 p.
- Hanski I.*, 1998. Metapopulation dynamics // Nature. V. 396. P. 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>
- Harrison S.*, 1993. Metapopulations and conservation // Large Scale Ecology and Conservation Biology. Oxford: Blackwell Scientific Publishing. P. 111–128.
- Henrioux F., Henrioux J.-D., Walder P., Chopard G.*, 2003. Effects of forest structure on the ecology of Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in the Swiss Jura Mountains // Vogelwelt. V. 124. P. 309–312.
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J.R., Elith J.*, 2017. dismo: Species distribution modeling. R package version 1.1–4. <https://cran.r-project.org/package=dismo>
- Jedrzejewska B., Jedrzejewski W.*, 1993. Summer food of the pygmy owl *Glaucidium passerinum* in Bialowieza

- National Park, Poland // *Ornis Fennica*. V. 70. № 4. P. 196–201.
- Kellomäki E., 1977. Food of the Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in the breeding season // *Ornis Fennica*. V. 54. P. 1–29.
- Kloubec B., 1987. Rozšíření, početnost a ekologické nároky kulíška nejmenšího *Glaucidium passerinum* L. v jižních Čechách // *Avifauna Již. Čech a její změny: Sb. přednáš. České Budějovice*. T. 1. S. 116–136.
- Komdeur J., 1992. Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler // *Nature*. V. 358. P. 493–495. <https://doi.org/10.1038/358493a0>
- Laaksonen T., Hakkarainen H., Korpimäki E., 2004. Lifetime reproduction of a forest-dwelling owl increases with age and area of forests // *Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* V. 271. Suppl. 6. P. 461–464. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0221>
- Lahaye W.S., Gutiérrez R.J., 1999. Nest sites and nesting habitat of the Northern Spotted Owl in Northwestern California // *Condor*. V. 2. P. 324–330. <https://doi.org/10.2307/1369995>
- Löppenthin B., 1967. Danske ynglefugle i fortid og nutid. Odense: Odense Univ. Press. 609 p.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Hines J.E., Knutson M.G., Franklin A.D., 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly // *Ecology*. V. 84. P. 2200–2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>
- May C.A., Gutiérrez R.J., 2002. Habitat association of Mexican spotted owl nest and roost sites in central Arizona // *Wilson Bull.* V. 4. № 4. P. 457–466. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2002\)114\[0457:HAOMSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2002)114[0457:HAOMSO]2.0.CO;2)
- Mikkola H., 1983. Owls of Europe. Calton: Poyser. 397 p.
- Newton I., 2003. Population Limitation in Birds. L.: Academic Press. 597 p.
- Newton I., 2010. Population Ecology of Raptors. L.: T & AD Poyser Ltd. 399 p.
- Orians G.H., Wittenberger J.F., 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection // *Am. Nat.* V. 137. P. 29–49. <https://doi.org/10.1086/285138>
- Polakowski M., Broniszewska M., Skierczyński M., 2008. Sex and age composition during autumn migration of Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in Central Sweden in 2005 // *Ornis Svecica*. V. 18. P. 82–86.
- Ridgeway G., 2007. Generalized Boosted Models: A guide to the gbm package. <http://www.saedsayad.com/docs/gbm2.pdf>
- Rodriguez A., Garcia A.M., Cervera F., Palacios V., 2006. Landscape and anti-predation determinants of nest-site selection, nest distribution and productivity in a Mediterranean population of Long-eared Owls *Asio otus* // *Ibis*. V. 148. № 1. P. 133–145. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00492.x>
- Scherzinger W., 2004. Raufußkauz, Sperlingskauz and Co.—Wie reagieren waldbewohnende Eulenarten auf eine durch Forstwirtschaft verändertes Lebensraumangebot? // *Vogelwelt*. № 3–4. P. 297–307.
- Seamans M.E., Gutiérrez R.J., 2007. Habitat selection in a changing environment: The relationship between habitat alteration and spotted owl territory occupancy and breeding dispersal // *Condor*. V. 109. P. 566–576. <https://doi.org/10.1093/condor/109.3.566>
- Sergio F., Newton I., 2003. Occupancy as a measure of territory quality // *J. Anim. Ecol.* V. 72. P. 857–865. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00758.x>
- Ševčík R., Kloubec B., Riegert J., Šindelář J., Kouba M., Zárybnická M., 2022. Forest structure determines nest box use by Central European boreal owls // *Sci. Rep.* V. 12. № 1. Art. 4735. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08792-y>
- Šotnár K., Obuch J., Pačenovský S., Jarčuška B., 2020. Spatial distribution of four sympatric owl species in Carpathian montane forests // *Raptor J.V.* 14. № 1. P. 1–13. <https://doi.org/10.2478/srj20200002>
- Van Nieuwenhuysse D., Leysen M., 2001. Habitat typology of the Little Owl *Athene noctua* territories in Flanders. Focusing on what really matters Principal Component Analysis and Cluster Analysis // *Oriolus*. V. 67. № 2–3. P. 72–83.
- Voous K.H., 1960. Atlas of European Birds. N.-Y.: Nelson. 284 p.
- Wendland V., 1972. 14-jährige Beobachtungen zur Vermehrung des Waldkauzes (*Strix aluco* L.) // *J. Ornith.* V. 113. № 3. P. 276–286.

Habitat selection in forest owls: The roles of vegetation structure, prey density and competitors

A. V. Sharikov^{a, *}, E. V. Tichonova^{b, **}

^a*Moscow Pedagogical State University*

Malaya Pirogovskaya Str., 1/1, Moscow, 119991 Russia

^b*Center for forest ecology and productivity, RAS*

Profsoyuznaya Str., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

**E-mail: avsharikov@ya.ru*

***E-mail: tichonova@nm.ru*

The study was aimed to the seasonal distribution of calling males of the Pygmy Owl (*Glaucidium passerinum*) and the Tawny Owl (*Strix aluco*) depending on the structure of forest habitats, the abundance of small mammals and the presence of other owls. Moreover, the ratio of the significance of these three predictors depending on the season was determined. The materials were collected annually from 2001 to 2011 in the southwest of Moscow Region (55.4594 N, 37.1795 E). Owls counts and captures of small mammals were carried out twice a year — in spring and autumn. To characterize forest habitats, we used forest inventory materials, own data of geobotanical descriptions and other sources. The model plot was divided into 105 squares with a side of 200 meters. Thus, we determined the presence of owls in different seasons, small mammals' abundance and habitats characteristics for each square. We used a machine learning technique (Boosted Tree Classifier) for estimation of different predictors' influence on the seasonal distribution of calling owls. We created four models with different dependent variables: the annual occupation of the selected squares by Pygmy Owl in spring (1) and autumn (2); the annual occupation of the selected squares by Tawny Owl in spring (3) and autumn (4). The independent variables for each model were: 20 parameters describing the forest structure; the abundance of small mammals at each site in a certain season (15 parameters); presence in the square or next to it of one's own or another species of owls as well as both species in the previous season (6 parameters). The distribution and maximum number of calling males of owls in spring in local populations was determined primarily by the presence of the most favorable sites in suitable forest habitats. The total contribution to the final model of the distribution of variables associated with various parameters of forest habitats was more than 55% for both species. At the same time, among them, the upper tree layer characteristics were the most significant for both species. The widespread suggestion that the main factor influencing on territory occupation by birds of prey is high main prey abundance was not confirmed by our study. Apparently, owls are guided primarily by certain parameters of habitats and then by the favorable food supply, and all this is corrected by the presence of other myophagous predators.

УДК 576.3

КЛЕТОЧНАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ. МИОКАРД. ПЕЧЕНЬ. ОНТОГЕНЕЗ И РЕГЕНЕРАЦИЯ

© 2024 г. В. Я. Бродский^{1, *}, Б. Н. Кудрявцев², Н. Н. Безбородкина^{3, **}

¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет
Университетский пр., 26, Санкт-Петербург, 198504 Россия

³Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*E-mail: brodsky.idb@bk.ru

**E-mail: Natalia.Bezborodkina@zin.ru

Поступила в реакцию 15.05.2023 г.

После доработки 15.10.2023 г.

Принята к печати 15.01.2024 г.

Клеточная (соматическая) полиплоидия – общебиологическое явление, свойственное как одноклеточным, так и многоклеточным животным и растениям. У млекопитающих полиплоидные клетки свойственны всем тканям; иногда они единичны, в некоторых случаях преобладают в органе. Механизм полиплоидизации – обычный, но незавершенный митоз. Причина незавершения митоза – конкуренция процессов пролиферации и дифференцировки, а на уровне генома – нарушения метаболизма циклин-зависимых киназ, некоторых других митотических киназ (AURORA), транскрипционных факторов Ect2, E2F, некоторых регуляторных белков (p53, ламинин, септин), а также компонентов сигнального пути Hippo. Время полиплоидизации ограничено ранним постнатальным онтогенезом и, как показали опыты с трансплантатами сердца, входит в программу развития. Типичный способ умножения генома – смена из цикла в цикл двуядерных и полиплоидных одноядерных клеток. Полиплоидизация клеток необратима и является нормальным механизмом роста органов, а для некоторых клеток – способом дифференцировки. На примере миокарда и печени показано, что состав и численность полиплоидных клеток зависят от условий жизни в раннем постнатальном периоде. После выхода из митотического цикла клетки продолжают расти; постмитотическая гипертрофия – один из основных способов роста миокарда в онтогенезе и единственный при его регенерации. Выявлен резерв роста миокарда при повреждении (инфаркт и др.), связанный с его плоидностью, заложенной в детстве. При повреждении печени млекопитающих в цикл входят все гепатоциты и происходят как деления, так и полиплоидизация клеток. Полиплоидия в онтогенезе вплоть до старения полноценно дополняет восстановление активности тканей и органов.

DOI: 10.31857/S0044459624010047, EDN: wgfksn

Изучение клеточной полиплоидии стало возможным с обнаружения соответствия между числом хромосом и содержанием ДНК в интерфазном ядре и разработкой метода цитофотометрии ДНК. В 1970–1980-е гг. обосновано общебиологическое распространение полиплоидных клеток и их особая значимость у млекопитающих. У них полиплоидные клетки обычны во всех зрелых тканях. В экспериментах определен механизм полиплоидизации, обоснованы ее причины. Данные экспериментальных работ обобщены в монографии, изданной в Кембридже (Brodsky, Uryvaeva, 1985). Исследования продолжались во многих лабораториях, и в 2020–2022 гг. опубликованы новые

обзоры (Donne et al., 2020; Kirillova et al., 2021; Bailey et al., 2021; Anatskaya, Vinogradov, 2022). Общая их черта – игнорирование работ, выполненных до 2000 г. В результате предлагаются маловероятные или даже неверные представления о механизме умножения генома, причинах полиплоидизации клеток в онтогенезе и ее значимости в онтогенезе и при регенерации.

Задача настоящей статьи – рассмотреть экспериментальные данные об основах клеточной полиплоидии. Также приведены новые значимые результаты молекулярной генетики, перспективные для понимания останковки митоза при образовании двуядерных и одноядерных полиплоидных клеток.

Основные объекты исследования в давних и современных работах — гепатоциты печени и кардиомиоциты желудочков сердца млекопитающих. Обсуждаются современные данные об их развитии в онтогенезе и в процессе регенерации.

КЛЕТОЧНАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ В СЕРДЦЕ

Взрослые животные

Данные относятся к миоцитам желудочков сердца. Изучение срезов миокарда выявило сходные размеры ядер и привело к выводу о диплоидности кардиомиоцитов. Уже в первых исследованиях изолированных клеток обнаружено множество двуядерных клеток, т.е. как минимум тетраплоидных по суммарному геному — до 80% у крысы (Коган и др., 1976). Затем цитофотометрия ДНК подтвердила тетраплоидию и выявила октаплоидные двуядерные, а также одноядерные полиплоидные кардиомиоциты. Число диплоидных и полиплоидных клеток сходно в левом и правом желудочках изученных видов млекопитающих и мало отличается в разных слоях миокарда мыши и человека (Brodsky, 1991). В предсердиях полиплоидия выражена слабее, чем в желудочках, но миоциты с умноженным геномом есть и здесь. У всех изученных млекопитающих в желудочках нашли более 50% двуядерных клеток, минимально тетраплоидных по суммарному геному (табл. 1). Обычны в миокарде и многоядерные клетки.

Исследование ploидности кардиомиоцитов миокарда у разных видов взрослых птиц показало полиплоидизацию со значительным преобладанием двуядерных клеток (Anatskaya et al., 2001). Немало многоядерных кардиомиоцитов с 3–8 диплоидными ядрами.

Отметим, что у тритона (Oberpriller et al., 1988) и рыб *Danio rerio* (Poss et al., 2002) миокард диплоидный. Такой миокард способен ответить на повреждение пролиферацией кардиомиоцитов и восстановлением структуры и функций сердца (Ellman et al., 2021). Ранее во многих работах было показано, что у тритона после повреждения глаза сетчатка полноценно восстанавливается из диплоидных клеток пигментного эпителия. В специальных исследованиях отмечены различия свойств пигментного эпителия у тритона и млекопитающих (Лопашов, Строева, 1963). Подобные исследования сердца рыб и тритона чрезвычайно перспективны. Уже показано, что полиплоидизация миокарда рыбы *D. rerio* ликвидирует способность к регенерации (Gonzalez-Rosa et al., 2018). В отличие от данио, миокард атлантического лосося содержит много двуядерных клеток (около 30% $2c \times 2$ и 4%

$4c \times 2$; c — количество ДНК, соответствующее n — хромосомному набору — $16n$, $64n$ и т.д.), есть одноядерные $4c$ и $8c$ (Мартынова и др., 2002). Не известно, как у лосося происходит регенерация. Скорее всего, не только диплоидия — фактор регенерации. Но на этот материал стоит обратить внимание, как это делается при сравнении регенерации сетчатки тритона и мыши (Grigoryan, 2022).

Изменения пролиферации кардиомиоцитов в онтогенезе

Все ткани новорожденных млекопитающих диплоидные. После рождения крысы или человека клетки делятся, умножая число клеток в органе. Через 3–4 дня в сердце и в печени многие полные митозы сменяются неполными, приводя к образованию двуядерных и одноядерных полиплоидных клеток (Brodsky et al., 1985b). Затем в 7–14 дни число митозов у крысы или мыши резко уменьшается, а к 20-му дню митозы в миокарде необратимо блокируются. При внимательном изучении десятков тысяч срезов миокарда взрослых мышей и крыс митозы не были найдены даже после значительных повреждений сердца (Румянцев, 1982). Не найдены и изменения в ploидности кардиомиоцитов.

Полиплоидизация миокарда перепела завершается в первые 40 дней после вылупления, ко времени полного завершения роста птицы (Anatskaya et al., 2001). Далее ploидность не изменяется. У взрослых птиц преобладают двуядерные миоциты, около половины всех клеток.

Митозы в миокарде блокируются у мыши или крысы к 20–21-му дню после рождения, у человека примерно к 10 годам. Изучение трансплантатов миокарда показало врожденную внутреннюю программу остановки пролиферации (делений и полиплоидизации кардиомиоцитов). В Мичиганском университете трансплантировали кусочки миокарда новорожденной крысы под капсулу почки взрослой крысы; в Москве фотометрировали ДНК и определяли кинетику двуядерных кардиомиоцитов (Brodsky et al., 1988). Клетки в трансплантате делились и полиплоидизировались в те же сроки, что в сердце *in situ*.

Давно предполагалось, что митозы в миокарде прекращаются по мере дифференцировки миофибрилл. Румянцев (Rumyantsev, 1977) отметил, что дезорганизация миофибрилл во время митозов нарушает развитие сердца в раннем онтогенезе. Остановка митозов становится условием дифференцировки клеток.

Кардиомиоциты, вышедшие из цикла, продолжают расти, интенсивно синтезируя белок. Крыса растет всю жизнь; к концу жизни, 2–3 годам, вес

Таблица 1. Клеточная полиплоидия в печени и миокарде левого желудочка сердца млекопитающих (Brodsky, Uryuаeva, 1985; Brodsky, 1991; Кудрявцев и др., 1997; Vinogradov et al., 2001; Derks, Bergmann, 2020): + 70–90%, ± 40–50%, – 5–10%, пустые ячейки – нет достоверных данных

	Печень	Миокард
Человек <i>Homo sapiens</i>	–	+
Шимпанзе <i>Pan troglodytes</i>	±	
Бонобо <i>Pongo pygmaeus</i>	–	
Горилла <i>Gorilla gorilla</i>	–	
Резус <i>Rhesus monkey</i>		+
Макака <i>Macaca mullata</i>	–	+
Лисица <i>Vulpes vulpes</i>	–	+
Песец <i>Alopex lagopus</i>	–	+
Норка <i>Mustella vison</i>	–	+
Енотовидная собака <i>Nycteretus procyonoides</i>	–	
Выдра <i>Lutra lutra</i>	–	
Гепард <i>Acinomyx jubatus</i>	+	
Собака <i>Canis familiaris</i>	–	+
Кошка <i>Felis catus</i>	–	+
Рысь <i>Felix lynx</i>	–	
Мышь <i>Mus musculus</i>	+	+
Крыса <i>Rattus rattus</i>	+	+
Полевка <i>Microtus fortis</i>	±	
Полевка <i>M. sahalensis sachalinensis</i>	±	
Полевка <i>M. subarvalis</i>	±	
Полевка <i>M. ochrogaster</i>	+	
Суслик <i>Spermophilus pygmaeus</i>	+	
Кролик <i>Oryctolagus cuniculus</i>	–	+
Морская свинка <i>Cavia porcellus</i>	–	+
Лошадь <i>Equus caballus</i>	–	+
Зебра <i>Equus zebra</i>	–	
Свинья <i>Sus scrofa</i>	–	+
Пекари <i>Tayassu tajacu</i>	–	
Корова <i>Bos taurus</i>	–	+
Лось <i>Alces alces</i>	–	
Коза <i>Capra hircus</i>	–	+
Овца <i>Ovis aries</i>	–	+
Олень северный <i>Rangifer tarandus</i>	–	
Косуля <i>Capreolus capreolus</i>	–	
Антилопа <i>Orix dammah</i>	–	
Жираф <i>Giraffa camelopardalis</i>	–	+
Еж <i>Erinaceus europeus</i>	–	
Ехидна <i>Tahyglossus aculeatus</i>	–	
Кенгуру <i>Macropus agilis</i>	+	+
Кенгуру <i>M. kanguru giganteus</i>	±	
Кенгуру <i>M. rufogriseus</i>	–	

ее тела достигает 500–600 г. Растет и миокард, но только за счет увеличения массы непролиферирующих клеток.

На рис. 1 приведена обобщенная схема роста миокарда мышцы до года ее жизни. В первые дни после рождения вес миокарда увеличивается примерно на треть за счет делений клеток, в это время диплоидных. Последующая полиплоидизация, укрупнение клеток приводят к увеличению массы миокарда более чем в 2 раза, а постмитотический рост цитоплазмы — еще в 4 раза. У человека вес сердца увеличивается наиболее интенсивно в первые годы жизни и в период полового созревания, до 18 лет. Митозы в кардиомиоцитах человека прекращаются в 9–12 лет (Takamasu et al., 1983). Поскольку в миокарде человека нашли размножение миоцитов и последующую полиплоидизацию, а затем и рост цитоплазмы, схема на рис. 1 может характеризовать и кинетику роста миокарда человека. Но конкретный вклад разных способов роста миокарда человека еще предстоит выяснить.

В исследовании патологоанатомического материала сердца человека (Brodsky et al., 1991) была найдена значительная вариабельность плоидности кардиомиоцитов в миокарде здоровых людей (Brodsky et al., 1993, 1994). Исследование миокарда крыс и мышей, взятых из вивария, показывало большое сходство индивидуальных значений плоидности, хотя некоторая вариабельность отмечена и у них. В разные дни трехнедельного периода после рождения крыс варьирует и митотический индекс кардиомиоцитов (Большакова, 1980).

Как показали наши экспериментальные исследования развития сердца мыши (Brodsky et al., 1985a), одной из причин вариабельности плоидности клеток могут быть различия в режиме питания после рождения. Обычно мыши или крысы выращивают 7–8 сосунков у одной кормилицы. Такую группу брали как контроль. Были еще две группы: в одной к кормилице подсаживали 16 сосунков, в другой — только 4. Ко дню отъема, переходу к самостоятельному питанию на 21-е сутки после рождения, обильно питающиеся мышата (4 у кормилицы) весили значительно больше, чем слабо питающиеся; их сердце весило вдвое больше. Так же отличалось и содержание белков в желудочковых миоцитах. Численность кардиомиоцитов у быстро растущих мышей ко дню отъема была на 20% больше, чем у медленно растущих. У последних было значительно больше диплоидных миоцитов и в 5–6 раз меньше октаплоидных. У быстро растущих были и гексадекаплоидные клетки (около 20%), которых не было у медленно растущих. В итоге суммарный геном быстро

растущих был в 1.5–2 раза больше, чем у медленно растущих. Этот уровень сохранялся до 3 месяцев. Позже суммарный геном не оценивали, но митозов после 3 недель не видели.

Итак, мышцы, различно растущие в детстве, к переходу на самостоятельное питание и на всю жизнь получают миокард разной плоидности. Вес миокарда быстро (к 3 месяцам) нивелируется за счет увеличения массы цитоплазмы. Но индивидуальная вариабельность плоидности у мышей и, что важно, здоровых взрослых людей различается вдвое. Может ли это иметь какое-либо значение в жизни организма? Возможно, это играет роль при гипертрофии миокарда после тяжелых повреждений сердца, таких, например, как инфаркт (требует специального анализа).

В отношении регенерации активности миокарда ранее отмечались лишь наблюдения патологической анатомии о гипертрофии органа после инфаркта и других повреждений. Существуют две точки зрения на способность поврежденного миокарда к регенерации. Согласно одной из них, миокард обладает слабым регенераторным потенциалом (Румянцев, 1982; Soonpaa, Field, 1998). Согласно другой точке зрения, миокард обладает достаточно высокой способностью к репаративной регенерации (Urbanek et al., 2005; Leri et al., 2011). При этом предполагается, что популяция кардиомиоцитов может пополняться не только за счет их собственной пролиферативной активности, но и путем дифференцировки резидентных стволовых клеток сердца или стволовых клеток иного происхождения (Buja, Vela, 2008; Laflamme, Murry, 2011; He et al., 2020).

Гипотеза, предполагающая высокую способность сердца человека к регенерации, основана на допущении высокой скорости оборота клеток в миокарде взрослого человека в ходе его старения (Anversa et al., 2006; Kajstura et al., 2012). Согласно этой гипотезе, высокая скорость оборота кардиомиоцитов достигается за счет непрерывной замены изношенных старых миоцитов новыми клетками, которые образуются из стволовых клеток сердца. Предлагалась такая схема оборота клеток при регенерации миокарда и в ходе его старения: стволовая клетка → прогениторная клетка → клетка-предшественник → амплифицирующийся миоцит, способный к митотическому делению и содержащий небольшое количество миофибрилл → зрелый, полностью сформированный кардиомиоцит взрослого млекопитающего (Anversa et al., 2013).

Наши экспериментальные данные свидетельствуют о том, что миокард левого желудочка взрослых млекопитающих обладает очень слабой

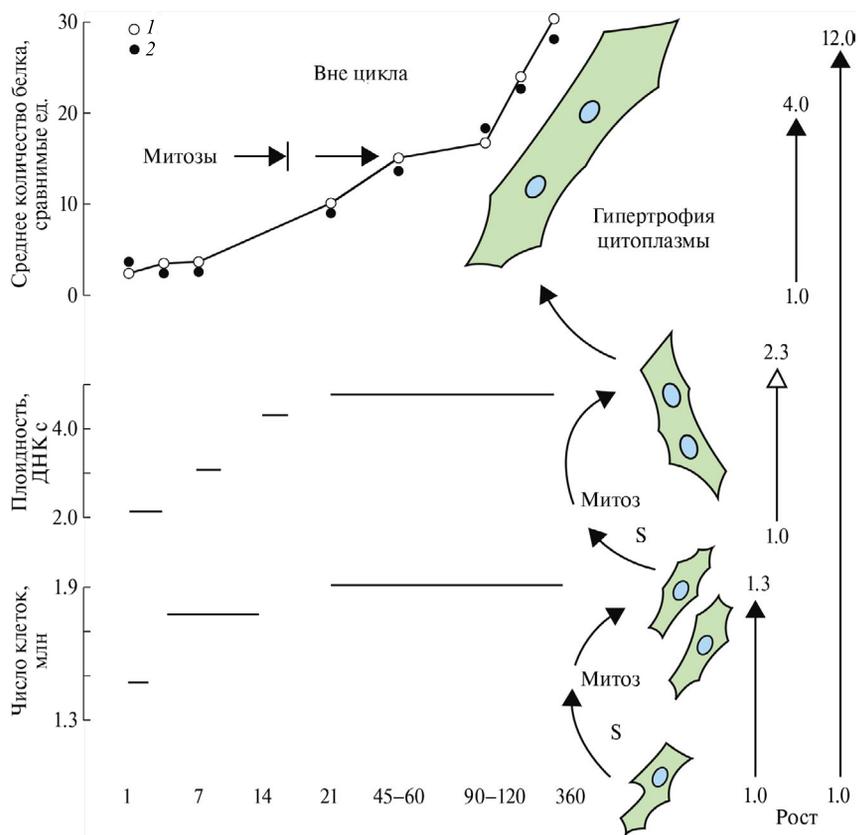


Рис. 1. Кинетика роста популяции желудочковых миоцитов мышцы от одного дня после рождения до года. На верхней кривой изменения среднего содержания белков в миоцитах по данным цитофотометрии (1) сравниваются с кинетикой веса (2) желудочков (по: Brodsky, 1991, с изменениями).

способностью к регенерации путем восстановления численности миоцитов как в ходе старения, так и после его ишемического повреждения (Baidyuk et al., 2016, 2019). Не подтверждена гипотеза о ведущей роли стволовых клеток, однако вопрос их наличия в миокарде все еще дискутируется (He et al., 2020). Гипертрофия функционально активных кардиомиоцитов является единственным механизмом компенсации функции миокарда после потери клеток при старении сердца или после его повреждения. Если бы гипотеза о ведущей роли стволовых клеток была верна, на гистограммах распределения кардиомиоцитов по размерам, от стадии “амплифицирующихся” миоцитов с минимальным количеством миофибрилярных белков до зрелых кардиомиоцитов, которые содержат огромное количество этих белков, наблюдали бы непрерывный ряд размеров клеток. Однако этого не обнаружено. Кроме того, если бы кардиомиоциты формировались из диплоидных стволовых клеток, то в ходе их дифференцировки в зрелые кардиомиоциты следовало бы ожидать значительных изменений в распределении миоцитов по классам пloidности. Однако этого не наблюдалось (табл. 2).

Таким образом, экспериментальные данные позволяют заключить, что стволовые клетки сердца не играют заметной роли при физиологической или репаративной регенерации миокарда млекопитающих. К аналогичному заключению пришли и другие авторы при исследовании большого числа генов, связанных с клеточным циклом кардиомиоцитов, у мышей разного возраста и оборота миоцитов в сердце взрослых мышей с использованием стабильных изотопов азота и масс-спектрометрии, наблюдая локализацию этих изотопов в сердце (Walsh et al., 2010; Senyo et al., 2013).

В отличие от других изученных полиплоидных клеток млекопитающих, кардиомиоциты не удваивают свою массу при дупликации генома. Белковая масса тетраплоидных кардиомиоцитов соответствует не четырем геномам, а лишь трем. Октаплоидные и более высокоплоидные кардиомиоциты примерно вдвое легче, чем можно было ожидать, исходя из их суммарного генома. С таким несоответствием массы клеток их геному мышь или человек живут до глубокой старости. В работе с патанатомом Д.С. Саркисовым показано, что кардиомиоциты человека добирают массу до двойной на первом этапе гипертрофии при патологии

Таблица 2. Пloidность кардиомиоцитов (КМЦ) левого желудочка сердца контрольных крыс (К) и крыс с хронической сердечной недостаточностью (ХСН) после инфаркта в перинфарктной (пи) и интактной (инт) зонах через 2, 6 и 26 недель после коронароокклюзии (Baidyuk et al., 2016, модифицирована), среднее \pm ошибка

Время, нед	Группа крыс	Доля КМЦ разных классов пloidности, %					Доля двуядерных КМЦ, %	Средняя пloidность КМЦ, с
		2с	2с \times 2	4с	4с \times 2	8с		
2	К	15.00 \pm 1.72	81.50 \pm 1.67	2.30 \pm 0.78	1.10 \pm 0.37	0.10 \pm 0.10	82.60 \pm 1.98	3.75 \pm 0.05
	ХСН, инт	13.20 \pm 1.27	82.90 \pm 0.68	2.60 \pm 0.60	1.30 \pm 0.25	0	84.20 \pm 0.78	3.79 \pm 0.03
	ХСН, пи	12.70 \pm 1.76	84.20 \pm 2.38	2.10 \pm 0.81	1.60 \pm 0.29	0	85.80 \pm 2.49	3.83 \pm 0.05
6	К	13.38 \pm 4.96	83.50 \pm 4.81	2.00 \pm 0.91	1.13 \pm 0.38	0	84.63 \pm 4.98	3.78 \pm 0.11
	ХСН, инт	9.20 \pm 1.66	87.00 \pm 1.57	2.40 \pm 0.29	1.40 \pm 0.43	0	88.40 \pm 1.62	3.87 \pm 0.04
	ХСН, пи	8.40 \pm 1.10	86.90 \pm 0.58	1.80 \pm 0.41	2.70 \pm 0.56	0.20 \pm 0.12	89.60 \pm 1.02	3.95 \pm 0.04
26	К	14.58 \pm 1.89	81.82 \pm 2.15	1.94 \pm 0.39	1.5 \pm 0.52	0.16 \pm 0.18	83.32 \pm 1.91	3.77 \pm 0.03
	ХСН, инт	15.95 \pm 1.52	79.76 \pm 1.84	2.62 \pm 0.63	1.33 \pm 0.47	0.35 \pm 0.27	81.08 \pm 1.69	3.75 \pm 0.03
	ХСН, пи	14.91 \pm 1.34	81.26 \pm 1.02	1.76 \pm 0.49	1.99 \pm 0.61	0.07 \pm 0.07	83.26 \pm 1.19	3.78 \pm 0.05

сердца (Brodsky et al., 1994). Возможно, высокая пloidность миоцитов, сложившаяся в детстве (Brodsky et al., 1985a), дает некое преимущество перед низкой пloidностью, поскольку в высокопloidном миокарде выше резерв начального компенсаторного роста.

Заключение

Миокард изученных примерно 20 видов взрослых млекопитающих и птиц образован в основном полипloidными клетками, главным образом двуядерными. Механизм полипloidизации — замена полных митозов неполными. В позднем детстве происходит необратимая остановка пролиферации кардиомиоцитов, как деления клеток, так и полипloidизации. Главный механизм роста сердца после остановки митозов в онтогенезе и при патологии — гипертрофия цитоплазмы.

ГЕПАТОЦИТЫ ПЕЧЕНИ

Первые методические работы по цитофотометрии ДНК в интерфазных клетках проводили на гепатоцитах крысы или мыши. Найдено до 90% полипloidных клеток — одноядерных и двуядерных (напр., Nadal, Zaidela, 1966). Сложилось мнение, что паренхима печени млекопитающих всегда полипloidная. Исследование многих видов животных показало, что мышь и крыса, скорее, исключения среди других примерно 40 изученных

видов. Только пять видов исследованных млекопитающих имеют полипloidную паренхиму, и еще у пяти видов ткань полипloidная наполовину; у остальных хотя и есть полипloidные клетки, но их мало (табл. 1). В печени взрослого человека содержится до 90% диплоидных гепатоцитов, полипloidия возрастает после 50 лет и при патологии, стимулирующей пролиферацию (Watanabe et al., 1984; Kudryavtsev et al., 1993; Блинкова и др., 2017). Так, при гепатите число полипloidных гепатоцитов, в основном двуядерных, может достигать 40%.

Изменения пролиферации гепатоцитов в онтогенезе

Гепатоциты, так же как кардиомиоциты, новорожденных млекопитающих диплоидные. До 7–8-го дня после рождения гепатоциты интенсивно делятся. После митоза цитоплазма продолжает увеличиваться примерно на 20–30% от двойной массы (Шалахметова и др., 1981б). Рост печени в это время обеспечивается примерно на 60% пролиферацией гепатоцитов и на 40% увеличением массы цитоплазмы. С 7 до 21-го дня к началу самостоятельного питания происходит полипloidизация некоторых гепатоцитов крысы (Богданова и др., 1990). На 14–21-е сутки вклад трех способов роста в увеличение массы органа становится примерно одинаковым. В дальнейшем вклад увеличения цитоплазмы в рост печени заметно снижается и в период от 1 до 2 месяцев

составляет лишь 1%, сравнительно с размножением клеток и их полиплоидизацией. На этой стадии развития прирост массы печени на 2/3 обеспечивается размножением клеток и на 1/3 — их полиплоидизацией. В целом ускоренный рост печени крыс от момента рождения до полового созревания (2 месяца), когда масса органа увеличивается примерно в 30 раз, характеризуется следующими показателями: вклад процесса пролиферации составляет 28%, полиплоидизации — 30%, постмитотического роста цитоплазмы — 42%. В дальнейшем рост печени замедляется. В период от 2 до 6 месяцев увеличение массы печени обеспечивалось главным образом размножением клеток (76%). Вклад полиплоидизации и гипертрофии составлял 8 и 16% соответственно.

В опытах с изменением условий роста печени в первые недели жизни мышшей (разные по числу кормящихся у одной самки) показано, что в гнездах по 4 мышат средний геном гепатоцитов в 1.5 раза больше, чем у мышат из гнезд по 16 (Brodsky, Delone, 1990). В день отъема от кормящихся самок (21 сут. после рождения) у избыточно и недостаточно питающихся так же различается вес мышат и их печени. К 3 месяцам отличия веса сглаживаются. Но если в миокарде различия геномов, заложенные в детстве, остаются на всю жизнь, в печени геномы гепатоцитов к 3 и 6 месяцам выравниваются и становятся сходными за счет делений и полиплоидизации клеток.

В отличие от миокарда, гепатоциты паренхимы печени мыши, крысы и человека могут входить в цикл в течение всей жизни организма. У мышат и крысят полиплоидизация гепатоцитов наиболее интенсивна в течение первых недель после рождения — во время перехода от питания молоком матери на самостоятельное питание (Brodsky, Uryvaeva, 1985; Богданова и др., 1990). К 20-му дню после рождения устанавливается постоянное соотношение диплоидных и полиплоидных гепатоцитов, и митозы становятся редкостью: один на 10–20 тыс. При этом метафазы находят постоянно. Такая слабо пролиферирующая популяция сохраняется до глубокой старости.

Сведения о регенерации печени детально изложены ранее; суммированы десятки экспериментов (Brodsky, Uryvaeva, 1985). Данные развивались до последнего времени (Wilkinson et al., 2019). При повреждении печени в любом возрасте гепатоциты входят в цикл; после стандартной (2/3) гепатэктомии циклируют все гепатоциты. В результате происходит их дальнейшая полиплоидизация. В.М. Фактор и И.В. Урываева (1975) в течение года удаляли часть печени у одной и той же мыши. Модальным

классом вместо $2c \times 2$, $4c$ и $4c \times 2$ становился $16c$ в одноядерном и двуядерном варианте; находили $64c$ и даже $128c$ клетки. Иначе регенерирует печень китайского хомячка (Сакута и др., 2011). В паренхиме хомячка около 80% диплоидных гепатоцитов. Регенерация печени после частичной гепатэктомии у этого вида происходит исключительно за счет размножения диплоидных клеток.

Усиление полиплоидизации гепатоцитов продемонстрировано во многих экспериментах с воздействием на печень различных токсических веществ, в том числе CCl_4 (Кудрявцев и др., 1993; Bezborodkina et al., 2016). Через 6 месяцев воздействия на крыс CCl_4 доля $2c \times 2$ гепатоцитов в цирротической печени снижается на 25%, в то время как доля октаплоидных гепатоцитов увеличивается в 2.4 раза, по сравнению с нормальной печенью крыс того же возраста. Могут появляться гепатоциты, не характерные для печени контрольных крыс, — одноядерные $16c$ и даже двуядерные $16c \times 2$ клетки. Характерным признаком различных патологий печени человека, в частности вирусного гепатита, жирового гепатоза, внепеченочного холестаза и цирроза, также является усиление пролиферативной активности гепатоцитов и, как следствие, изменение распределения их по классам плоидности.

Интересной особенностью клеточной популяции паренхимы печени как у крысы, так и у человека является увеличение при циррозе доли одноядерных диплоидных гепатоцитов (Сакута, Кудрявцев, 2005). По-видимому, это явление связано с более высокой способностью $2c$ гепатоцитов к вступлению в митотический цикл, по сравнению с полиплоидными клетками (Урываева, Маршак, 1969; Watanabe, 1970).

Заключение

Паренхима печени всех 40 изученных видов млекопитающих содержит полиплоидные гепатоциты — одноядерные и двуядерные. Но лишь у немногих видов полиплоидные клетки преобладают; у большинства их немного, и они образуются в основном в старости или после повреждений печени и при патологии. В отличие от кардиомиоцитов, гепатоциты способны входить в митотический цикл в любом возрасте животных или человека. Основной эффект — полиплоидизация.

ПЕРЕХОД ОТ ДЕЛЕНИЙ КЛЕТОК К ПОЛИПЛОИДИЗАЦИИ

После Гейтлера (Geitler, 1939), описавшего эндомитоз — деление хромосом внутри ядерной

оболочки у некоторых насекомых, такие сомнительные картины как будто видели у единичных видов других беспозвоночных. У позвоночных подобных картин не описывали, но термин “эндомиоз” почему-то прижился. Один из основных выводов из наблюдений клеток позвоночных — полиплоидизация является результатом обычных, но неполных митозов. Слияние клеток — крайне мало распространенное событие в нормальном онтогенезе.

Предположение о смене одноядерных и двуядерных гепатоцитов сделаны еще в 1960-е гг. (Nadal, Zaidela, 1966). Подробно динамика полиплоидизации гепатоцитов изучена в опытах с быстрой и продолжительной тимидиновой, а также с двойной ^3H - и ^{14}C -тимидиновой меткой (Урываева, Фактор, 1974; Brodsky, Uryvaeva, 1985). Показано, что сначала митозы останавливаются в телофазе, и образуются двуядерные клетки с диплоидными ядрами. В следующем цикле из них образуются две одноядерные тетраплоидные клетки (рис. 2). Неполный митоз каждой тетраплоидной клетки дает двуядерную с тетраплоидными ядрами, а из нее получают две октаплоидные клетки. Подобная динамика названа Дунканом “конвейером” (Duncan et al., 2010). Такая же последовательность образования полиплоидии отмечена для миокарда (Урываева и др., 1980) и пигментного эпителия сетчатки (Маршак и др., 1976).

Для некоторых клеток также известна остановка цикла в G2-периоде: хромонемы (хроматиды) удвоены, хромосомы не разделились. Повторение таких эндоциклов ведет к политении, иногда огромной: у дрозофилы более 1000с, у гигантских нейронов моллюсков и у железистых клеток шелкопряда — сотни тысяч (Brodsky, Uryvaeva, 1985). У человека скрытая политения свойственна клеткам трофобласта плаценты (Зыбина и др., 2004).

Как известно, двуядерные клетки не отличаются от одноядерных той же ploидности ($2c \times 2$ от $4c$, $4c \times 2$ от $8c$ и т.д.) по интенсивности транскрипции и трансляции, содержанию белков, РНК и гликогена, активности изученных ферментов, числу центриолей (Онищенко, 1978; Шалахметова и др., 1981a, б; Middleton, Cahan, 1982; Noorden et al., 1984; Безбородкина и др., 2009). То же показано в исследовании экспрессии многих генов в сердце и печени (Anatskaya, Vinogradov, 2007). По многим изученным показателям тетраплоидная клетка вдвое крупнее и активнее диплоидной, а октаплоидная — в 4 раза. Однако при огромных удвоениях генома, не свойственных млекопитающим (например, у шелкопряда), происходит так называемая компенсация дозы генов.

Рассматривая полиплоидизацию организмов, обоснованно предполагают влияние стресса: изменений температуры, солености среды и т.д. (Fox et al., 2020; Anatskaya, Vinogradov, 2022). Предположение почему-то переносится на клеточную полиплоидию. Для органов млекопитающих, например печени, обсуждают физиологический стресс. Некоторые авторы уточняют: гепатоциты полиплоидизируются при переходе от молочного питания детенышей к самостоятельному кормлению, примерно в 3 недели у мышей и крыс (Donne et al., 2020; Anatskaya, Vinogradov, 2022). Между тем известно, что полиплоидизация гепатоцитов начинается до отъема мышат и крысят от маток. Выше мы приводили опыты с выращиванием мышат в разных гнездах. Ко дню отъема (3 недели после рождения) средний геном гепатоцитов у мышат в гнездах по 4 был в 1.5 раза больше, чем у мышат из гнезд по 16 (Brodsky et al., 1985b; Brodsky, Delone, 1990).

В новых работах не обсуждается одна из альтернатив. Давно предполагались конкурентные отношения пролиферации и дифференцировки. Основным механизмом, который ведет к замене полных митозов неполными, полиплоидизирующими, могут быть конкурентные отношения между предмитотическими и тканеспецифическими процессами (синтезами), которые происходят в ходе дифференцировки клеток. Так, при стимуляции митозов в печени мышцы после частичной гепатэктомии резко снижалась функция детоксикации (Урываева, Фактор, 1976). CCl_4 не токсичен для клеток; в гепатотоксин он превращается специфическими ферментами гепатоцитов. В начале активной пролиферации после гепатэктомии паренхимы печени перестала поражаться CCl_4 . В регенерирующей печени снижена детоксикация различных лекарств. Известно и обратное влияние функции на пролиферацию: насыщение крысы глюкозой после частичной гепатэктомии замедляло регенераторный ответ (Takata, 1974). Выраженность конкурентных отношений в метаболизме (за АТФ, рибосомы, предшественники) объясняет варибельность уровня ploидности гепатоцитов у разных видов млекопитающих: от почти полной полиплоидизации печени у крысы и мышцы до преобладания диплоидных клеток у человека и многих других видов (табл. 1). Решающие факторы — масса тела животного, определяющая величину метаболизма, и еще больше скорость роста животного в постнатальном онтогенезе (Vinogradov et al., 2001).

Конкуренция синтезов вряд ли единственный способ перехода от полных митозов к неполным.

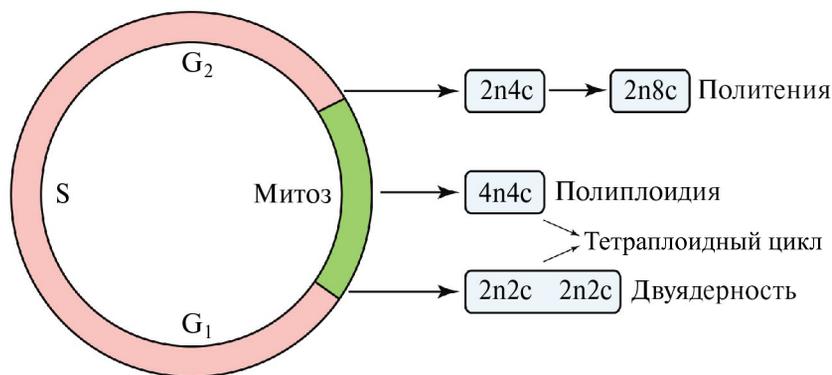


Рис. 2. Образование полипloidных хромосом, полипloidных и многоядерных клеток. Схема.

Вполне вероятны и прямые воздействия на гены пролиферации. Так, тетрапloidные клетки возникают у р53-дефицитных мышей при критическом укорочении теломер (Davoli et al., 2010; Davoli, Lange, 2012), в которых, по теории Оловникова (Olovnikov, 1973), могут содержаться некоторые гены пролиферации. Насколько часты прямые воздействия неясно. Конкурентные отношения пролиферации и дифференцировки повсеместны.

Молекулярно-генетические механизмы остановки митоза

Циклин-зависимые киназы (cyclin-dependent kinases — CDK) — известные регуляторы митотического цикла — контролируют переход от фазы к фазе, к митозу и периодам митоза (Gjelsvik et al., 2019). Активный фактор — комплекс CDK, специфичной для определенного отрезка цикла, с также специфичным циклином. Нарушения в структуре комплекса или только в циклине останавливают подготовку к делению или какой-то период митоза (Nevzorova et al., 2009; Diril et al., 2012). Результат — умножение только хромосом, нерасхождение удвоенных хромосом или образование двухядерных клеток. Так, при ингибировании CDK1/cyclinB происходит задержка в G₂-периоде, и в следующем полном митозе образуются две тетрапloidные клетки. Ингибирование CDK может и предотвращать вход в цикл. Так, блокируется циклирование стволовых клеток трофобласта и образование гигантских клеток (Ullah et al., 2008). С другой стороны, повышенная экспрессия циклина 1 увеличивает многоядерность кардиомиоцитов (Soopraa et al., 1997).

Другие митотические киназы также могут изменять цикл. Так, Aurora-A экспрессируется при переходе от G₂ к митозу и затем при сборке веретена. Возможно влияние этой киназы на цитокинез

и образование двухядерных клеток (Marumoto et al., 2003).

Вместе с CDK или отдельно на переход от цикла деления к полипloidизации могут влиять некоторые транскрипционные и другие активные факторы, такие как Ect2, E2F, Skp2 (Minamishima et al., 2002; Chen et al., 2012; Green et al., 2012; Ouseph et al., 2012; Sladky et al., 2020).

Примечательно влияние на CDK или неясный пока самостоятельный эффект на замену делений на полипloidизацию таких регуляторных белков, как р53, ламелина, септина, или некоторых белков нейропротекторов (Sheahan et al., 2004; Ullah et al., 2008; Lin et al., 2014; Kim et al., 2016; Wang et al., 2018; Brodsky et al., 2020; Brodsky, 2022). Особое внимание привлекает YAP (yes-associated protein) — компонент сигнального пути Hippo, регулятора транскрипции генов, участвующих в пролиферации клеток (Huang et al., 2005; Noguchi et al., 2018).

Известны влияния на митотический цикл микроРНК, особенно miRNA-122, в связи с динамикой двухядерных клеток (Hsu et al., 2012).

Среди генов, влияющих на цитокинез в печени мыши, выделены Cdk1, Trp53, Cdkn1a, cMyc, Ccne, Birc5, Ssu72 (Fox et al., 2020).

Заключение

Молекулярно-генетические механизмы регуляции митотического цикла — одно из самых перспективных направлений изучения пролиферации и, в частности, полипloidизации клеток. Уже имеющиеся данные очень интересны, хотя во многом описательны. Одно из ограничений их значимости — принятие совпадений событий во времени с причинной их связью. Экспрессия какого-либо гена во время полипloidизации не означает регуляции умножения генома (неполного митоза) именно и только этим геном.

При полиплоидизации наряду с другими структурами удваивается число центриолей. В результате возможны мультиполярные митозы с неравным расхождением хромосом. В норме анеуплоидия редка (Duncan et al., 2012; Knouse et al., 2014), в опухолях обычна.

КЛЕТОЧНАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ В ОПУХОЛЯХ

Злокачественные опухоли образуются, как правило, в диплоидных тканях — в легких, прямой кишке, пищеводе. По мере роста опухоли образуются полиплоидные клетки. Стимуляция делений в дифференцированных клетках поддерживает идею конкурентных отношений пролиферативных и тканеспецифических синтезов (см. выше). Но в опухолях могут преобладать аберрантные митозы с нарушенным геномом полиплоидных клеток. Поэтому полиплоидия может характеризовать состояние опухоли и прогнозировать течение болезни (Lothschütz et al., 2002; Olaharski et al., 2006; Dewhurst et al., 2014; Bielski et al., 2018). Фундаментальный факт: ключевые механизмы биологии стволовых и прогениторных клеток — общие в эмбриогенезе и в канцерогенезе печени (Lee et al., 2006; Krüger, 2015). Выявлено сходство регуляторных путей в эмбриональном развитии и в прогрессии гепатокарциномы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Методы выявления клеточной полиплоидии (цитофотометрия ДНК, проточная цитофлуорометрия, изучение изолированных клеток с подсчетом двуядерных и многоядерных) в последние годы принципиально не изменились. Не претерпела существенных изменений и концепция, согласно которой полиплоидия является альтернативной стратегией обеспечения роста, регенерации тканей, а также снижения рисков их заболеваний и дисфункции. Поэтому выводы работ второй половины прошлого века, обобщенные в книге, изданной в Кембридже (Brodsky, Uryvaeva, 1985), остаются основными до настоящего времени и являются следующими:

1) Клеточная полиплоидия — общебиологическое явление, один из распространенных способов роста, развития и регенерации тканей животных. Полиплоидия может быть способом дифференцировки клеток. Так, мегакарициты начинают функционировать только с октаплоидного состояния. Гигантские нейроны моллюсков функционируют высоко политенными.

2) Полиплоидизация — результат незавершенного обычного митоза. Обычная причина — конкуренция процессов пролиферации и дифференцировки, а на уровне генома по новым данным — нарушения метаболизма циклин-зависимых киназ, некоторых других митотических киназ (AURORA), транскрипционных факторов Ect2, E2F, некоторых регуляторных белков (p53, ламинин, септин), а также компонентов сигнального пути Hippo. В опытах с трансплантатами миокарда экспериментально обоснована программа на время остановки митозов.

3) Полиплоидия необратима.

4) Миокард исследованных млекопитающих, включая человека, полиплоидный орган с высокой индивидуальной вариабельностью числа одноядерных и двуядерных полиплоидных кардиомиоцитов. В опытах с изменением питания мышей в первые недели после рождения экспериментально обоснованы причины вариабельности как условия жизни в раннем постнатальном онтогенезе.

5) Единственный способ роста миокарда в онтогенезе у крысы и мыши с 21-го дня после рождения, у человека с 9—12 лет — увеличение массы цитоплазмы миоцитов. В отличие от других изученных полиплоидных клеток млекопитающих, масса полиплоидных кардиомиоцитов не соответствует дозе генов; кардиомиоциты дорастают до нормальной для генома массы после тяжелых повреждений сердца (инфаркта) как первая фаза компенсаторной гипертрофии; чем более полиплоидный миокард (что произошло в детстве), тем больше резерв роста при гипертрофии.

Положительные эффекты полиплоидизации клеток можно видеть в следующем.

Полиплоидный геном устойчивее диплоидного. Разрушение аллельной пары в наборе приводит к гибели диплоидной клетки в митозе, а полиплоидная клетка выживает за счет целых хромосом другого набора. Первым это положение обосновал Б.Л. Астауров (Тульцева, Астауров, 1958), сравнив устойчивость к радиации диплоидов и полиплоидов тутового шелкопряда. То же показали В.В. Сахаров и соавт. (1960), обнаружив большую устойчивость тетраплоидов гречихи к радиации, сравнительно с диплоидами. Во многих исследованиях выявлена защищенность полиплоидных клеток *in vitro* и *in situ*. Проблема рассмотрена В.А. Струнниковым и соавт. (1982). Алкилирующий препарат дипин вызывал огромное количество хромосомных aberrаций в регенерирующей печени мыши; при этом сохранялись лишь высокоплоидные клетки (Урываева, Фактор, 1982). Полиплоидные клетки яичника дрозофилы устойчивы к радиации, тогда как диплоидные гибнут (Mehrotra et al., 2008; Hassel et al., 2014).

Поскольку полиплоидная клетка крупнее и активнее диплоидной, полиплоидия способствует сокращению числа клеток в органе. Тем самым облегчается регуляция функций миокарда, синхронизация сокращений мышцы. На модели синхронно работающего сердца И.М. Гельфандом и М.Л. Цетлиным (1960) разработана первая математическая модель прямых межклеточных взаимодействий при синхронизации функций. Прекращение митозов важно для функции органа, работающего синхронно. Существенно для функции миокарда и прекращение профазной деструкции миофибрилл. Сначала в онтогенезе блокируются деления миоцитов, затем и неполные (полиплоидизирующие) митозы.

Двуядерность клеток, а их более половины от всей численности кардиомиоцитов у изученных млекопитающих, а также гепатоцитов у некоторых видов, может влиять на ядерно-цитоплазматические отношения. Особенно существенно это может проявляться в четырехъядерных $2c + 2c + 2c + 2c$ клетках, сравнительно с одноядерными октаплоидными клетками.

Несоответствие постмитотического роста цитоплазмы дозе генов создает резерв гипертрофии при тяжелой патологии сердца. Первая фаза гипертрофии — нормальное дорастание кардиомиоцитов до двойной массы. В этом случае очевидно преимущество полиплоидии. Возможно, и это является задачей будущих исследований, высокоплоидный миокард, сложившийся в детстве, полноценнее реагирует на инфаркт (компенсацию функций сердца) за счет первой фазы гипертрофии.

Использование методов биоинформатики (Pardit et al., 2013) показало, что на полиплоидию не реагируют гены гепатоцитов (структурно и функционально), а из многих тысяч генов мегакариоцитов и эндотелия — лишь единичные. Еще на одном уровне определена полноценность полиплоидии для биологии клеток.

Таким образом, наш обзор данных о клеточной полиплоидии и особенно полиплоидизации миокарда и печени млекопитающих обобщает базовые данные, что необходимо для продвижения современных исследований с использованием подходов молекулярной биологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим сотрудников Института биологии развития РАН В.М. Фактор, А.М. Арефьеву, Т.Л. Маршак и сотрудников Института цитологии РАН О.В. Анацкую, Е.В. Байдюк, Т.Г. Зыбину, Г.А. Сакута и Алма-Атинского университета Т.М. Шалахметову, а также сотрудника

Мичиганского университета Б. Карлсона — соавторов наших работ.

Признательны В.В. Терских, Э.Н. Григорян и А.В. Васильеву за существенные замечания по тексту статьи.

С печалью и уважением мы вспоминаем покойных И.В. Урываеву, М.В. Кудрявцеву, Г.В. Делоне и С.А. Комарова — исследователей феномена клеточной полиплоидии и, в частности, полиплоидии в миокарде и в печени.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа входит в тему № 4 НИР ИБР РАН, номер ГЗ 0088-2021-0016, номер НИОКТР АААА-А21-121011490124-0.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проекта № 21-73-20264).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве лабораторных объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безбородкина Н.Н., Вахтина А.А., Байдюк Е.В., Якупова Г.С., Кудрявцев Б.Н., 2009. Взаимосвязь между содержанием гликогена в гепатоцитах и их размером в нормальной и цирротической печени крыс // Цитология. Т. 51. С. 417–427.
- Блинкова Н.Б., Сазонов С.В., Леонтьев С.Л., 2017. Полиплоидия гепатоцитов в регенерации печени при хроническом гепатите у пациентов из разных возрастных групп. Екатеринбург: Юника. 106 с.
- Богданова М.С., Кудрявцева М.В., Кузнецова И.М., Шалахметова Т.М., Завадская Е.Э. и др., 1990. Оценка относительного вклада процессов пролиферации, полиплоидизации и гипертрофии клеток в увеличении массы печени на разных стадиях постнатального развития крыс // Цитология. Т. 43. С. 695–703.
- Большакова Г.Б., 1980. Возрастные и топографические особенности пролиферации кардиомиоцитов после различного рода повреждения миокарда крыс // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 23 с.
- Гельфанд И.М., Цетлин М.Л., 1960. О континуальных моделях управляющих систем // ДАН СССР. Т. 131. С. 1242–1245.
- Зыбина Т.Г., Франк Х., Бистерфельд Ш., Кауфман П., 2004. Умножение генома клеток вневорсиночного трофобласта в плаценте человека // Цитология. Т. 46. С. 640–648.

- Коган М.Е., Белов Л.Н., Леонтьева Т.А., 1976. Определение количества клеток методом щелочной диссоциации // *Арх. патологии*. Т. 38. С. 77–80.
- Кудрявцев Б.Н., Анацкая О.В., Нилова В.К., Комаров С.А., 1997. Взаимосвязь параметров митохондриального и миофибрилярного аппаратов кардиомиоцитов с уровнем их плоидности и гипертрофии у некоторых видов млекопитающих, различающихся по массе тела // *Цитология*. Т. 39. С. 946–962.
- Кудрявцев Б.Н., Кудрявцева М.В., Сакута Г.А., Скорина А.Д., Штейн Г.И., 1993. Исследование полиплоидизации гепатоцитов при некоторых хронических заболеваниях печени у человека // *Цитология*. Т. 35. С. 70–83.
- Лопашов Г.В., Строева О.Г., 1963. Развитие глаза в свете экспериментальных исследований. М.: Изд-во АН СССР. 206 с.
- Мартынова М.Г., Селиванова Г.В., Власова Е.Д., 2002. Уровень плоидности и число ядер кардиомиоцитов у миноги и рыб // *Цитология*. Т. 44. С. 387–393.
- Маршак Т.Л., Строева О.Г., Бродский В.Я., 1976. Специализация одноядерных и двоядерных клеток пигментного эпителия сетчатки крыс в раннем постнатальном развитии // *Журн. общ. биологии*. Т. 37. С. 608–614.
- Онищенко Г.Е., 1978. Соответствие числа центриолей плоидности гепатоцитов в печени мыши // *Цитология*. Т. 20. С. 395–399.
- Румянцев П.П., 1982. Кардиомиоциты в процессах репродукции, дифференцировки и регенерации. Л.: Наука. 288 с.
- Сакута Г.А., Байдюк Е.В., Жумангалиева А.А., Кудрявцев Б.Н., 2011. Особенности регенерации печени китайского хомячка *Cricetulus griseus* // *Цитология*. Т. 53. С. 868–873.
- Сакута Г.А., Кудрявцев Б.Н., 2005. Клеточные механизмы регенерации цирротически измененной печени крыс. II. Влияние частичной гепатэктомии на пролиферацию, полиплоидизацию и гипертрофию гепатоцитов // *Цитология*. Т. 47. С. 379–387.
- Сахаров В.В., Мансурова В.В., Платонова Р.Н. Щербанов В.И., 1960. Обнаружение физиологической защищенности от ионизирующих излучений у аутотетраплоидов гречихи // *Биофизика*. Т. 5. С. 558–565.
- Струнников В.А., Урываева И.В., Бродский В.Я., 1982. Двухмутационная гипотеза канцерогенеза и защитное значение полиплоидии соматических клеток // *ДАН СССР*. Т. 264. С. 1246–1249.
- Тулцева Н.М., Астауров Б.Л., 1958. Повышенная устойчивость полиплоидных шелкопрядов и общая теория ионизирующих излучений // *Биофизика*. Т. 3. С. 183–189.
- Урываева И.В., Арефьева А.М., Бродский В.Я., 1980. Механизмы полиплоидизации сердечных миоцитов мыши // *Бюлл. эксперим. биологии и медицины*. Т. 89. С. 219–222.
- Урываева И.В., Маршак Т.Л., 1969. Анализ пролиферации диплоидных и полиплоидных клеток в регенерирующей печени мыши // *Цитология*. Т. 11. С. 1252–1258.
- Урываева И.В., Фактор В.М., 1974. Включение ³H-тимидина в клетки регенерирующей печени мыши. Пульсовое и продолжительное мечение // *Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии*. Т. 66. С. 54–61.
- Урываева И.В., Фактор В.М., 1976. Взаимоотношения между клеточными функциями и делением // *Цитология*. Т. 18. С. 1354–1359.
- Урываева И.В., Фактор В.М., 1982. Образование аберрантных гепатоцитов при действии алкилирующего препарата дипина и стимуляция пролиферации // *Цитология*. Т. 24. С. 911–917.
- Фактор В.М., Урываева И.В., 1975. Усиление полиплоидии в печени мыши при повторяющихся гепатэктомиях // *Цитология*. Т. 17. С. 909–915.
- Шалахметова Т.М., Кудрявцева М.В., Завадская Е.Е., Комарова Н.И., Комаров С.А., Кудрявцев Б.Н., 1981а. Содержание гликогена в гепатоцитах, синтезирующих и не синтезирующих ДНК у крыс разного возраста // *Цитология*. Т. 23. С. 539–544.
- Шалахметова Т.М., Кудрявцева М.В., Кудрявцев Б.Н., 1981б. Содержание белков в гепатоцитах разной плоидности в постнатальном развитии крыс // *Цитология*. Т. 23. С. 674–680.
- Anatskaya O.V., Vinogradov A.E., 2007. Genome multiplication as adaptation to tissue survival: Evidence from gene expression in mammalian heart and liver // *Genomics*. V. 89. P. 70–80.
- Anatskaya O.V., Vinogradov A.E., 2022. Polyploidy as fundamental phenomenon in evolution, development, adaptation and diseases // *Int. J. Mol. Sci.* V. 23. P. 3542–3566.
- Anatskaya O.V., Vinogradov A.E., Kudryavtsev B.N., 2001. Cardiomyocyte ploidy levels in birds with different growth rates // *Exp. Zool.* V. 289. P. 48–58.
- Anversa P., Kajstura J., Leri A., Bolli R., 2006. Life and death of cardiac stem cells: A paradigm shift in cardiac biology // *Circulation*. V. 113. P. 1451–1463.
- Anversa P., Kajstura J., Rota M., Leri A., 2013. Regenerating new heart with stem cells // *J. Clin. Invest.* V. 123. P. 62–70.
- Baidyuk E.V., Gudkova A.Ya., Sakuta G.A., Semernin E.N., Stepanov A.V., Kudryavtsev B.N., 2016. Stem cells do not play a significant role in repopulation of adult human cardiomyocytes // *Cell Tissue Biol.* V. 10. P. 114–121.
- Baidyuk E.V., Sukuta G.A., Vorobev M.L., Karpov A.A., Rogozha O.V., Kudryavtsev B.N., 2019. Ventricular cardiomyocytes characterization in the process of postinfarction myocardial remodeling // *Cytom. A.* V. 95. P. 730–736.
- Bailey E.C., Kobielski S., Park J., Losick V.P., 2021. Polyploidy in tissue repair and regeneration // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* V. 13. P. 1–21.
- Bezborodkina N.N., Chestnova A.Yu., Vorobev M.L., Kudryavtsev B.N., 2016. Glycogen content in hepatocytes is related with their size in normal rat liver but not in cirrhotic one // *Cytom. A.* V. 89. P. 357–364.

- Bielski G.M., Zehir A., Penson A.V., Donoghue M.T., Chaitila W., et al.*, 2018. Genome doubling shapes the evolution and prognosis of advanced cancers // *Nat. Genet.* V. 50. P. 1189–1195.
- Brodsky V.Y.*, 1991. Cell ploidy in the mammalian heart // *The Development and Regenerative Potential of Cardiac Muscle* / Eds Oberpriller J.O. et al. Chur: Harwood Acad. Press. P. 253–292.
- Brodsky V.Y.*, 2022. Ultradian signals and direct cell-to-cell communication. M.: Publishing Office Pero. 246 p.
- Brodsky V.Y., Delone G.V.*, 1990. Functional control of hepatocyte proliferation. Comparison with temporal control of hepatocyte proliferation // *Biomed. Sci.* V. 1. P. 467–470.
- Brodsky V.Y., Delone G.V., Tsirekidze N.N.*, 1985a. Genome multiplication in cardiomyocytes of fast- and slow-growing mice // *Cell Differ.* V. 17. P. 175–181.
- Brodsky V.Y., Carlson B.M., Arefyeva A.M., Vasilieva I.A.*, 1988. Polyploidization of transplanted cardiac myocytes // *Cell Differ.* V. 25. P. 177–184.
- Brodsky V.Y., Chernyaev A.I., Vasilieva I.A.*, 1991. Variability of the cardiomyocyte ploidy in normal human hearts // *Virchows Arch. B. Cell. Pathol. Incl. Mol. Pathol.* V. 61. P. 289–294.
- Brodsky V.Y., Sarkisov D.S., Arefyeva A.M., Panova N.V.*, 1993. DNA and protein relations in cardiac myocytes // *J. Histochem.* V. 37. P. 199–206.
- Brodsky V.Y., Sarkisov D.S., Arefyeva A.M., Panova N.V.*, 1994. Polyploidy in cardiac myocytes of normal and hypertrophic human hearts; range of values // *Virchows Arch.* V. 424. P. 429–437.
- Brodsky V.Y., Tsirekidze N., Arefyeva A.*, 1985b. Mitotic-cyclic and cycle-independent growth of cardiomyocytes // *J. Mol. Cell. Cardiol.* V. 17. P. 445–455.
- Brodsky V.Y., Uryvaeva I.V.*, 1985. Genome Multiplication in Growth and Development. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 305 p.
- Brodsky V.Y., Zolotarev Y.A., Malchenko L.A., Andreeva L.A., Lazarev D.S., et al.*, 2020. The administration of Semax and HLDF-6 peptides to rats regulates protein synthesis rhythm in hepatocytes and corrects senescent disturbances // *Russ. J. Dev. Biol.* V. 51. P. 99–105.
- Buja L.M., Vela D.*, 2008. Cardiomyocyte death and renewal in the normal and diseased heart // *Cardiovasc. Pathol.* V. 17. P. 349–374.
- Chen H.Z., Ouseph M.M., Pecot T., Chokshi V., Kent L., et al.*, 2012. Canonical and atypical E2Fs regulate the mammalian endocycle // *Nat. Cell Biol.* V. 14. P. 1192–1202.
- Davoli T., Denchi E.L., Lange T., de*, 2010. Persistent telomere damage induces bypass of mitosis and tetraploidy // *Cell.* V. 141. P. 81–93.
- Davoli T., Lange T., de*, 2012. Telomere driven tetraploidization occurs in human cells undergoing crisis and promotes transformation of mouse cells // *Cancer Cell.* V. 21. P. 765–776.
- Derks W., Bergmann O.*, 2020. Polyploidy in cardiomyocytes: Roadblock to heart regeneration // *Circ. Res.* V. 126. P. 552–565.
- Dewhurst S.M., McGrahan N., Burrell R.A., Rowan A.J., Gronroos E., et al.*, 2014. Tolerance of whole genome doubling propagates chromosomal instability and accelerates cancer genome evolution // *Cancer Discov.* V. 4. P. 175–185.
- Diril M.K., Ratnacaram C.K., Patmakumaz V.C., Du T., Wasser M., et al.*, 2012. Cyclin, dependent kinase1 (Cdk1) is essential for cell division and suppression of DNA re-replication but not for liver regeneration // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* V. 109. P. 3826–3831.
- Donne R., Saroul-Ainama M., Cordier P., Celton-Morizur C., Desdouets C.*, 2020. Polyploidy in liver development, homeostasis and disease // *Nat. Rev. Gastroenterol. Hepatol.* V. 17. P. 391–405.
- Duncan A.W., Newell A.E., Smith L., Wilson E.M., Olson S.R., et al.*, 2012. Frequent aneuploidy among normal human hepatocytes // *Gastroenterology.* V. 142. P. 25–28.
- Duncan A.W., Taylor M.H., Hickey R.D., Newell A.E., Lenzi M.L., et al.*, 2010. The ploidy conveyor of mature hepatocytes as a source of genetic variation // *Nature.* V. 467. P. 707–710.
- Ellman D.G., Slaiman I.M., Mathiesen S.B., Andersen K.S., Hofmeister W., et al.*, 2021. Apex resection in zebrafish (*Danio rerio*) as a model of heart regeneration: A video-assisted guide // *Int. J. Mol. Sci.* V. 22. P. 5865–5879.
- Fox D.T., Soltis D.E., Soltis P.S., Ashman T.-L., Van de Peer Y.*, 2020. Polyploidy: A biological force from cells to ecosystems // *Trends Cell Biol.* V. 30. P. 688–694.
- Geitler L.*, 1939. Die Entstehung der Polyploiden Soma-tokerne der Heteropteren durch Chromosometeilung ohne Kernteilung // *Chromosoma.* Bd. 1. S. 1–22.
- Gjelsvik K.J., Besen-McNally R., Losick V.P.*, 2019. Solving the polyploid mystery in health and disease // *Trends Genet.* V. 35. P. 6–14.
- Gonzalez-Rosa J.M., Sharpe M., Field D., Soonpaa M.H., Field L.J., et al.*, 2018. Myocardial polyploidization creates a barrier to heart regeneration in Zebrafish // *Dev. Cell.* V. 44. P. 433–446.
- Green R.A., Paluch E., Oegema K.*, 2012. Cytokinesis in animal cells // *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.* V. 28. P. 29–58.
- Grigoryan E.N.*, 2022. Cell sources for retinal regeneration // *Cells.* V. 11. P. 3755–3783.
- Hassel C., Zhang B., Dixon M., Calvi B.R.*, 2014. Induction of endocycles represses apoptosis independently of differentiation and predisposes cells to genome instability // *Development.* V. 141. P. 112–123.
- He L., Nguyen N.B., Ardehali R., Zhou B.*, 2020. Heart regeneration by endogenous stem cells and cardiomyocyte proliferation: controversy, fallacy, and progress // *Circulation.* V. 142. P. 275–291.
- Hsu S.H., Wang B., Kota J., Yu J., Costinean S., et al.*, 2012. Essential metabolic, anti-inflammatory, and

- anti-tumorigenic functions of miR-122 in liver // *J. Clin. Invest.* V. 122. P. 2871–2883.
- Huang J., Wu S., Barrera J., Matthews K., Pan D., 2005. The Hippo signaling pathway coordinately regulates cell proliferation and apoptosis by inactivating Yorkie, the *Drosophila* Homolog of YAP // *Cell.* V. 122. P. 421–434.
- Kajstura J., Rota M., Cappelletta D., Ogórek B., Arranto C., et al., 2012. Cardiomyogenesis in the aging and failing human heart // *Circulation.* V. 126. P. 1869–1881.
- Kim S.H., Leon Y., Kim J.-K., Lim H.J., Kang D., et al., 2016. Hepatocyte homeostasis for chromosome ploidy and liver function is regulated by Ssu72 protein phosphatase // *Hepatology.* V. 63. P. 247–259.
- Kirillova A., Han L., Liu H., Kunn B., 2021. Polyploid cardiomyocytes: Implications for heart regeneration // *Development.* V. 148. P. 1–10.
- Knouse K.A., Wu J., Whittaker C.A., Amon A., 2014. Single cell sequencing reveals low levels of aneuploidy across mammalian tissues // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* V. 111. P. 13409–13414.
- Krüger A., 2015. Premetastatic niche formation in the liver: Emerging mechanisms and mouse models // *J. Mol. Med. (Berl.).* V. 93. P. 1193–1201.
- Kudryavtsev B.N., Kudryavtseva M.V., Sakuta G.A., Stein G.I., 1993. Human hepatocyte polyploidization kinetics in the course of life cycle // *Virchows Arch. B. Cell. Pathol. Incl. Mol. Pathol.* V. 64. P. 387–393.
- Laflamme M.A., Murry C.E., 2011. Heart regeneration // *Nature.* V. 473. P. 326–335.
- Lee J.S., Heo J., Libbrecht L., Chu I.S., Kaposi-Novak P., et al., 2006. A novel prognostic subtype of human hepatocellular carcinoma derived from hepatic progenitor cells // *Nat. Med.* V. 12. P. 410–416.
- Leri A., Kajstura J., Anversa P., 2011. Mechanisms of myocardial regeneration // *Trends Cardiovasc. Med.* V. 21. P. 52–58.
- Lin Z., Gise A., Zhou P., Gu F., Ma G., et al., 2014. Cardiac-specific YAP activation improves cardiac function and survival in an experimental murine MI model // *Circ. Res.* V. 115. P. 354–363.
- Lothschütz D., Jenneswein M., Pahl S., Lausberg H.F., Eichler A., et al., 2002. Polyploidization and centrosome hyperamplification in inflammatory bronchi // *Inflamm. Res.* V. 51. P. 416–422.
- Marumoto T., Honda S., Hara T., Nitta M., Hirota T., et al., 2003. Aurora-A kinase maintains the fidelity of early and late mitotic events in HeLa cells // *J. Biol. Chem.* V. 278. P. 51786–51795.
- Mehrotra S., Maqbool S.B., Kolpakas A., Murnen K., Calvi B.R., 2008. Endocycling cells do not apoptose in response to DNA rereplication genotoxic stress // *Genes Dev.* V. 22. P. 3158–3171.
- Middleton J., Cahan P.B., 1982. A quantitative cytochemical study of acid phosphatases in hepatocytes of different ploidy classes from adult rats // *Exp. Gerontol.* V. 17. P. 267–272.
- Minamishima Y.A., Nakayama K., Nakayama K., 2002. Recovery of liver mass without proliferation of hepatocytes after partial hepatectomy in Skp2-deficient mice // *Cancer Res.* V. 62. P. 995–999.
- Nadal C., Zaidela F., 1966. Poliploidie somatique dans le foie de rat: I. Le rôle des cellules binucléées dans la genèse des cellules polyploïdes // *Exp. Cell Res.* V. 42. P. 99–116.
- Nevzorova Y.A., Tschaharganeh D., Gassler N., Geng Y., Weiskirchen R., et al., 2009. Aberrant cell cycle progression and endoreplication in regenerating livers of mice that lack a single Etype cyclin // *Gastroenterology.* V. 137. P. 691–703.
- Noguchi S., Saito A., Nagase T., 2018. YAP/TAZ signaling as a molecular link between fibrosis and cancer // *Int. J. Mol. Sci.* V. 20. P. 3674–3685.
- Noorden C.J.F. van, Vogels J.M., Houtkooper G., Tas J., James J., 1984. Glucose-6-phosphate dehydrogenase activity in individual rat hepatocytes of different ploidy classes. I. Developments during postnatal growth // *Eur. J. Cell Biol.* V. 33. P. 157–162.
- Oberpriller J.O., Oberpriller J.C., Arefieva A.M., Mitashov V.I., Carlson B., 1988. Nuclear characteristics of cardiac myocytes following the proliferative response to mincing of the myocardium in the adult newt // *Cell Tissue Res.* V. 253. P. 619–624.
- Olaharski A.J., Sotelo R., Solozzo-Luna G., Gonselblatt M.E., Guzman P., et al., 2006. Tetraploidy and chromosomal instability are early events during cervical carcinogenesis // *Carcinogenesis.* V. 27. P. 337–343.
- Olovnikov A.M., 1973. A theory of marginotomy: The incomplete copying of template margin in enzymic synthesis of polynucleotides and biological significance of the phenomenon // *J. Theor. Biol.* V. 41. P. 181–190.
- Ouseph M.M., Li J., Chen H.-Z., Pecot T., Wenzel P., et al., 2012. Atypical E2F repressors and activators coordinate placental development // *Dev. Cell.* V. 22. P. 849–862.
- Pandit S.K., Westendorp B., Bruin A., de, 2013. Physiological significance of polyploidization in mammalian cells // *Trends Cell Biol.* V. 23. P. 556–566.
- Poss K.D., Minami E., Poppa V., Murry C.E., 2002. Heart regeneration in zebrafish // *Science.* V. 298. P. 2188–2190.
- Rumyantsev P.P., 1977. Interrelations of the proliferation and differentiation processes during cardiac myogenesis and regeneration // *Int. Rev. Cytol.* V. 51. P. 187–273.
- Senyo S.E., Steinhilber M.L., Pizzimenti C.L., Yang V.K., Cai L. et al., 2013. Mammalian heart renewal by pre-existing cardiomyocytes // *Nature.* V. 493. P. 433–436.
- Sheahan S., Bellamy C.O., Treanor L., Harrison D.J., Prost S., 2004. Additive effect of p53, p21 and Rb deletion in triple knockout primary hepatocytes // *Oncogene.* V. 23. P. 1489–1497.
- Sladky V.C., Knapp K., Soratroi C., Heppke J., Eichin F., et al., 2020. E2F-family members engage the PIDDosome to limit hepatocyte ploidy in liver development and regeneration // *Dev. Cell.* V. 52. P. 335–349.

- Soonpaa M.H., Field L.J., 1998. Survey of studies examining mammalian cardiomyocyte DNA synthesis // *Circ. Res.* V. 83. P. 15–26.
- Soonpaa M.H., Koh G.Y., Pajak L., Jing S., Wang H., et al., 1997. Cyclin D1 overexpression promotes cardiomyocyte DNA synthesis and multinucleation in transgenic mice // *J. Clin. Invest.* V. 99. P. 2644–2654.
- Takamasu T., Nakanishi K., Fukuda M., Fujita S., 1983. Cytofluorimetric DNA-determination in infant, adolescent, adult and aging human hearts // *Histochemistry.* V. 77. P. 485–494.
- Takata T., 1974. Role of liver function on liver cell mitosis // *Acta Med. Okayama.* V. 28. P. 199–212.
- Ullah Z., Kohn M.J., Yagi R., Vassilev L.T., DePamphilis M.L., 2008. Differentiation of Trophoblast stem cells into giant cells is triggered by p57/Kip2 inhibition of CDK1 activity // *Genes Dev.* V. 22. P. 3024–3036.
- Urbanek K., Rota M., Cascapera S., Bearzi C., Nascimbene A. et al., 2005. Cardiac stem cells possess growth factor-receptor systems that after activation regenerate the infarcted myocardium, improving ventricular function and long-term survival // *Circ. Res.* V. 97. P. 663–673.
- Vinogradov A.E., Anatskaya O.V., Kudryavtsev B.N., 2001. Relationship of hepatocyte ploidy levels with body size and growth rate in mammals // *Genome.* V. 44. P. 350–360.
- Walsh S., Pontén A., Fleischmann B.K., Jovinge S., 2010. Cardiomyocyte cell cycle control and growth estimation *in vivo* — an analysis based on cardiomyocyte nuclei // *Cardiovasc. Res.* V. 86. P. 365–373.
- Wang J., Batourina E., Schneider K., Souza S., Swaine T., et al., 2018. Polyploid superficial cells that maintain the urothelial barrier are produced via incomplete cytokinesis and endoreplication // *Cell Rep.* V. 25. P. 464–477.
- Watanabe M., 1970. Synthesis in polyploid and binucleated hepatic cells // *Nagoya J. Med. Sci.* V. 33. P. 1–11.
- Watanabe T., Tanaka Y., Kimula Y., 1984. A cytophotometric study on the centenarian hepatocyte // *Virchows Arch. B. Cell. Pathol. Incl. Mol. Pathol.* V. 46. P. 265–268.
- Wilkinson P.D., Delgado E.R., Alencastro F. et al., 2019. The polyploid state restricts hepatocyte proliferation and liver regeneration in mice // *Hepatology.* V. 69. P. 1242–1258.

Cell polyploidy. Cardiac muscle. Liver. Ontogenesis and regeneration

V. Ya. Brodsky^{a, *}, B. N. Kudryavtsev^b, N .N. Bezborodkina^{c, **}

^aKoltzov Institute of Developmental Biology, RAS
Vavilov Str., 26, Moscow, 119334 Russia

^bSaint-Petersburg State University
University Ave, 26, St Petersburg, 198504 Russia

^cZoological Institute, RAS
Universitetskaya Emb., 1, St Petersburg, 199034 Russia

*E-mail: brodsky.idb@bk.ru

**E-mail: Natalia.Bezborodkina@zin.ru

Cell (somatic) polyploidy is a general biological phenomenon characteristic of unicellular and multicellular animals and plants. In mammals, polyploid cells occur in all tissues; in some cases they are few in number, while in other cases they may be the most numerous cells in an organ. The mechanism of polyploidization is a usual, but incomplete, mitosis. The cause of incompleteness of the mitosis is competition between proliferation and differentiation. At the genome level, the cause is associated with metabolic disorders of cyclin-dependent kinases, some other mitotic kinases (AURORA), transcription factors Ect2, E2F, some regulatory proteins (p53, laminin, septin), and components of the Hippo signalling pathway. The timing of polyploidization is restricted to early postnatal ontogenesis and, as experiments with heart transplants have shown, is part of the developmental programme. A typical way of genome multiplication is the change from binucleate to polyploid mononucleate cells from cycle to cycle. Polyploidization of cells is irreversible. It is a normal mechanism of organ growth and, for some cells, a way of differentiation. Using cardiac muscle and liver as examples, it has been shown that the composition and number of polyploid cells depend on the life conditions in the early postnatal period. After leaving the mitotic cycle, the cells continue to grow; postmitotic hypertrophy is one of the main ways of the growth of the cardiac muscle in ontogenesis and the only way of its regeneration. A certain growth reserve of the cardiac muscle in case of damage (heart attack, etc.) has been revealed, which is associated with its ploidy formed in childhood. In case of damage to mammalian liver, all hepatocytes enter the cycle and both cell division and polyploidization occur. Polyploidy in the course of ontogenesis up to the stage of aging fully complements the restoration of tissue and organ activity.

УДК 574.58 + 556.5

СУКЦЕССИИ: РАЗЛИЧИЕ И СХОДСТВО ОБЩЕЭКОЛОГИЧЕСКИХ И ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

© 2024 г. Г. С. Розенберг*, Т. Д. Зинченко**

Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального
исследовательского центра РАН

ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия

*E-mail: genarozenberg@yandex.ru

**E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.03.2023 г.

После доработки 21.10.2023 г.

Принята к печати 19.01.2024 г.

В статье обсуждаются особенности того, что в современной научной литературе называется “гидробиологической сукцессией проточных вод”. Эти особенности связаны с двуединым характером такого рода изменений: временная (классическая, присущая данной географической точке) и пространственная (“продольная”) сукцессии (в последнем случае точнее говорить о “клинальных” изменениях – эоклины, топоклины и пр.). Это позволяет, с одной стороны, скорректировать современные знания о проточных водах, а с другой стороны, способствует лучшему пониманию сукцессии как общеэкологической концепции.

DOI: 10.31857/S0044459624010054, EDN: wgeaqe

Небольшие различия в начальных условиях рождают огромные различия в конечном явлении. <...>

Предсказание становится невозможным. (Mais il n'en est pas toujours ainsi, il peut arriver que de petites différences dans les conditions initiales en engendrent de très grandes dans les phénomènes finaux; <...> La prédiction devient impossible...).

Анри Пуанкаре (Jules Henri Poincaré; 1854–1912), французский математик, иностранный член-корреспондент ИСПБАН (1895); (Poincaré, 1912, p. 5)

Улучшение — это изменение, поэтому быть идеальным — значит, часто меняться. (To improve is to change, so to be perfect is to have changed often).

Уинстон Черчилль (Sir Winston Leonard Spencer Churchill; 1874–1965), 25 июня 1925 г.; британский государственный и политический деятель, лауреат Нобелевской премии по литературе (1953); (Churchill, 1974, p. 3706)

Любая система характеризуется структурой и поведением (изменением системы во времени). Все многообразие динамических процессов в экосистемах с известной долей условности можно свести к следующим двум типам изменений (Уиттекер, 1980; Миркин, 1985; Миркин и др., 1989):

- обратимые (суточные, сезонные, флуктуации);
- необратимые (сукцессии, эволюция сообществ, нарушения).

Один из вариантов классификации необратимых изменений экосистем (Миркин, 1985; Наумова, 1995) приведен на рис. 1. При этом на протяжении своей истории *концепция сукцессии* была в основном геоботанической (Bazzaz, 1996; Миркин и др., 2001; Титлянова, Самбуу, 2016), и только значительно позднее стали говорить о сукцессиях почв (Чернова, 1977; Керженцев, 1992; Васенёв, 2008), болот (особый вид ландшафтов (Боч, Мазинг, 1979; Пьявченко, 1985)), культурных (Royal Botanic..., 2016) и антропогенно нарушенных ландшафтов (пирогенная сукцессия, зарастание отвалов и пр. (Комарова, 1992; Лукина и др., 2005; Софронов и др., 2008; Кулагин, 2010; Миронова, 2011; Мордкович, Любечанский, 2019)); наконец, такой пассаж палеоэколога В.А. Красилова (1992, с. 48): “эволюцию экономической системы можно уподобить экологической сукцессии”. Поэтому неудивительно, что в 70–80-х гг. прошлого столетия стали формироваться представления о сукцессиях в водных экосистемах (например, на коралловых рифах (Victor, Richmond, 2005; Ткаченко, 2015) и в проточных водах (Hannan, Dorris, 1970; Fisher,

1977; Fisher at al., 1982; Охапкин, 1997; Зинченко, Шитиков, 2011, 2015)).

Сукцессии (от лат. *successio* — преемственность, наследование) относятся к разряду необратимых изменений экосистем. В качестве иллюстрации приведем несколько определений, которые демонстрируют это сложное природное явление.

“*Развитие экосистемы*, чаще всего называемое *экологической сукцессией* (курсив автора. — Г.Р., Т.3.), можно определить по следующим трем параметрам: 1) это упорядоченный процесс развития сообщества, связанный с изменениями во времени видовой структуры и протекающих в сообществе процессов; он определенным образом направлен и, таким образом, предсказуем; 2) сукцессия происходит в результате изменения физической среды под действием сообщества, т.е. сукцессия контролируется сообществом... 3) кульминацией развития является стабилизированная экосистема, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса (или высокое содержание информации) и максимальное количество симбиотических связей между организмами. Последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном районе, называется *сукцессией*” (Одум, 1975, с. 324).

“Последовательность изменений, происходящих в нарушенном местообитании, называется *сукцессией*, а достигаемая в конечном счете растительная формация — *климаксом* (курсив автора. — Г.Р., Т.3.)” (Риклефс, 1979, с. 355).

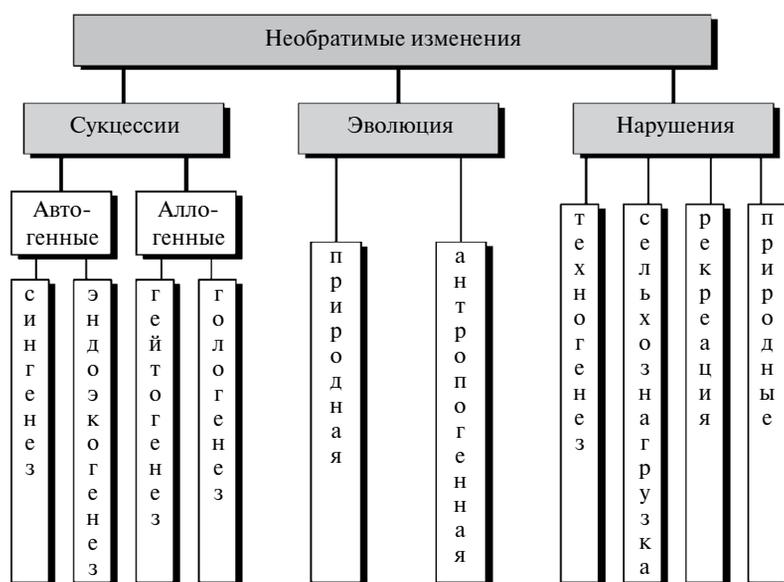


Рис. 1. Классификация необратимых изменений экосистем.

“Процесс развития сообществ называется сукцессией... Сукцессионные изменения сообществ в разной степени связаны с внешними и внутренними по отношению к сообществу факторами, многие сукцессии могут быть вызваны одновременно причинами того и другого рода в их тесном переплетении. В любом случае градиент изменения условий среды и градиент изменения видовых популяций и сообществ оказываются параллельными. *Сукцессии — это экоклин во времени* (курсив наш. — Г.Р., Т.З.)” (Уиттекер, 1980, с. 176).

“Сукцессия — постепенные необратимые... изменения состава и структуры сообщества, вызываемые внутренними (автогенная сукцессия) или внешними (аллогенная сукцессия) причинами” (Миркин и др., 1989, с. 178).

“Изменения растительности (растительных сообществ), имеющие необратимый последовательный характер, называются *сукцессиями* (курсив авторов. — Г.Р., Т.З.). Движущей силой сукцессий являются внутренние процессы (эндогенез) и внешние воздействия (экзогенез). Сукцессии идут непрерывно... В чистом виде автогенные и аллогенные сукцессии не существуют в силу того, что внутренние и внешние причины всегда сопутствуют друг другу” (Ипатов, Кирикова, 1997, с. 254).

“Закономерный направленный процесс изменения состава сообщества в результате взаимодействия живых организмов между собой и окружающей их абиотической средой называется *сукцессией* <...>. Таким образом, сукцессия — это процесс саморазвития сообществ (курсив авторов. — Г.Р., Т.З.)” (Христофорова, 1999, с. 393).

“Экологическая сукцессия — изучение того, как биологические сообщества воссоединяются после естественных или антропогенных нарушений — является главным положением экологии и теоретической базой, лежащей в основе многих аспектов этой дисциплины” (Chang, Turner, 2019, p. 503).

Эта подборка цитат почти за полвека позволяет увидеть как “общую часть” (процесс изменений, развития экосистем), так и различия в определении такого сложного понятия, как “сукцессия”. Например, Одум понимает сукцессию достаточно узко, относя к ней только автогенные процессы, Риклефс — как только вторичную сукцессию, Н.К. Христофорова — как процесс саморазвития, другие авторы рассматривают сукцессию как многомерное и непрерывное явление в пространстве различных характеристик изменений. Особенно сильно гидробиологической сукцессии проточных вод следует считать ее двуединый характер: временная (классическая, присущая данной географической точке) и пространственная (“продольная”)

сукцессии. Это позволяет, с одной стороны, скорректировать наши современные знания о проточных водах, а с другой стороны, способствует лучшему пониманию сукцессии как общеэкологической концепции (Богатов, Федоровский, 2017). Рассмотрению и сравнению этих двух аспектов сукцессионных изменений и посвящена эта статья.

СХОДСТВО ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СУКЦЕССИЯХ

Примеров сукцессий наземных экосистем множество; это позволяет нам ограничиться лишь фрагментарными иллюстрациями. Для водных экосистем ситуация несколько иная. Первичные сукцессии (носящие локальный характер, но все-таки достаточно многочисленные) для гидроэкосистем возможны, похоже, только в случае либо обрастания антропогенных субстратов судов и гидротехнических сооружений (Marine fouling..., 1952; Зинченко, 1981; Звягинцев, 2005; Халаман, 2009), либо в районах проведения дноуглубительных работ (Сальников и др., 1983; Зинченко и др., 1984), либо в результате подводной вулканической деятельности (Авдейко и др., 1992)¹. В этих условиях сукцессионный процесс схож с сукцессиями для наземных экосистем:

- качественный состав новых местообитаний определяется составом флоры и фауны близлежащих (не нарушенных) территорий; на начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы; по мере развития сукцессии эти показатели возрастают;

- с развитием сукцессионного процесса увеличиваются взаимосвязи между организмами (особенно возрастает количество и роль симбиотических отношений), полнее осваивается среда обитания, усложняются цепи и сети питания; уменьшается количество свободных экологических ниш, и в климаксовом сообществе они либо отсутствуют, либо находятся в минимуме;

- структура этих сообществ (в пионерной стадии) характеризуется доминированием небольшого количества видов (фактически с разными типами эколого-ценотических стратегий (ЭЦС); например, в сообществах обрастаний гидротехнических сооружений на северном побережье Азовского моря обнаружено шесть массовых видов с разным типом

¹ Американский эколог Фишер как-то заметил: “Известно несколько задокументированных случаев, когда воздействие наводнения оказывалось достаточно сильным для удаления всей биоты и начала первичной сукцессии. Наводнение подобной силы происходит редко и редко изучается экологами” (Fisher, 1983, p. 11).

питания: гидроидный полип *Perigonimus megas*, усонгий рак *Balanus improvisus*, эпибионты гидроида (сувойка *Zoothamnion* sp. и мшанка *Bowerbankia imbricata*), хищный голожаберный моллюск *Tenellia adspersa* и всеядный краб *Rhithropanopeus harrisi* (Христофорова, 1999, с. 399));

- при автогенных сукцессиях видовое богатство увеличивается, однако пик его приходится на предклимаксовое состояние, когда сообщество представляет собой экотон между серийными и климаксовыми (это “происходит потому, что с ростом фитомассы растет число экологических ниш” (Христофорова, 1999, с. 402) или “иногда вследствие усиления конкуренции и некоторых других причин видовое разнообразие, сначала возрастающее, несколько снижается” (Константинов, 1986, с. 360));

- в ходе сукцессии, примерно по одной схеме, меняется и круговорот биогенных элементов; для наземных экосистем на начальных стадиях сукцессии минеральные компоненты черпаются растениями из почвенных запасов, а далее основным источником минерального питания становится разложение мертвого органического вещества; аналогична и схема для водных экосистем — “на начальных стадиях развития экосистем круговорот минеральных веществ открыт, роль детрита в регенерации биогенов незначительная, скорость обмена между биоценозом и биотопом высокая. В дальнейшем круговорот становится более закрытым, поскольку в значительной степени замыкается в пределах биоценоза. Соответственно этому, скорость обмена между сообществом и биотопом снижается, роль детрита, количество которого в экосистеме возрастает, увеличивается” (Константинов, 1986, с. 361). На примере Куйбышевского водохранилища показано, что изменения в структуре донных биоценозов на фоне возрастания эвтрофирования сопровождаются увеличением продуктивности первичных звеньев трофических уровней при включении в круговорот биогенных веществ за счет обменных потоков азота и фосфора, захороненных в донных отложениях (Варламова, 1998; Зинченко, 2003);

- в результате эксплуатации наземных и водных экосистем и индустриальной деятельности за их пределами, оказывающими определенное направленное воздействие на них, “возникает своеобразная — антропогенная форма экзогенной сукцессии. Причиной ее становится не результат жизнедеятельности биоценозов, а закономерные изменения биокосного компонента под влиянием антропогенных воздействий” (Константинов, 1981, с. 76). Такого рода сравнения можно продолжить.

Устойчивое состояние, к которому стремится сукцессионный процесс, носит название “климакс”. Концепция моноклимакса Клементса (Frederic Edward Clements, 1874–1945; в данной географической зоне [точке] любая сукцессия приходит к одному климаксовому состоянию) была подвергнута критике: Тэнсли (Arthur Tansley, 1871–1955) предложил концепцию поликлимакса (в данной точке любая сукцессия приходит к различным климаксовым состояниям), а Уиттекер (Robert Harding Whittaker; 1920–1980) — концепцию климакс-мозаики (в данной географической точке, области, достигшие климакса, чередуются с более молодыми областями). Формально, антитезисом клементсовской концепции моноклимакса (полная конвергенция автогенных сукцессий в одном районе) стала идея климакс-континуума. Исходя из того, что характер климакса зависит от особенностей растительности и природных условий, Уиттекер предлагал различать типы климакса по соотношению длительности жизни доминантов и продолжительности процесса формирования устойчивого сообщества (табл. 1).

Выделяют два основных типа сукцессионных смен (Христофорова, 1999, с. 393):

- с участием как автотрофного, так и гетеротрофного населения;

- с участием лишь гетеротрофов; причем в этой ситуации сукцессия идет только в таких условиях, где создается предварительный запас или постоянное поступление органических соединений, за счет которых существует сообщество (в сильно загрязненных органическими веществами водоемах, в береговых валах макрофитов, выброшенных морем, в скоплениях разлагающейся растительной массы, в пещерах с гуано летучих мышей и т.п.).

Создание искусственных экосистем путем подбора и оптимизации их структуры — одно из актуальных направлений прикладной экологии. Например, создание травосмесей для газонов (при этом различают три основных типа газонов (Газоны..., 1977) — спортивные (устраиваемые на стадионах, футбольных полях, теннисных кортах, площадках для гольфа, крикета, бадминтона, площадках для игр в школах и детских садах, ипподромах и пр.; Абрамишвили, 1970), декоративные (создаваемые в садах, дачах, парках, скверах, бульварах, лесопарках, лугопарках, на объектах жилой, промышленной, коттеджной застройки; декоративные газоны подразделяются, в свою очередь, на партерные, обыкновенные или садово-парковые, луговые и цветущие, мавританские газоны; Миркин, Анищенко, 1994; Кочарян, 2000), специальные (устраиваемые на аэродромах, откосах шоссе)

и железных дорог, гидротехнических сооружениях, рекультивируемых площадях — карьерах, свалках, фитомелиорация солончаков и т.п.; Синельников, 1998; Янтурин, 1998)). При этом, естественно, требования к газонным травосмесям различны. Например, футбольное поле должно быть густым, выдерживать большие нагрузки, мяч не должен скользить, поле для гольфа должно еще обладать и повышенными декоративными качествами, газоны специального типа имеют в основном санитарно-гигиеническое значение (дернина газона закрепляет почву, травостой поглощает из атмосферы часть пыли и газов, приглушает шум, повышает относительную влажность воздуха и пр.). Кроме того, мы все знаем об аквариумах (океанариумах), рисовых полях, мелиоративных и транспортных каналах, водохранилищах, прудах для аквакультуры рыб и других водных организмов, городских и сельскохозяйственных прудах, водоемах при противопожарном обустройстве лесов и для обработки сточных вод, и пр.; все это примеры искусственных водных экосистем.

В табл. 1 мы постарались привести аргументы в пользу сходства общеэкологических и гидробиологических взглядов на сукцессионные изменения искусственных экосистем (в качестве примера были выбраны процессы формирования устойчивых травосмесей и обрастания водоводных каналов). Так, создание устойчивых и высокопродуктивных травосмесей изучалось уфимскими геоботаниками (Миркин и др., 1987), а под руководством Н.Ю. Соколовой были проведены исследования обрастаний всех водоводов Учинского канала и очистных сооружений Восточной водопроводной станции Москвы, когда были получены уникальные данные по биологии и продукционному потенциалу нескольких массовых и редких видов хирономид подсем. Orthoclaadiinae (Соколова и др., 1981; Зинченко, 1982), выявлены причины проникновения личинок через систему всех этапов очистки в водопроводную воду, доходящую до потребителя, и даны соответствующие практические рекомендации. Таблица весьма наглядна и не требует комментариев.

Завершая этот раздел, еще раз вернемся к *дилемме курицы и яйца*, т.е. соотношению экологии и гидробиологии. Эту проблему, так или иначе, обсуждают многие гидробиологи (Фёдоров, 1977, 1987; Алимов, 2000; Протасов, 2005, 2011; Богатов и др., 2007; Дмитриев и др., 2020; Зинченко, Розенберг, 2022). Еще в 20-х гг. прошлого столетия немецкий гидробиолог Ленц (цит. по: Зинченко, Розенберг, 2022, с. 114) отдавал предпочтение гидробиологии. С другой стороны, Г.Г. Винберг

(1977, с. 6) писал: “В гидробиологии раньше, чем в экологии наземной жизни, были начаты исследования надорганизменных систем (таких как, например, планктон), что и *положило начало обособлению этой науки* (курсив наш. — Г.Р., Т.З.)”. Это не совсем справедливо по отношению, например, к фитоценологии, которая признается частью общей экологии и в которой основным объектом изучения также являются растительные сообщества (Миркин, Наумова, 1984, 2017; Миркин и др., 2001). Еще менее убедительно выглядит противопоставление гидробиологии и водной экологии (см., например, Зилов, 2009, с. 9): в первом случае говорится о том, что гидробиология изучает “структуру и функционирование водных экосистем”, во втором — изучаются “водные экосистемы как совокупность трех взаимодействующих компонентов: водной среды, водных организмов и деятельности человека”.

“Сейчас уже общепризнано, что гидробиология — экологическая наука, являющаяся частью экологии, поэтому иногда ее называют водной экологией” (Семерной, 2008, с. 5). Аналогичной точки зрения придерживается А.Н. Камнев (2015): “Гидробиология является экологической наукой, которая изучает особенности функционирования водных экосистем”. И еще: “Экология универсальна, поскольку изучает надорганизменные системы независимо от среды обитания — воздушной или водной. Один из постулатов экологии можно сформулировать так: популяции, сообщества и экосистемы, независимо от их состава, локализации и среды обитания организмов, функционируют по одним и тем же законам. “<...> *Экологические аспекты гидробиологии просто вошли в общий свод экологических закономерностей*. Экология, безусловно, едина и деление ее на гидроэкологию и атмоэкологию (или терраэкологию) достаточно искусственно и может быть чисто методическим (курсив наш. — Г.Р., Т.З.)” (Протасов, 2011, с. 31). В письме А.И. Баканова А.А. Протасову от 24 июня 2003 г. (Протасов, 2005, с. 84) дана такая интересная оценка: “В своей известной статье 1977 г. “Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности” В.Д. Фёдоров пишет, что “гидробиологи совершенно безосновательно претендуют на право именовать гидробиологию самостоятельной биологической дисциплиной, поскольку не имеют собственной парадигмы, сколько-нибудь заметно отличающейся от экологической”. Г.Г. Винберг писал, что гидробиология — экология гидросферы, т.е. он согласен с Фёдоровым. А.С. Константинов понимал гидробиологию уже, как изучение только *биологической* компоненты экосистем, изучение же

Таблица 1. Сукцессии в естественных и искусственных экосистемах

Теоретические конструкции и модели	Естественные и искусственные наземные экосистемы (травосмеси)	Естественные и искусственные водные экосистемы (водоводные каналы)
Аксиома аппированности	Адаптивный подход: не улучшать дороги путем неблагоприятных условия среды для выращивания трав, а подбирать виды трав, которые достаточны продуктивны и устойчивы в этих неблагоприятных условиях	Выделение экологических групп организмов в процессе обрастания — результат длительного адаптогенеза. Так, А.А. Протасов (2010, с. 41) определяет экологическую группу гидробионтов как “совокупность организмов, населяющих наиболее крупные биотопы в контурных и внутренних областях гидросферы и конвергентно обладающих рядом близких по своему характеру адаптаций, позволяющих наиболее эффективно использовать ресурсы в условиях этих биотопов”. Еще один пример адаптации — впервые зарегистрированный (за 15 лет наблюдений) феномен смены режима циркуляции в оз. Шира (Северо-Минусинская котловина) в 2015 и 2016 гг. с меромиктического на толомиктический и “возврат” в 2017 г. вновь к меромиктическому. Наблюдавший это Д.Ю. Рогозин (2019, с. 57) весьма обоснованно считает, что “ветровое воздействие в сильной степени определяло стабильность весенних профилей и, соответственно, устойчивость к перемешиванию осенью”. Следствием нарушения меромиксии стало исчезновение пурпурных серных бактерий
Принцип “плотной упаковки” экологических ниш	Включать в травосмесь виды с разным отношением к факторам среды	Субстрат для обитания позволяет сосуществовать большинству водных, преимущественно донных, организмов: бактерий, грибов, нитчатых и одноклеточных водорослей, макрофитов (<i>Potamogeton</i> , <i>Elodea</i> , <i>Myriophyllum</i>), губок, мшанок, червей-олигохет, пиявок, моллюсков, в том числе дрейссены (<i>Dreissena</i>) и многих личинок насекомых, прежде всего хищников (<i>Chironomidae</i>), ручейников (<i>Trichoptera</i>)
Принцип замкнутости	Закрытость травосмеси от внедрения незапланированных компонентов — сорняков и видов местных лугов (фактически, следствие из предыдущего принципа)	Абиссальная зона — зона наибольших морских глубин (глубже 3000 м), населенная сообществами бентоса океанического дна. Эта территория лишена растений из-за постоянного отсутствия света, а фауна должна была претерпеть сильную адаптацию к экстремальным условиям: отсутствие света, низкая концентрация кислорода, высокое давление и низкая температура. Гидротермальные сообщества абиссали (черные и белые курильщики [Галкин, 2002]) — это пример реализации <i>принципа замкнутости</i> для гидроекосистем
Принцип различных типов экологических стратегий (ЭЦС) видов	Подбор видов с разными типами ЭЦС (разный характер корневой системы [максимум корней на разной глубине], разная ритмика фенологического развития [поочередное зацветание с ранней весны до поздней осени], разная реакция на климатические условия и пр.)	Перечисленные выше виды в сообществах обрастателей, несомненно, принадлежат разным типам ЭЦС

Принцип сукцессионного замещения	Программированная сукцессия (обеспечивает постоянную "продукционную волну", когда виды трав закономерно перераспределяют используемые ресурсы и поочередно достигают максимального развития, что снижает конкурентную и обеспечивает высокую урожайность травосмеси весь срок ее эксплуатации (Миркин, 1985; Миркин и др., 1987))	По данным о составе и распределении обрастаний головного канала, по которому вода Учинского водохранилища поступает на очистные сооружения Мосводопровода (Соколова и др., 1981; Зинченко, 1982), оптимальные условия для существования на стенках канала находит дрейссена (<i>Dreissena polytopha Pallas</i>), биомасса которой в 5 раз выше, чем в среднем по Учинскому водохранилищу — 5.2 кг/м ²
Правило обязательности заполнения экологической ниши	Реализуется либо путем существенных различий видов по размерам, либо внедрением в состав травосмеси видов "дикой" флоры с окрестных территорий	Аналогично осуществляется заполнение субстратов гидротехнических сооружений. Так, ценоз обрастателей из 40 видов гидробионтов осуществляет сезонное заполнение экологических ниш (Соколова и др., 1981, с. 184)
Типы климакса по Уиттекеру (1980)		
Аклимакс	В сообществе доминируют организмы время генерации которых (T_0) меньше, чем цикл изменения условий среды (T_c): $T_0 < T_c$. Изменения сообществ беспрестанно; климаксовые и серийные сообщества неразличимы	Примером аклимакса является океанический планктон: состав быстро размножающихся водорослей варьирует ежегодно в зависимости от погодных условий. Различить стадии сукцессии невозможно. В ценозах зоообработателей гидротехнических сооружений доминируют организмы, время генераций у которых меньше, чем развитие субстрата фитообрастаний. Изменения сообществ связаны с динамичностью сработки уровня воды
Циклоклимакс	Цикл генерации доминантов совпадает с годичными колебаниями условий среды ($T_0 \approx T_c$). Климакс может быть охарактеризован главными доминантами-однолетниками, но серийные сообщества от него неотличимы; пример — сингузия однолетников в пустыне	Аналогичные годичные циклы доминирования генераций макрофитов в прибрежье озер, водохранилищ и других водных объектов
Катаклимакс	Генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями среды ($T_0 \gg T_c$), уничтожающими растительность (пожары, заносы и т.д.); климаксовые и серийные сообщества в большей или меньшей степени различимы	Развитие поливолтильных доминантов двукрылых насекомых в периоды между сработкой уровня в водохранилищах. "Ниже плотин ГЭС практически всех крупных водохранилищ имеют место большие ежесуточные и недельные колебания уровня воды. <...>. Каждая водная масса характеризуется своими качеством и комплексом планктонных организмов" (Дзюбан, Кузнецова, 1981, с. 164). Вселение чужеродных видов может не оказывать влияния на сукцессионный процесс, ускорять или тормозить процесс развития экосистемы (примеры см. Алимов и др., 2013, с. 305)

Суперклимакс	Генерация доминантов длительна, изменения среды незначительны ($T_0 > T_1$), биомасса низка, популяции более или менее стабильны, но серийные сообщества неотличимы от климаксовых; это явление характерно для тундр, где зрелые и молодые сообщества слагаются одними и теми же многочисленными доминантными видами	Вселение из западной Атлантики в Черное море гребневика мнемипопса (<i>Mnemiopsis leidyi</i>) изменило направление потока энергии в планктонной экологической системе. Вместо трофической цепи зоопланктон — рыбы-планктофаги поток энергии направился по цепи зоопланктон — мнемипопс (Алимов и др., 2013, с. 301)
Эуклимакс	Генерация доминантов длительна, изменения состава доминантов в ходе сукцессии более или менее непрерывны ($T_0 > T_1$), биомасса высокая; серийные сообщества хорошо отличимы от климаксовых (классическая сукцессия)	В природе аллогенные и аутогенные сукцессии налагаются друг на друга и оказывают сильное взаимное влияние. Это особенно относится к сообществам речных экосистем, где гидробионты, связанные трофическими отношениями, могут быть разделены пространственно, однако вероятность их взаимодействия существенно повышается из-за способности к дрейфу и иным миграционным перемещениям по течению (Зинченко, Шитиков, 2015)
Модели-механизмы сукцессии (эуклимакс) в природных сообществах	Соответствует классическому пониманию, когда в ходе сукцессии смена видов связана с постепенным улучшением условий среды (например, зарастание скал, когда сменяются лишайники, мхи, травы, кустарники, деревья)	Сообществах (Connell, Slatyer, 1977; Миркин и др., 1989; Смелянский, 1993)
Стимуляция	Соответствует классическому пониманию, когда в ходе сукцессии смена видов связана с постепенным улучшением условий среды (например, зарастание скал, когда сменяются лишайники, мхи, травы, кустарники, деревья)	Алас — форма рельефа (встречается в Якутии), образованная при вытаивании подземных льдов (термокарст); низина аласа обычно покрыта заболоченным озером, а склоны — лугово-степной растительностью (Босиков, 1991). Сукцессионный процесс на аласах проходит через несколько стадий трофности к стадии заболачивания (“старение озер”), начальные стадии сукцессий (Гоголева и др., 1987) всегда представлены травяными сериями (3–8 лет; с преобладанием <i>Limnas stelleri</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Lupinus pentaphyllus</i> , <i>Agrostis gigantea</i> и др.), березово-кустарниковыми (до 10–20 лет с господством <i>Salix bebbiana</i> , <i>S. pseudo-pentandra</i> , <i>S. pyrolifolia</i> , <i>Betula pendula</i>), березово-лиственничными молодняками с изреженным травяно-кустарничковым покровом с началом восстановления лесного напочвенного покрова (до 30–50 лет), листовничного молодняка (от 30 до 70 лет)
Ингибирование	Соответствует обратному процессу ухудшения условий среды, сукцессия самозамедляется и может остановиться до достижения устойчивого состояния (климакса). Дальнейшее развитие сукцессии возможно только при нарушениях, как вариант биотической сукцессии (олени копытами нарушают сплошной ковер мхов, развивающихся на пожарищах, и дают возможность поселиться травам)	“В связи с развитием техногенного общества антропогенная нагрузка на водные объекты достаточно интенсивно растет. <...> При этом изменение гидрологических параметров водных объектов, увеличение объемов вылова, совершенствование орудий лова способствовали тому, что одни виды гидробионтов исчезали, численность других значительно сокращалась, а взамен экологические ячейки заполнялись другими видами, для которых новые условия существования были более приемлемыми” (Пукало и др., 2020, с. 34)

Толерантность	<p>В ходе сукцессии происходит некоторое ухудшение условий среды, что компенсируется за счет поселения все более и более S-толерантных видов (см. типы ЭЦС [Grime, 1979; Грайм, 2005]; так, при восстановлении леса, поселение ели возможно только под полог ольхи, т.е. при некотором ухудшении условий)</p>	<p>Сукцессионные преобразования в бортовых прудах в условиях малых равнинных рек связаны с упрощением трофической структуры. Происходит формирование рыбного населения с заменой планктофагов на детритофагов. Отмечен высокий темп сукцессионных изменений. “Зарегулирование стока и гидрохимические изменения оказывают влияние на все участки, включая прежде всего те, которые находятся ниже по течению, вне зоны активности бобров” (Завьялов и др., 2005, с. 166)</p>
Нейтральность	<p>Соответствуют сукцессии как чисто популяционному процессу смены популяций видов с разными жизненными циклами и разными ЭЦС; чаще эта модель распространяется только на формирование видового состава, а количественные соотношения между видами обуславливаются ослабленным проявлением эффектов стимуляции, ингибирования или толерантности</p>	<p>Эндемичный мятлик <i>Furbiша (Pedicularis furbishiae)</i> встречается вдоль р. Мейн в области, подверженной периодическому затоплению (Menges, 1990). Паводки часто уничтожают некоторые популяции растений, но в то же время они создают новые прибрежные местообитания, пригодные для поселения новых популяций. В данном случае метапопуляция — самая подходящая единица изучения в речном бассейне. Формирование метапопуляций планктонных и донных сообществ в высокоминерализованных реках происходит в результате либо синхронных действий факторов среды аридной зоны, либо стохастических процессов, определяющих нарушение баланса иммиграции и вымирания локальных популяций (Шитиков, Зинченко, 2014)</p>
Эргодичность	<p>Это специальное свойство некоторых динамических систем, состоящее в том, что в процессе эволюции почти каждое состояние с определенной вероятностью проходит вблизи любого другого состояния системы (Feller, 1950). Для эргодических систем математическое ожидание по временным рядам должно совпадать с математическим ожиданием по пространственным рядам. То есть для определения параметров системы можно долго наблюдать за поведением одного ее элемента, а можно за очень короткое время рассмотреть все ее элементы (или достаточно много элементов). Если система обладает <i>свойством эргодичности</i>, то в обоих случаях получаются одинаковые результаты. Этот вывод из теории эргодических цепей Маркова достаточно нов для экологии; Р. Макартур (2021) предложил разнообразие потоков энергии между звеньями как меру устойчивости к сбоям</p>	<p>Наводнения в реках вызывают разрушение функциональных связей генетически обусловленных общностей экосистем и эргодичность ландшафтов (Богатов, 1995). Формируется эндогенный механизм взаимодействия ландшафтов и экосистем. Это вызывает перманентные перегруппировки видов в биотических сообществах. При трансформации речных систем проходит ряд событий:</p> <ul style="list-style-type: none"> • изменения среды обитания (почвы, растительность, режим потока, водная растительность, морфология русла, режим осадконакопления, гидрологический режим и качества вод и т.п.); • изменения в составе биотических сообществ, элиминация некоторых видов, нарушение или ослабление биопродукционного процесса; • развитие эрозийных процессов, изменение и активизация геохимических потоков; • активизация расселения животных и растений и существенные изменения в структуре сообществ, развитие быстро протекающих сукцессий и др. (Богатов, Федоровский, 2017)

экосистем в целом — это не задача гидробиологии как науки биологической (выделено А.И. Бакановым. — Г.Р., Т.3.)”.

Решение *дилеммы курицы и яйца* в пользу того, что гидробиология большинством исследователей рассматривается как раздел экологии, понадобилось нам для унификации терминологии и представлений о сукцессионных изменениях гидроэкосистем². “Взаимообогащение двух противоположных (и не только. — Г.Р., Т.3.) научных областей зачастую приводит к обнадеживающим результатам в плане постановки интересных вопросов, если не всегда ответов на них” (Fisher, 1983, p. 7).

РАЗЛИЧИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СУКЦЕССИЯХ

Но вернемся к сукцессиям наземных и водных экосистем. Напомним, что изменение в сообществах с течением времени, присущее данной географической точке с последующим внешним воздействием, является классическим примером *аллогенной сукцессии*. Восстановление сообществ может и должно определяться такими понятиями как состав видов, их численность, доминирование. Основные разногласия исследователей связаны с общностью моделей сукцессионных изменений как в близких, так и в корне отличающихся типах экосистем. Так, например, одни (Drury, Nisbet, 1973, p. 337) предлагают делать обобщения только в том случае, если мы ограничиваем сферу исключительно лесами умеренной зоны, другие (McIntosh, 1980) ставят вопрос о существовании общей модели, которую еще предстоит открыть. При этом в последнее время наметились разнообразные попытки наложения пространственной модели на этот процесс. В наземных экосистемах, наравне с экоклинами и топоклинами (распределение популяций по экологическим и пространственным градиентам) и ценоэкоклинами и ценотопоклинами (для сообществ), используются представления о хроно- и ценохроноклинах (синоним изменения во времени) и *циклических сукцессиях* (с возвратом к исходному состоянию при цикличности больше 10 лет; например, гологенез растительности речных пойм (Миркин, 1974; Миркин и др., 1989)); на “границе” наземных и водных экосистем говорят о *ландшафтных сукцессиях* (саморазвитие целых ландшафтов на примере формирования островов в водохранилищах Днепра; Зимбалева, 1987). Для

водных экосистем популярными стали представления о *продольной* (longitudinal) *сукцессии* (Sheldon, 1968; Fisher, 1977, 1983; Goldstein, 2007; Зинченко, Шитиков, 2015; Богатов, Федоровский, 2017, и др.).

Продольная сукцессия определяется как последовательность сообществ в проточных водах от истоков до устья крупных рек (Fisher, 1983, p. 16). “Продольные изменения геоморфологических и гидравлических характеристик речных систем оказывают существенное влияние на распределение речных организмов. <...> В продольном профиле реки закономерно изменяется качество среды обитания гидробионтов за счет как абиотических факторов, так и жизнедеятельности речных организмов. В результате происходит изменение видового состава биоты, которое может иметь плавный или скачкообразный характер” (Богатов, Федоровский, 2017, с. 316, 317). Фактически продольные изменения не зависят от времени и не включают в себя восстановление (атрибут вторичных сукцессий) после окончания внешнего воздействия. Основными факторами продольной модели проточных вод называют (в частности, по отношению к распределению рыбных сообществ (Fisher, 1983)) глубину, скорость потока, температуру, уклон, тип субстрата, распределение донных беспозвоночных и пр. Особенности “макросреды обитания (включают продольные изменения характеристик русла, речного стока, качества воды и температуры) и определяют долготное распространение различных видов. Среда обитания также включает в себя распределение гидрологических и структурных особенностей, составляющих реальное жизненное пространство организма, называемое микросредой обитания. Общая среда обитания, доступная для вида при любом течении реки, представляет собой площадь перекрытия между доступной микросредой обитания и подходящими характеристиками макросреды обитания” (Bovee, 1982, p. V).

Для объяснения сложного комплекса сукцессионных явлений в водотоках было предложено достаточно много различных концепций (Богатов, Федоровский, 2017, с. 295; Барышев, 2020, с. 223):

- концепция речного континуума (Vannote et al., 1980);
- концепция градиента речного биома, продольной русловой сукцессии (Fisher et al., 1982);
- дисконтинуальные модели речных сообществ, в том числе концепция динамики пятен / ячеек (the patch dynamics concept — Townsend, 1989), в рамках которой рассматриваются относительно дискретные группировки и сообщества в динамически меняющихся условиях среды;

² Отметим, например, что в очень интересной монографии о речной гидрологии и гидробиологии (Богатов, Федоровский, 2017) авторы вообще избежали понятия “сукцессия”, а говорили о *концепции речного континуума*.

• комбинированная концепция функционирования речных экосистем (Богатов, 1995), рассматривающая концепции речного континуума и динамики пятен в комплексе; “тем не менее наличие в период межени четко выраженной продольной континуальности в изменениях индекса Шеннона фито- и зообентосных сообществ, трофической структуры беспозвоночных, соотношения в потоке органических частиц разного генезиса и т.п. указывает на оправданность применения положений комбинированной концепции функционирования речных экосистем (Богатов, 1995), представляющей собой синтез концепций речного континуума (Van note et al., 1980) и динамики ячеек / пятен (Townsend, 1989)” (Богатов, Федоровский, 2017, с. 344);

- концепция синтеза речных и прибрежных экосистем;
- концепция пульсации паводка (Junk et al., 1989);
- вспомогательные концепции, учитывающие влияние на речные сообщества отдельных природных факторов (в том числе дренажно-транзитная концепция, определяющая функциональную значимость водосборных бассейнов при формировании речного континуума);
- концепция серийных (множественных) нарушений (Ward, Stanford, 1983);
- волновая концепция (river wave concept; Humphries et al., 2014);
- модель ландшафтных фильтров (Poff, 1997);
- модель синтеза речных экосистем (Thorp et al., 2006);
- предлагается выделение статистически значимых изолированных зон, на границе которых происходит сукцессионная смена видового состава гидробионтов (Шитиков, Зинченко, 2014) как расширение применений концепции функциональных зон Торпа с соавт. (Thorp et al., 2006).

Скорее, следует говорить не о различиях, а о разной степени изученности процесса сукцессии в наземных и водных экосистемах. При этом “лидерство” принадлежит как наземным (например, исследование разного рода “клинальных” изменений), так и водным экосистемам (продольная сукцессия в реках).

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СУКЦЕССИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

Популяризации “сукцессионных идей” (изучению разногодичной изменчивости) во многом способствовало развитие методологии и методов математического моделирования (как наземных, так и водных экосистем). Число моделей такого рода не поддается исчислению, и, естественно, не

претендуя в этой части на полноту обзора, приведем в качестве примера лишь несколько моделей, к которым авторы либо имели прямое отношение, либо хорошо известные им по литературным источникам (табл. 2). Классификация методов моделирования и, соответственно, самих моделей дана по: Розенберг, 1984; Шитиков и др., 2005.

За каждой моделью стоит либо крупная статья (серия статей), либо монография; это не позволяет посвятить их интерпретации много места (кроме того, в табл. 2 приведены ссылки на соответствующие публикации). Для иллюстрации приведем лишь некоторые данные по модели пространственно-временной динамики сообществ хирономид (Chironomidae, Diptera; табл. 3, рис. 2) в Куйбышевском водохранилище (Зинченко, Шитиков, 2021).

Анализ многолетней (50 лет, 7 точек) динамики ценоза хирономид (Chironomidae, Diptera) показал, что с 1966 по 1975 г. на всех плесах Куйбышевского водохранилища (около 500 км, 9 точек) наблюдается стабилизация таксономического состава на фоне общего увеличения численности бентоса (табл. 3). Начиная с 1975 г., который был наиболее жарким и маловодным, наблюдается вспышка развития всего бентоса, и при сохранении массовых видов в донных сообществе хирономид стали регистрироваться малочисленные виды — *Microchironomus tener*, *Harnischia fuscimana*, *Polypedilum scalaenum* и др. Дальнейший анализ экологических показателей донных сообществ хирономид в период эвтрофирования водохранилища (1985–1992 гг.) показал снижение видового разнообразия (Зинченко, 2003) при одновременном росте общей численности за счет одного-двух доминантных видов хирономид (*Chironomus plumosus*, *Procladius ferrugineus*). После 1992 г. начался период сукцессионного восстановления экосистемы водохранилища, который продолжается до настоящего времени.

Метод главных компонент позволил выделить два главных фактора, которые с известной степенью осторожности можно интерпретировать как PC_1 (21.1%) — фактор пространственной (продольной) изменчивости (“сукцессии”) и PC_2 (14.3%) — собственно, сукцессионный фактор (изменения во времени). На рис. 2 представлен результат, полученный методом анализа траекторий АСТ (Analysis of Community Trajectories; Saceres et al., 2019). К сожалению, метод АСТ не позволяет непосредственно визуализировать многомерные траектории, но можно выполнить их приближенное проецирование (через взаимосвязанную последовательность точек) на плоскость двух главных координат ($PC_1 \rightarrow PC_2$), если характер

Таблица 2. Примеры моделей динамики наземных и водных экосистем

Естественные и искусственные наземные экосистемы	Естественные и искусственные водные экосистемы
Эмпирико-статистические модели	
Модель хроноклинов высоты растений луговых сообществ поймы Средней Лены (Кононов, Неустроева, 1976)	Статистическая модель Куйбышевского водохранилища (Меншуткин и др., 1998)
	Модель пространственно-временной динамики сообществ хирономид (Chironomidae, Diptera) в Куйбышевском водохранилище (Зинченко, Шитиков, 2021)
Самоорганизующиеся модели	
Модель продуктивности аласных сенокосов Центральной Якутии (Кононов, Розенберг, 1981)	Модель связи между гидрохимическими и гидробиологическими показателями для донных организмов малых рек, расположенных в Среднем Поволжье (Шитиков и др., 2005; Розенберг, 2013)
Аналитические модели	
Модели потенциальной эффективности наземных экосистем (Брусилковский, Розенберг, 1979; Розенберг, 2009)	Классические модели Лотки—Вольтерра, модели пресноводных экосистем (Агейков, 2002)
Марковские цепи как модели растительной сукцессии (Денисенко и др., 1996; Логофет и др., 2005; Логофет, 2010)	Динамика водохранилищ равнинного типа (Крестин, Розенберг, 1996, 2002)
Странные аттракторы в динамике растительности (Розенберг, 1985)	
Имитационные модели	
Модели луговой растительности (Гильманов, 1978; Grassland Simulation..., 1978; Розенберг, 1981, 1984)	Модели экосистемы оз. Байкал (Ащепкова и др., 1978; Меншуткин, 1993; Зилов, 2006) и других пресноводных озер (Крогиус и др., 1969; Меншуткин и др., 2014)
	Модели сезонной и сукцессионной изменчивости морских экосистем (Ворович и др., 1981)
	Модель гидроэкосистемы р. Сена (Even et al., 1998)

Таблица 3. Распределение средних показателей видового разнообразия ценоза хирономид (Chironomidae) в плесах Куйбышевского водохранилища за разные периоды наблюдений (n — число видов; H — индекс разнообразия Шеннона, бит/экз.; N — численность, экз./м²)

По периодам наблюдений				По участкам водохранилища (север — юг)			
год	n	H	N	плёсы	n	H	N
1966	9.67	1.54	677	Волжский (В)	9.14	1.71	1014
1975	8.22	1.22	778	Волго-Камский (ВК)	6.57	1.23	601
1984	8.00	1.17	1828	Камский (К)	6.57	1.47	350
1992	3.56	1.03	1028	Тетюшинский (Т)	7.14	1.40	662
2002	7.67	1.65	1360	Ундорский (УН)	7.71	1.61	2128
2009	7.44	2.01	1752	Ульяновский (УЛ)	5.71	1.29	1576
2016	4.11	1.60	481	Новодевиченский (Н)	8.43	1.82	1832
среднее	6.95 ± 0.43	1.46 ± 0.08	1131 ± 143	Приплотинный (П)	6.43	1.76	1140
				Черемшанский залив (Ч)	4.86	0.83	873

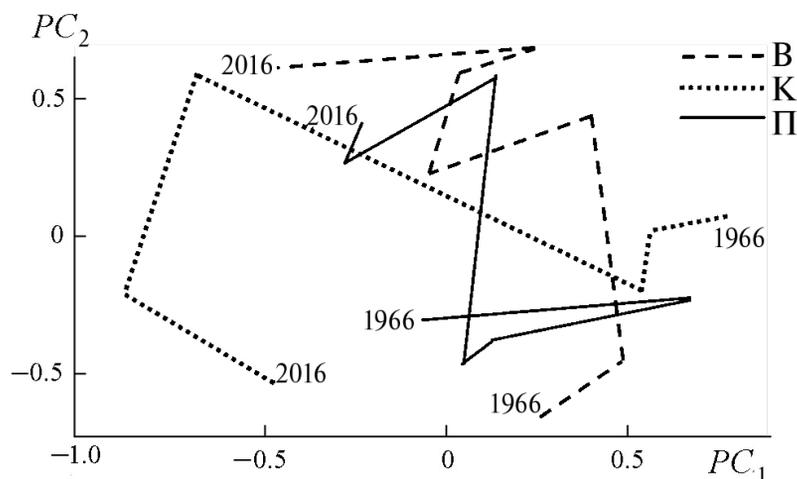


Рис. 2. Проекция динамических траекторий видовой структуры хирономид по плесам (В — Волжский, К — Камский, П — Приплотинный) на плоскость двух главных компонент; годы — начало (1966 г.) и конец (2016 г.) траекторий, остальные даты наблюдений — в узлах ломаных прямых.

данных позволяет пренебречь той информацией, которая аккумулирована в остальных осях.

Из всех проанализированных плёсов только Камский имел противоположную другим ориентацию как по оси PC_1 , так и по оси PC_2 . Специфический характер многолетней динамики структурных характеристик сообществ хирономид Камского плеса можно связать со значительной неоднородностью водных масс, особенностями гидрологических условий и гидрохимического режима. Это позволяет по данному параметру (ценоза хирономид (*Chironomidae*, *Diptera*)) отдать предпочтение версии о том, что Кама впадает в Волгу, а не наоборот. Может быть, это и есть одно из оснований для решения споров о “главности” рек Волга и Кама.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Еще один момент, на который хотелось бы обратить внимание. Экология — это междисциплинарная, но в большей степени биологическая дисциплина. Сукцессия, круговорот вещества в природе — явно экологические процессы. Однако, к сожалению, даже “внутри” биологических дисциплин наблюдается желание каждый раз “изобретать свой велосипед”. Так, гидробиологи достаточно подробно рассматривают роль микробной “петли” в продукционных процессах в планктонных сообществах и предлагают оригинальные теоретические конструкции для ее описания (Копылов и др., 2007; Копылов, Косолапов, 2011); А.А. Титлянова и А.Д. Самбуу также рассуждают о “петлях” в описании биотического круговорота, подчеркивая, что “у нас еще слишком мало данных для характеристики круговорота паутины [пищевая сеть. — Г.Р.] и нет

теории [выделено нами. — Г.Р., Т.З.], позволяющей выделить то сочетание петель, для которого баланс вещества будет близок к нулю” (Титлянова, Самбуу, 2016, с. 21). Или, например, ставшие уже классическими модели автогенных сукцессий (Connell, Slatyer, 1977; Botkin, 1981; Миркин, Наумова, 2017; см. выше рис. 1 и табл. 1) — благоприятствования, толерантности, ингибирования и нейтральности, — как представляется, хорошо “ложатся” на сукцессии в рамках “травяного биома”, но практически не используются гидробиологами.

Процесс “изобретения велосипеда” свойственен не только взаимоотношениям экологии и гидробиологии. Еще на ранних стадиях становления экологической науки наблюдалось сходное противостояние, в частности ботаники и зоологии: “Напротив, развитие науки экологии было затруднено в ее организации и искажено в ее росте из-за отдельного развития экологии растений, с одной стороны, и экологии животных, с другой — In contrast, the development of the science of ecology has been hindered in its organization and distorted in its growth by the separate development of plant ecology on the one hand and animal ecology on the other” (Clements, Shelford, 1939, p. V). Приведение терминологии и концепций во всех дисциплинах экологического профиля к единому знаменателю — это движение не только в направлении унификации терминологии, но и попытка через экологию проточных вод и экологическую сукцессию способствовать лучшему пониманию между специалистами и, как следствие, взаимному обогащению экологии и гидробиологии.

Нельзя не отметить и очень интересную работу Г.А. Заварзина (2007) об эволюции, сукцессии

и хаэссеитасе. Последнее понятие (лат. *haecceitas* — этость) — подчеркивает несводимость единичного существования к сущности, обобщению (различие между понятием “человек” и понятием “Сократ”; Грицанов, 2002) — было предложено на рубеже XIII–XIV вв. И.Д. Скотом³. В контексте нашей работы это единство времени и пространства действия, существование здесь и сейчас. В рамках этих представлений вся экологическая и гидробиологическая информация — это информация, полученная “здесь и сейчас”. Все необратимые изменения (рис. 1) — есть только настоящее (хаэссеитас; будущее над ним не властно, а прошлое дает только материал для настоящего). Таким образом, экологические законы в точке времени и пространства обусловлены “функцией и взаимосвязью между разнородными компонентами” (Заварзин, 2007, с. 339). Любая речная экосистема представляет собой мозаику небольших участков с различными формами сукцессионных изменений, поэтому важно учитывать степень этой неоднородности, основываясь на сути биологических процессов (Fisher et al., 1982; Зинченко, Шитиков, 2015). Современная теория сукцессий “привязана” к конкретной точке пространства (хроноклин); если мы говорим о сукцессии по некоторому градиенту (топохроноклин или хронотопоклин, экохроноклин и пр.), то такая теория, как и специальная терминология, только начинают создаваться.

Наконец, приведем слова испанского гидробиолога и эколога Р. Маргалефа (1992, с. 161), который, как всегда, парадоксален: “Климат оборачивается просто названием утопии, созданной группой экологов. Но это-то и хорошо, поскольку он может служить идеальным пределом или асимптотой, которая может быть, по существу, эталоном действия обратной связи на экосистемном уровне. Можно понять Браун-Бланке, который писал, что, возможно, не существует других областей, кроме изучения сукцессии, где так переплетаются факты и фантазии”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят д.б.н. В.К. Шитикова за консультации по некоторым вопросам моделирования гидроэкосистем; мы благодарны также академику С.Н. Шевченко (председателю Самарского ФИЦ РАН) за то, что он не препятствовал выполнить это исследование.

³ Блаженный Иоанн Дунс Скот (Ioannes Duns Scotus; 1266–1308) — шотландский теолог, философ, схоластик и францисканец.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 1021060107217-0-1.619 “Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна”).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамишвили Г.Г.*, 1970. Устойчивые газоны для спорта и отдыха. М.: Стройиздат. 101 с.
- Авдейко Г.П., Антонов А.Ю., Волынец О.Н. и др.*, 1992. Подводный вулканизм и зональность Курильской островной дуги. М.: Наука. 528 с.
- Агейков В.Ю.*, 2002. Методы группового анализа в применении к аналитическим моделям пресноводных экосистем // Ползуновский вестн. № 1. С. 95–98.
- Алимов А.Ф.*, 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М.*, 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. 343 с.
- Ащепкова Л.Я., Гурман В.И., Кожова О.М.*, 1978. Энергетическая модель пелагического сообщества оз. Байкал // Модели природных систем. Новосибирск: Наука. С. 51–57.
- Барышев И.А.*, 2020. Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии. Дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск. 380 с.
- Богатов В.В.*, 1995. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. № 3. С. 51–61.
- Богатов В.В., Алимов А.Ф., Телеш И.В.*, 2007. Актуальные проблемы гидробиологии // Вестн. РАН. Т. 77. № 6. С. 556–559.
- Богатов В.В., Федоровский А.С.*, 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука. 384 с.
- Босиков Н.П.*, 1991. Эволюция аласов Центральной Якутии. Якутск: Бичик. 127 с.
- Боч М.С., Мазинг В.В.*, 1979. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука. 188 с.

- Брусиловский П.М., Розенберг Г.С.*, 1979. Вероятностные модели предотвращения катаклизмов. Уфа: Препринт Ин-та биол. БФАН СССР. 28 с.
- Варламова О.Е.*, 1998. Пространственное распределение, трансформация и выделение фосфора из донных отложений Куйбышевского водохранилища (на примере Приплотинного плеса). Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М.: ИВП РАН. 24 с.
- Васенёв И.И.*, 2008. Почвенные сукцессии. М.: ЛКИ. 400 с.
- Винберг Г.Г.*, 1977. Гидробиология как экологическая наука // Гидробиол. журн. Т. 13. № 5. С. 5–15.
- Ворович И.И., Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Жданов Ю.А., Сурков Ф.А.*, 1981. Использование математической модели экосистемы Азовского моря для исследования закономерностей функционирования и структуры системы // ДАН СССР. Т. 259. № 2. С. 302–306.
- Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений, 1977 / Под ред. Цицина Н.В. М.: Наука. 236 с.
- Галкин С.В.*, 2002. Гидротермальные сообщества Мирового океана: структура, типология. М.: Геос. 197 с.
- Гильманов Т.Г.*, 1978. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М.: Изд-во Моск. ун-та. 169 с.
- Гоголева П.А., Кононов К.Е., Миркин Б.М., Миронова С.И.*, 1987. Синтаксономия и симфитосоциология растительности аласов Центральной Якутии. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 176 с.
- Грайм Д.П.*, 2005. Классификация растительности по соотношению стратегий // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Четвертые Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 48–58.
- Грицанов А.А.*, 2002. Сущность // История философии: Энциклопедия. Мн.: Интерпрессервис; Книжный Дом. С. 1055.
- Денисенко Е.А., Каргополова У.Д., Логофет Д.О.*, 1996. Первичная сукцессия растительности в техногенном ландшафте лесостепной зоны (марковская модель) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 542–551.
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П.*, 1981. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат. С. 160–166.
- Дмитриев В.В., Федорова И.В., Огуцов А.Н. и др.*, 2020. “Гидрология”, “экология” и “геоэкология” в современных исследованиях водных объектов суши: акценты, проблемы, решения // Четвертые Виноградские чтения “Гидрология от познания к мировоззрению”: сб. докл. междунар. науч. конф. памяти выдающегося русского ученого Юрия Борисовича Виноградова. СПб.: ООО “Изд-во ВВМ”. С. 12–33.
- Заварзин Г.А.*, 2007. Бытие и развитие: эволюция, сукцессия, хаэссеитас // Вестн. РАН. Т. 77. № 4. С. 334–340.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю.*, 2005. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука. 186 с.
- Звягинцев А.Ю.*, 2005. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука. 432 с.
- Зилов Е.А.*, 2006. Математическое моделирование экосистемы озера Байкал: вчера, сегодня, завтра // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 8. С. 58–64.
- Зилов Е.А.*, 2009. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учеб. пособие. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 147 с.
- Зимбалева Л.Н.*, 1987. Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ. Киев: Наукова думка. 121 с.
- Зинченко Т.Д.*, 1981. Хируномиды — основная группа фауны обрастаний Учинского водопроводного канала и некоторые вопросы биоиндикации качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат. С. 183–193.
- Зинченко Т.Д.*, 1982. Хируномиды (Diptera, Chironomidae) обрастатели водопроводного канала как биологические помехи в водоснабжении. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Зинченко Т.Д.*, 2003. Многолетнее формирование зообентоса Куйбышевского водохранилища: динамика хируномид (Diptera: Chironomidae) в связи с процессами эвтрофирования // Изв. Самар. НЦ РАН. Спец. вып. 1. С. 91–101.
- Зинченко Т.Д., Ненастьев А.В., Едский Л.Б.*, 1984. Состояние бентофауны “морской” акватории Волго-Каспийского канала в районе проведения дноуглубительных работ // Дноуглубительные работы и проблемы охраны рыбных запасов и окружающей среды рыбохозяйственных водоемов. Астрахань: АГТУ. С. 218–220.
- Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.*, 2022. Гидробиология 20-х годов 20-го века (ретрохроника). Тольятти: РИО ИЭВБ РАН. 206 с.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К.*, 2011. Сукцессии в реках (обзор) // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Розенберга Г.С., Зинченко Т.Д. Тольятти: Кассандра. С. 236–249.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К.*, 2015. Сукцессии и флуктуации — пространственно-временные изменения в реках // Астрахан. вестн. экол. образования. № 4 (34). С. 77–88.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К.*, 2021. Закономерности пространственно-временной динамики сообществ хируномид (Chironomidae, Diptera)

- в Куйбышевском водохранилище // Водные ресурсы. Т. 48. № 3. С. 307–314.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.*, 1997. Фитоценология: Учебник. СПб.: Изд-во СПбГУ. 316 с.
- Камнев А.Н.*, 2015. Гидробиология: вчера, сегодня, завтра. Концепция возрождения гидробиологических кафедр в России (на примере развития отдельно взятого модельного подразделения университета) // Вопр. соврем. альгологии. № 3 (10). <http://algology.ru/852>
- Керженцев А.С.*, 1992. Изменчивость почвы в пространстве и во времени. М.: Наука. 108 с.
- Комарова Т.А.*, 1992. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР. 224 с.
- Кононов К.Е., Неустроева А.И.*, 1976. Некоторые закономерности циклической динамики луговых сообществ поймы Средней Лены // Теоретические и методические вопросы изучения лугов Центральной Якутии. Якутск: ЯкутГУ. С. 99–122.
- Кононов К.Е., Розенберг Г.С.*, 1981. Прогнозирование урожайности аласных сенокосов по гидрометеорологическим факторам методами самоорганизации // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 99–104.
- Константинов А.С.*, 1981. Оценка и индикация состояния водных экосистем в условиях антропогенного воздействия // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоиздат. С. 75–89.
- Константинов А.С.*, 1986. Общая гидробиология. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк. 496 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б.*, 2011. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад. 332 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др.*, 2007. Микробная “петля” в планктонных сообществах озер разного трофического статуса // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 5. С. 350–360.
- Кочарян К.С.*, 2000. Эколого-экспериментальные основы зеленого строительства в крупных городах. М.: Наука. 184 с.
- Красилов В.А.*, 1992. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: Ин-т охраны природы и заповедного дела. 173 с.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.*, 1996. Об одном механизме “цветения воды” в водохранилище равнинного типа // Биофизика. Т. 44. Вып. 3. С. 650–654.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.*, 2002. Двухмерная модель “цветения воды” в водохранилище равнинного типа // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 4. № 2. С. 276–279.
- Крозиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В.*, 1969. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего (опыт кибернетического моделирования). Л.: Наука. 86 с.
- Кулагин А.Ю.*, 2010. Техногенная трансформация ландшафтов при добыче полезных ископаемых и лесная рекультивация как способ оптимизации состояния окружающей среды // Изв. ОГАУ. № 2 (26). С. 219–220.
- Логофет Д.О.*, 2010. Марковские цепи как модели сукцессии: новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. № 2. С. 46–59.
- Логофет Д.О., Денисенко Е.А., Голубятников Л.Л.*, 2005. Сукцессии в лесостепи в условиях изменения климата: модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 2. С. 136–145.
- Лукина Н.В., Сухарева Т.А., Исаева Л.Г.*, 2005. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах. М.: Наука. 248 с.
- Макартур Р.*, 2021. Колебания численности популяций животных и меры стабильности сообщества // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 30. № 1. С. 77–80.
- Маргалев Р.*, 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 214 с.
- Менишуткин В.В.*, 1993. Имитационное моделирование водных экологических систем. СПб.: Наука. 160 с.
- Менишуткин В.В., Паутова В.И., Номоконова В.И., Селзнёв В.А., Попченко И.И. и др.*, 1998. Статистические связи в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 34. № 5. С. 94–103.
- Менишуткин В.В., Руховец Л.А., Филатов Н.Н.*, 2014. Моделирование экосистем пресноводных озер (обзор). 2. Модели экосистем пресноводных озер // Водные ресурсы. Т. 41. № 1. С. 24–38.
- Миркин Б.М.*, 1974. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука. 174 с.
- Миркин Б.М.*, 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Миркин Б.М., Анищенко И.Е.*, 1994. Градиентный анализ закономерностей состава спонтанных видов в сообществах газонов городов Башкирского Предуралья // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. № 6. С. 86–91.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г., Григорьев И.Н. и др.*, 1987. Опыт анализа сукцессий в травосмесях. Уфа: БФАН СССР. 120 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.*, 1984. О сукцессиях растительных сообществ // Экология. № 6. С. 3–13.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.*, 2017. Введение в современную науку о растительности. М.: ГЕОС. 280 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.*, 2001. Современная наука о растительности. М.: Логос. 262 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.*, 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.
- Миронова С.И.*, 2011. Сукцессии растительности на техногенных ландшафтах Якутии // Фунд. исследования. № 11 (3). С. 602–605.
- Мордкович В.Г., Любчанский И.И.*, 2019. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) и зоодиагностика экологической сукцессии на техногенных катенах

- буроугольных отвалов КАТЭКа (Красноярский край) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 533–543.
- Наумова Л.Г., 1995. Основы фитоценологии. Уфа: Изд-во БГПУ. 238 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Оханкин А.Г., 1997. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока: На примере р. Волги и ее притоков. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Ин-т озераведения РАН. 48 с.
- Протасов А.А., 2005. Некоторые вопросы гидробиологии (заметки, посвященные памяти А.И. Баканова) // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: Изд-во СамНЦ РАН. С. 82–90.
- Протасов А.А., 2010. Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология. Т. 3. № 1. С. 40–56.
- Протасов А.А., 2011. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика. 704 с.
- Пукало П.Я., Базаева А.В., Беспалый А.В., Панчишный М.А., 2020. Влияние антропогенных факторов на водные экосистемы // Животноводство и вет. медицина. № 3 (38). С. 33–36.
- Пьявченко Н.И., 1985. Торфяные болота. Их природное и хозяйственное значение. М.: Наука. 152 с.
- Риклефс Р., 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Рогозин Д.Ю., 2019. Меромиктические озера Северо-Минусинской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий. Красноярск: Изд-во ИФ СО РАН. 240 с.
- Розенберг Г.С., 1981. Квазиимитационная модель динамики луговых фитоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. № 2. С. 71–79.
- Розенберг Г.С., 1984. Модели в фитоценологии. М.: Наука. 265 с.
- Розенберг Г.С., 1985. Странный аттрактор в модели растительного сообщества на ранней стадии сукцессии // Математическое моделирование в биоценологии: Тез. докл. Всесоюз. шк. Петрозаводск: АН СССР. С. 199–201.
- Розенберг Г.С., 2009. Модель потенциальной эффективности сукцессионных процессов в травосмесях // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 11. № 1 (7). С. 1640–1646.
- Розенберг Г.С., 2013. Введение в теоретическую экологию / В 2-х т.; изд. 2-е, испр. и доп. Тольятти: Казанскара. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.
- Сальников Н.Е., Черномашенцев А.И., Пирогов В.В., Зинченко Т.Д., Карпюк М.И., 1983. Гидрофауна Волго-Каспийского канала и ее изменения в связи с проведением дноуглубительных работ // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов. Казань: Изд-во КазГУ. С. 260–262.
- Семерной В.П., 2008. Общая гидробиология: Текст лекций. Ярославль: ЯрГУ. 184 с.
- Синельников К.Ю., 1998. Обзор многолетних газонных трав для зеленого строительства, дорожного строительства и рекультивации земель. http://www.vitusltd.ru/obzor_trav.html
- Смелянский И.Э., 1993. Механизмы сукцессии // Успехи соврем. биол. Т. 113. № 1. С. 36–45.
- Соколова Н.Ю., Зинченко Т.Д., Львова А.А., 1981. Фауна обрастаний водоводов Учинского водохранилища как индикатор качества воды и ее изменения в зависимости от гидрологического режима // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всесоюз. конф. Москва, 1–3 ноября 1978 г. Л.: Гидрометеиздат. С. 175–182.
- Софронов М.А., Волокитина А.В., Софронова Т.М., 2008. Пожары и пирогенные сукцессии Южного Прибайкалья // Сиб. экол. журн. № 3. С. 381–388.
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д., 2016. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 192 с.
- Ткаченко К.С., 2015. Коралловые рифы перед экологическими угрозами XXI века // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 5. С. 390–414.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 328 с.
- Фёдоров В.Д., 1977. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 3. С. 8–22.
- Фёдоров В.Д., 1987. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биол. науки. № 8. С. 6–26.
- Халаман В.В., 2009. Обрастания: терминология и определения // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 6. С. 495–503.
- Христофорова Н.К., 1999. Основы экологии: учебник. Владивосток: Дальнаука. 516 с.
- Чернова Н.М., 1977. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука. 200 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., 2014. Статистический анализ структурной изменчивости донных сообществ и проверка гипотезы речного континуума // Водные ресурсы. Т. 41. № 5. С. 530–540.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн. М.: Наука. Кн. 1. 281 с.; Кн. 2. 337 с.
- Янтурин С.И., 1998. Фитомелиорация солонцовых комплексов // Сельские узоры. № 4. С. 17–19.
- Bazzaz F.A., 1996. Plants in Changing Environments. Cambridge; N.-Y.: Cambridge Univ. Press. 320 p.
- Botkin D.B., 1981. Causality and succession // Forest Succession: Concepts and Applications. N.-Y.: Springer Verlag. P. 36–55.
- Bovee K.D., 1982. A Guide to Stream Habitat Analysis Using the Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow Information Paper 12. FWS/OBS-82/26.

- Bailey's Crossroads (VA): U.S.D.I. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services. 248 p.
- Caceres M., de, Coll L., Legendre P. et al.*, 2019. Trajectory analysis in community ecology // *Ecol. Monogr.* V. 89. № 2. Art. e01350. <https://doi.org/10.1002/ecm.1350>
- Chang C.C., Turner B.L.*, 2019. Ecological succession in a changing world // *J. Ecol.* V. 107. P. 503–509.
- Churchill W.S.*, 1974. Winston S. Churchill: His Complete Speeches, 1897–1963 / Ed. James R.R. N.-Y.: Chelsea House Publ. 8917 p.
- Clements F.E., Shelford V.E.*, 1939. Bio-ecology. N.-Y.: John Wiley; L.: Chapman and Hall. 425 p.
- Connell J.H., Slatyer R.O.*, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *Am. Nat.* V. 111. № 982. P. 1119–1144.
- Drury W.H., Nisbet I.C.T.*, 1973. Succession // *J. Arnold Arboretum.* V. 54. № 3. P. 331–368.
- Even S., Poulin M., Garnier J. et al.*, 1998. River ecosystem modelling: Application of the PROSE model to the Seine River (France) // *Hydrobiologia.* V. 373–374. № 1–3. P. 27–45.
- Feller W.*, 1950. An Introduction to Probability Theory and its Applications. N.-Y.: Wiley. 658 p. (*Феллер В.*, 1984. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. В 2-х т. М.: Мир. Т. 1. 528 с.; Т. 2. 753 с.).
- Fisher S.G.*, 1977. Organic matter processing by a stream-segment ecosystem: Fort River, Massachusetts, U.S.A. // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* V. 62. P. 701–727.
- Fisher S.G.*, 1983. Succession in streams // *Stream Ecology: Application and Testing of General Ecological Theory* / Eds Barnes J.R., Minshall G.W. N.-Y.: Plenum Press. P. 7–27.
- Fisher S.G., Gray L.J., Griram N.B., Busch D.E.*, 1982. Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding // *Ecol. Monogr.* V. 52. № 1. P. 93–110.
- Goldstein R.M.*, 2007. Longitudinal succession in impact assessment of river system fish communities // *JAWRA.* V. 17. № 1. P. 75–81.
- Grassland Simulation Model, 1978 / Ed. Innis G.S. N.-Y.: Springer. 298 p.
- Grime J.P.*, 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester; N.-Y.: Wiley. 222 p.
- Hannan H.H., Dorris T.C.*, 1970. Succession of a macrophyte community in a constant temperature river // *Limnol. Oceanogr.* V. 15. P. 442–453.
- Humphries P., Keckeis H., Finlayson B.*, 2014. The river wave concept: Integrating river ecosystem models // *BioScience.* V. 64. P. 870–882.
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E.*, 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 106. P. 110–127.
- Marine Fouling and its Prevention, 1952. Woods Hole (MA): Woods Hole Oceanographic Institution. 388 p.
- McIntosh R.P.*, 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems // *The Recovery Process in Damaged Ecosystems* / Ed. Cairns J. Ann Arbor: Ann Arbor Science Publ. P. 11–62.
- Menges E.S.*, 1990. Population viability analysis for an endangered plant // *Conserv. Biol.* V. 4. P. 52–62.
- Poff N.L.*, 1997. Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology // *J. North Amer. Benthological Soc.* V. 16. P. 391–409.
- Poincaré H.*, 1912. Calcul des probabilités // Deuxième édition, revue et augmentée par l'auteur. Paris: Gauthier-Villars. 335 p.
- Royal Botanic Gardens Victoria, Landscape Succession Strategy Melbourne Gardens 2016–2036, 2016. Melbourne: Royal Botanic Gardens Board Victoria. 39 p.
- Sheldon A.L.*, 1968. Species diversity and longitudinal succession in stream fishes // *Ecology.* V. 49. № 2. P. 193–198.
- Thorpe J.H., Thoms M.C., Delong M.D.*, 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time // *River Res. Appl.* V. 22. P. 123–147.
- Townsend C.R.*, 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // *J. North Amer. Benthol. Soc.* V. 8. P. 36–50.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.*, 1980. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. № 1. P. 130–137.
- Victor S., Richmond R.*, 2005. Effect of copper on fertilization success in the reef coral *Acropora surculosa* // *Mar. Pollut. Bull.* V. 50. P. 1448–1451.
- Ward J.V., Stanford J.A.*, 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // *Dynamics of Lotic Ecosystems.* Michigan: Ann Arbor Science. P. 29–42.

Successions: Difference and similarity of general ecological and hydrobiological views

G. S. Rozenberg*, T. D. Zinchenko**

Institute of Ecology of the Volga River Basin, RAS

Komzina str., 10, Togliatti, 445003 Russia

**E-mail: genarozenberg@yandex.ru*

***E-mail: zinchenko.tdz@yandex.ru*

The article discusses the features of what is called “hydrobiological succession of flowing waters” in modern scientific literature. These features are associated with the dual nature of such changes: temporal (classical, inherent in a given geographical point) and spatial (“longitudinal”) successions (in the latter case, it is more accurate to speak of “clinal” changes – ecoclines, topoecoclines, etc.). This allows, on the one hand, to correct modern knowledge about flowing waters, and, on the other hand, to contribute to a better understanding of succession as a general ecological concept.