

Номер 7

ISSN 1026-3470

Май - Июнь 2023

ИЗВЕСТИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

# СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)

Журнал публикует статьи теоретических и экспериментальных исследований по различным аспектам биологии



## Специальный выпуск

# ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

## СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 7, 2023

---

---

Гомеостатические механизмы биологических систем: пролегомены

*В. М. Захаров, И. Е. Трофимов*

S3

---

### УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

Цитогенетический гомеостаз и здоровье среды (практика оценки)

*Е. Ю. Крысанов, К. Г. Орджоникидзе, С. А. Симановский*

S9

Эколого-биохимические адаптации водных организмов

*Н. Н. Немова*

S13

Стабильность развития, популяционная динамика и изменение климата (на примере исследования обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus* L., 1758) в Центральной Сибири)

*В. М. Захаров, И. Е. Трофимов, В. Д. Якушов, Б. И. Шефтель*

S23

Оценка здоровья среды по величине флуктуирующей асимметрии древесных растений: анализ возможных причин искажения результатов

*Е. Г. Шадрина, В. Ю. Солдатова*

S29

Фундаментальные ограничения самоорганизации на примерах высоко- и слабоинтегрированных очень сложных систем (элементы скелета млекопитающих и палеокомплексы млекопитающих): от эмпирики к теории

*А. Ю. Пузаченко*

S39

---

### УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПОПУЛЯЦИЯ

Трофо-энергетические основы функционирования и устойчивости природных популяций растительноядных млекопитающих

*М.-Р. Д. Магомедов*

S54

Моделирование экологических ниш самых опасных инвазионных видов топ-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш

*В. Г. Петросян, Ф. А. Осипов, И. Ю. Фенева, Н. Н. Дергунова, Л. А. Хляп*

S70

---

### УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: СООБЩЕСТВО

Теоретико-методологическое обоснование границ и целостности в ландшафтном покрове и его компонентах

*А. Н. Кренке, Р. Б. Сандлерский, А. С. Байбар, М. Ю. Пузаченко, Ю. Г. Пузаченко*

S93

Особенности динамики и структуры сообществ мелких млекопитающих в условиях высоких широт

*Я. Л. Вольперт, Е. Г. Шадрина*

S109

Иерархия экологических гомеостазов как принцип системологии

*Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко, А. Г. Розенберг*

S118

---

---

# Contents

---

---

No. 7, 2023

---

---

Homeostatic Mechanisms of Biological Systems: Prolegomena

*V. M. Zakharov and I. E. Trofimov*

S3

---

## Resilience of Biological Systems: Organism

Cytogenetic Homeostasis and Environmental Health (Assessment Practice)

*E. Yu. Krysanov, K. G. Ordzhonikidze, and S. A. Simanovsky*

S9

Ecological Biochemical Adaptations in Aquatic Organisms

*N. N. Nemova*

S13

Developmental Stability, Population Dynamics and Climate Change, with Particular Reference to the Common Shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in Central Siberia

*V. M. Zakharov, I. E. Trofimov, V. D. Yakushov, and B. I. Sheftel*

S23

Assessment of the Health of the Environment by the Value of Fluctuating Asymmetry of Woody Plants: Analysis of Possible Causes of the Distortion of the Results

*E. G. Shadrina and V. Yu. Soldatova*

S29

Basic Limitations of Self-Organisation on Examples of High- and Low-Integrated Very Complex Systems (Mammalian Skeleton Elements and Mammalian Fossil Assemblages): from Empirical Evidences to the Theory

*A. Yu. Puzachenko*

S39

---

## Resilience of Biological Systems: Population

Trophic-Energetic Bases of Functioning and Stability of Natural Populations of Herbivorous Mammals

*M.-R. D. Magomedov*

S54

Ecological Niches Modelling of the Most Dangerous Invasive Species Top-100 in Russia: Testing the Hypothesis of Conservatism of Ecological Niches

*V. G. Petrosyan, F. A. Osipov, I. Yu. Feneva, N. N. Dergunova, and L. A. Khlyap*

S70

---

## Resilience of Biological Systems: The Community

Theoretical and Methodological Substantiation of Borders and Integrity in Landscape Cover and Its Components

*A. N. Krenke, R. B. Sandlersky, A. S. Baybar, M. Yu. Puzachenko, and Yu. G. Puzachenko*

S93

Peculiarities of Dynamics and Structure of Communities of Small Mammals at High Latitudes

*Ya. L. Volpert and E. G. Shadrina*

S109

Hierarchy of Ecological Homeostasis as A Principle of Systemology

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

S118

---

---

УДК 502:504:574

## ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПРОЛЕГОМЕНЫ

© 2023 г. В. М. Захаров\*, И. Е. Трофимов\*.\* @

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

@E-mail: trofimov@ecopolicy.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Устойчивость биологических систем обеспечивает их жизнеспособность в условиях воздействия факторов окружающей среды. Гомеостатические механизмы организма обеспечивают устойчивость процесса индивидуального развития (гомеостаз развития, или гомеорез). Устойчивость биосистем более высокого ранга определяется разнообразием и устойчивостью составляющих элементов. Новые возможности для реализации гомеостатических механизмов появляются на уровне социума.

*Ключевые слова:* устойчивость, гомеостаз, гомеорез, биологические системы

**DOI:** 10.31857/S1026347023600152, **EDN:** VGC DLN

Устойчивость биологических систем обеспечивает их жизнеспособность в условиях воздействия факторов окружающей среды. При этом в качестве ключевой характеристики обычно рассматривается гомеостаз, что предполагает наличие отрицательных обратных связей, механизмы регуляции на основе решающей системы. Под гомеостазом понимается возможность организма поддерживать постоянство внутренней среды, что означает обеспечение устойчивого состояния, поддержание структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне (Cannon, 1932; Зотин, Зотина, 1993; Odum, Vaggett, 2005; Cooper, 2008). Это ведет к определенному торможению в реакции системы в ответ на изменение среды (явление гистерезиса). При направленном изменении системы (как в случае индивидуального развития), необходимо обеспечение поддержания уже не только устойчивого состояния, но и устойчивости процесса развития, это означает наличие стабилизированного потока, как непрерывной цепочки гомеостазов (гомеостаз развития, или гомеорез). При этом обычно выделяют канализированность развития, как наличие канала, траектории развития (в противоположность пластичности, означающей возможность изменения траектории развития при изменении условий), и стабильность развития, которая означает ширину потока траекторий в пределах этого канала (Mather, 1953; Waddington, 1957; Уоддингтон, 1970; Зотин, 1988; Zakharov *et al.*, 2020).

При исследовании соотношения механизмов обеспечения устойчивости биосистем разного

уровня (от организма до биосферы, включая социум, что особенно актуально в связи с развитием представлений об антропоцене (Crutzen, Stoermer, 2000)), принципиальное значение имеет оценка того, в какой степени эти механизмы могут рассматриваться в качестве собственно гомеостатических и какова при этом может быть роль гомеостатических механизмов организма.

4–5 октября 2022 г. было проведено совещание “Гомеостатические механизмы биологически систем” (ИПЭЭ РАН–ИБР РАН), в рамках которого прошло осуждение различных подходов для оценки устойчивости биологических систем (от организма и популяции до сообщества и экосистемы). Материалы совещания и легли в основу настоящего выпуска журнала.

### ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОСИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

Исследование устойчивости процесса индивидуального развития является предметом не только биологии развития, экологические исследования исходят из оценки взаимоотношений организма с окружающей средой. При исследовании биосистем разного уровня акцент нередко делается на принципиальной значимости именно распространения и численности организмов (Krebs, 1972; Бигон и др., 1989; Гиляров, 1990; Krebs, 2014). Появление или исчезновение особей определенного вида определяется особенностями местообитания, а их жизнедеятельность обеспечивает его функционирование и дальнейшее развитие, что, в

свою очередь, может приводить к смене видов. Представления о гомеостазе развития используются при характеристике механизмов обеспечения устойчивости биологических систем, а учет роли экологических факторов в природных популяциях становится предметом специального рассмотрения при характеристике механизмов развития (экологическая и популяционная биология развития, эволюционная экология) (Шварц 1969; Evolutionary..., 2001; Pianka, 2011; Gilbert, Baressi, 2016; Zakharov *et al.*, 2020).

Гомеостаз развития оказывается наиболее общей характеристикой состояния организма. Из представленной схемы рассмотрения гомеостаза развития, включающей канализированность и стабильность развития, особое значение для характеристики состояния системы имеет оценка именно стабильности развития. Если канализированность развития обычно имеет явно выраженный адаптивный характер и находится под контролем естественного отбора (различия в канализированности могут быть выявлены лишь при изменении условий развития, при анализе фенотипической изменчивости такие различия обычно относятся к компоненте взаимодействия генотип-среда (Waddington, 1960; Zakharov *et al.*, 2022), то шум развития, как характеристика стабильности развития, который до определенного уровня, видимо, находится в пределах люфта, допускаемого естественным отбором, предоставляет возможность для оценки состояния организма. При этом речь идет о различиях, которые возникают на основе того же генотипа при тех же условиях среды. Они находят выражение на разном уровне, от молекулярного и клеточного до организма, представляя собой изменчивость развития (Willmore, Hallgrímsson, 2005; Simpson *et al.*, 2009; Tsimring, 2014; Roy, Majumdar, 2022). Эти различия являются следствием некоторого несовершенства реализации генетической информации в ходе индивидуального развития (строгая детерминация является затратной и может привести к дестабилизации системы). Характеристика состояния системы более высокого ранга может быть дана по уровню шума составляющих элементов (особей популяций разных видов) (Zakharov, Trofimov, 2022). В более общем виде можно говорить о возможности характеристики гомеостаза развития по различным структурным и функциональным показателям развивающегося организма (от морфологических и генетических, до физиологических, биохимических и иммунологических) (Захаров и др., 2017, Захаров, Трофимов, 2019).

Ряд статей, представленных в этом номере журнала, посвящен характеристике состояния организма, исходя из разных подходов к оценке гомеостаза развития. Среди них – исследование цитогенетического гомеостаза (Крысанов и др., 2023) и биохимических механизмов обеспечения

устойчивости состояния организма (Немова, 2023). Подход, связанный с исследованием стабильности развития, открывает возможность для широкого спектра исследований, включая оценку механизмов регуляции численности в условиях изменения климата (Захаров и др., 2023). Широкое использование подхода определяет необходимость специального внимания к методическим рекомендациям, несоблюдение которых может вести к искажению результатов (Шадрина, Солдатова, 2023). Рассмотрение последствий более или менее строгой детерминации процессов позволяет подойти к оценке состояния биосистем (Пузаченко, 2023).

### ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ БИОСИСТЕМ РАЗНОГО УРОВНЯ

Биологические системы разного уровня неразрывно связаны между собой. Организмы входят в состав популяции, основные характеристики организма могут быть оценены лишь на популяционном уровне, в то время как основные черты популяции определяются особенностями составляющих особей. Сообщество популяций разных видов соответствует особенностям местообитания и обеспечивает его функционирование. Необходимо иметь в виду и относительность представлений о стабильности и изменении системы, как и представлений о гомеостазе и гомеорезе. С одной стороны, определенные изменения как в среде, так и в самой системе происходят постоянно как на уровне особи в ходе индивидуального развития, так и в популяции и сообществе. С другой стороны, определенные изменения происходят в течение длительного времени столь медленно, что позволяет рассматривать состояние системы как достаточно стабильное на определенной стадии развития как организма, так и сообщества.

**Популяция.** Динамика популяции, включая как флуктуации, так и цикличность, определяется состоянием особей, что, в конечном счете, сказывается на жизнеспособности и показателях успеха размножения. Это актуально как при воздействии условий окружающей среды, так и в случае эффекта переуплотнения. За счет оценки состояния организма есть возможность для дифференциации разных популяционных ситуаций. Высокая численность может соответствовать как благополучному состоянию организма, когда это наблюдается вследствие благоприятных условий среды, так и неблагополучному, когда это связано с переуплотнением популяции. Это же можно отметить и в случае низкой численности, которая может иметь место как при неблагоприятных условиях, так и в случае вполне благополучного состояния после фазы пика численности (Zakharov *et al.*, 1991; Захаров и др., 2023). Действие лимитирующих факторов, включая условия среды и емкость

местообитания, реализуется посредством изменения состояния организма.

В двух работах, опубликованных в этом номере, представлены результаты исследований механизмов обеспечения устойчивости на популяционном уровне. Это оценка энергетического баланса и, прежде всего, особенностей питания (Магомедов, 2023), и консервативности экологических ниш, что особенно актуально сегодня, вследствие инвазий в условиях изменения климата (Петросян и др., 2023).

**Сообщество и экосистема.** Синхронные для многих видов сообщества спады численности могут наблюдаться как вследствие неблагоприятных условий, так и вследствие эффекта переуплотнения (при этом эффект переуплотнения сказывается не только на популяциях многочисленных видов, но и относительно малочисленных (Захаров и др., 2001; Вольперт, Шадрина, 2002; Шефтель, Якушов, 2022; Вольперт, Шадрина, 2023)). В современных условиях глобального потепления и климатической нестабильности синхронные изменения численности популяций разных видов могут определяться неблагоприятными условиями среды (Ims *et al.*, 2008). Вместе с тем, при изменении условий может наблюдаться и перераспределение численности отдельных видов, в результате показатели сообщества и экосистемы (общая численность, биомасса, видовое богатство) оказываются значительно менее изменчивыми, чем соотношение видов (Trojan, 1984; Rapport *et al.*, 1985; Tilman, 1996; Morgan Ernest, Brown, 2001; Loreau, de Mazancourt, 2013). Постоянство емкости среды определяет относительную стабильность ее основных показателей при возможности перераспределения значимости отдельных элементов в зависимости от конкретных условий. Это создает эффект большей стабильности и устойчивости на более высоком уровне. Происходящие процессы, с одной стороны, определяются общей характеристикой системы (в частности, сложившейся емкостью местообитания), а с другой, – перераспределением элементов в зависимости от условий, что и обеспечивает устойчивость общих показателей системы. С этим связано то, что в экологии, наряду с представлениями об устойчивости и стабильности, используется термин упругость – возвращение системы к прежнему состоянию после первоначального отклонения, вследствие определенного воздействия за счет перераспределения и изменения соотношения составляющих элементов (Holling, 1973; Scheffer, Carpenter, 2003; Hodgson *et al.*, 2015; van Nes *et al.*, 2016; Briske *et al.*, 2017).

Ряд статей, опубликованных в этом номере журнала, посвящен разным аспектам оценки устойчивости на уровне сообщества. Это предполагает оценку как стабильности, так и динамики

определенных показателей сообщества в различных условиях (Вольперт, Шадрина, 2023; Кренке и др., 2023). Рассмотрение вопроса о соотношении механизмов обеспечения устойчивости на разных уровнях, прежде всего, предполагает разработку подходов для их оценки в отношении организма, популяции, сообщества и экосистемы (Розенберг и др., 2023).

Таким образом, гомеостатические механизмы организма имеют принципиальное значение для обеспечения устойчивости не только на уровне индивидуального развития, но и на уровне биосистем разного ранга. Представления о механизмах обеспечения гомеостаза и гомеостаза развития отражают несопоставимо большую скоординированность частей, или составных элементов, на уровне организма, чем у биосистем более высокого ранга. Применительно к ним понятия организм, гомеостаз, здоровье применяются для того, чтобы отметить определенные черты их сходства с тем, что реализуется на уровне организма. Возможность использования представлений о гомеостазе развития применительно к биосистемам более высокого ранга зависит от строгости определения. Определенные свидетельства наличия отрицательных обратных связей, что обычно рассматривается в качестве неперемного условия поддержания гомеостаза, могут иметь место не только на разных уровнях биологических систем, но и в неживой природе (Пузаченко, 2023; Розенберг и др., 2023). Гомеостаз, связанный с поддержанием устойчивости системы за счет целенаправленного регулирования, наблюдается на уровне организма. На более высоком уровне устойчивость и изменчивость показателей системы находится в пределах определенного канала (при наличии определенных стадий развития) подобно тому, что имеет место в индивидуальном развитии за счет гомеореза (Odum, Barrett, 2005; Chuang *et al.*, 2019). Разнообразии и устойчивости составляющих элементов, включая экологические особенности и гомеостатические возможности организма разных видов, определяет буферную емкость и явление гистерезиса, отмечаемое на разном уровне (от популяции до сообщества) (Ведюшкин и др., 1995; Suding, Hobbs, 2009; Захаров и др., 2018).

Важно отметить и значимость оценки и мониторинга состояния биологических систем, исходя из представлений о гомеостазе развития организма. Изменение таких показателей оказывается более универсальным критерием, по сравнению с показателями на более высоком уровне биосистемы (Шадрина, Вольперт, 2014; Zhelev *et al.*, 2019; Захаров, Трофимов, 2020). Если изменение биоразнообразия наблюдается при трансформации местообитания, что наиболее часто в настоящее время имеет место вследствие антропогенного воздействия и изменения климата, то показатели гомеостаза организма свидетельствуют об изме-

нении состояния системы при различных отклонениях от оптимальных условий. Само определение нормального, оптимального состояния системы, а уж тем более ее здоровья гораздо легче охарактеризовать, исходя из представлений о состоянии организма, включая здоровье человека. Это же можно отметить и в отношении критериев и показателей для получения практических оценок (Захаров и др., 2017). Особую актуальность подход приобретает сегодня при развитии представлений о необходимости обеспечения одного общего здоровья, имея в виду здоровье человека и других живых существ. Практически все используемые при этом подходы исходят из представлений о гомеостазе развития организма (Peakall, 1992; Broom, Johnson, 1993; Biomarkers..., 1999; Aguirre *et al.*, 2002; Leung *et al.*, 2003; Broom, 2007; Wildlife..., 2010; Kendall, 2016).

**Социум.** Новые возможности для реализации гомеостатических механизмов появляются на уровне социума. Это связано как с высоким уровнем организации, наличием разума и технических средств, так и возможностью целенаправленных действий на основе объединенных усилий социума. Принципиально важным для реализации гомеостатических механизмов является и наличие решающей системы не только на уровне организма, но и на надорганизменном уровне (от локального и регионального до уровня мирового сообщества). Недостаточно богатый положительный опыт таких действий, накопленный к настоящему времени, и наличие несомненных экологических рисков, связанных с ростом возможностей человека по трансформации среды на таком уровне, что природные экосистемы не могут с этим справиться (Одум, 1975), никак не преумалывают принципиальной значимости новых возможностей развития социума на основе социальных и экономических гомеостатических механизмов, нацеленных не только на удовлетворение растущих потребностей социума, но и на обеспечение устойчивости биосферы, как основы ноосферного развития. Среди перспективных направлений здесь можно указать ориентацию рыночной экономики на экологичность товаров и экосистемные услуги, сокращение негативного антропогенного воздействия на среду, поддержание природных экосистем (Hou-Shun, 1956; Пузаченко, 2012; Damasio, Damasio, 2016). Реализация этих новых возможностей по обеспечению гомеостаза биологических систем определяет направление движения для обеспечения устойчивого развития.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выполнено в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН 2023 г. № 0088-2021-0019.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т.: Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 667 + 477 с.
- Ведюшкин М.А., Колосов П.А., Минин А.А., Хлебопрос Р.Г.* Климат и растительность суши: взгляд с позиций явления гистерезиса // Лесоведение. 1995. № 1. С. 3–14.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 246 с.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Особенности динамики и структуры сообществ мелких млекопитающих в условиях высоких широт // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S109–S117.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н.* Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
- Захаров В.М., Крысанов Е.Ю., Пронин А.В., Трофимов И.Е.* Исследование гомеостаза развития в природных популяциях. Концепция здоровья среды: методология и практика оценки // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 6. С. 418–432.
- Захаров В.М., Минин А.А., Трофимов И.Е.* Исследование гомеостаза развития: от популяционной биологии развития и концепции здоровья среды до концепции устойчивого развития // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 1. С. 3–14.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е.* Оценка состояния био-разнообразия: исследование стабильности развития. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 160 с.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е., Якушов В.Д., Шефтель Б.И.* Стабильность развития, популяционная динамика и изменение климата (на примере исследования обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L. 1758) в Центральной Сибири) // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S23–S28.
- Зотин А.И.* Термодинамическая основа реакций организмов на внешние и внутренние факторы. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука, 1993. 364 с.
- Кренке А.Н., Сандлерский Р.Б., Байбар А.С., Пузаченко М.Ю., Пузаченко Ю.Г.* Теоретико-методологическое обоснование границ и целостности в ландшафтном покрове и его компонентах // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S93–S108.
- Крысанов Е.Ю., Орджоникидзе К.Г., Симановский С.А.* Цитогенетический гомеостаз и здоровье среды (практика оценки) // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S9–S12.
- Магомедов М.Д.* Трофо-энергетические основы функционирования и устойчивости природных популяций растительноядных млекопитающих // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S54–S69.

- Немова Н.Н.* Эколого-биохимические адаптации водных организмов // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S13–S22.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Петросян В.Г., Осипов Ф.А., Фенёва И.Ю., Дергунова Н.Н., Хляп Л.А.* Моделирование экологических ниш самых опасных инвазионных видов ТОП-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S70–S92.
- Пузаченко А.Ю.* Фундаментальные ограничения самоорганизации на примерах высоко- и слабоинтегрированных очень сложных систем (элементы скелета млекопитающих и палеокомплексы млекопитающих): от эмпирики к теории // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S39–S53.
- Пузаченко Ю.Г.* Общие основания концепции устойчивого развития и экосистемных услуг // Известия РАН. Серия географическая. 2012. № 3. С. 22–39.
- Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., Розенберг А.Г.* Иерархия экологических гомеостазов как принцип системологии // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S118–S128.
- Уоддингтон К.Х.* Основные биологические концепции. На пути к теоретической биологии // Прологомены. БЛМ: Мир, 1970. С. 1968–1972.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л.* Нарушения стабильности развития организма как результат пессимизации среды при техногенной трансформации природных ландшафтов // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 151–161.
- Шадрина Е.Г., Солдатова В.Ю.* Оценка здоровья среды по величине флуктуирующей асимметрии древесных растений: анализ возможных причин искажения результатов // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. № 7. С. S29–S38.
- Шварц С.С.* Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: Уральский филиал АН СССР. 1969.
- Шефтель Б.И., Якушов В.Д.* Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги // Сибирский экологический журн. 2022. Т. 1. С. 1–12.
- Aguirre A.A., Ostfeld R.S., Tabor G.M., House C., Pearl M.C.* Conservation Medicine: Ecological Health in Practice; Oxford University Press: NY; USA, 2002. 408 p.
- Biomarkers: A Pragmatic Basis for Remediation of Severe Pollution in Eastern Europe / Eds. Peakall D.B., Walker C.H., Migula P.* Dordrecht; The Netherlands: Springer, 1999. 324 p.
- Briske D.D., Illius A.W., Anderies J.M.* Nonequilibrium ecology and resilience theory // Rangeland systems. Springer, Cham, 2017. P. 197–227.
- Broom D.M.* Welfare in Relation to Feelings, Stress and Health. REDVET. Rev. Electrónica Vet. 2007. 1695. 7504.
- Broom D.M., Johnson K.G.* Stress and Animal Welfare; Chapman & Hall: London, UK, 1993. 211 p.
- Cannon W.B.* The Wisdom of the Body. N.Y.: Norton, 1932.
- Chuang J.S., Frentz Z., Leibler S.* Homeorhesis and ecological succession quantified in synthetic microbial ecosystems // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2019. V. 116. № 30. P. 14852–14861.
- Cooper S.J.* From Claude Bernard to Walter Cannon. Emergence of the concept of homeostasis // Appetite. 2008. V. 51. № 3. P. 419–427.
- Crutzen P.J., Stoermer E.F.* The “Anthropocene” // Global Change Newsletter. 2000. V. 41. P. 17–18.
- Damasio A., Damasio H.* Exploring the concept of homeostasis and considering its implications for economics // J. Economic Behavior & Organization. 2016. V. 126(B). P. 125–129.
- Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies / Eds Fox Ch.W., Roff D.A., Fairbairn D.J.* N.Y.: Oxford University Press, 2001. 448 p.
- Gilbert S.F., Barresi M.J.F.* Developmental Biology. 11th edn. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates, 2016.
- Hodgson D., McDonald J.L., Hosken D.J.* What do you mean, ‘resilient’? // Trends in Ecology & Evolution. 2015. V. 30(9). P. 503–506.
- Holling C.S.* Resilience and stability of ecological systems // Annual review of ecology and systematics. 1973. V. 4. № 1. P. 1–23.
- Hou-Shun L.* The Concept of Economic Homeostasis // Financial Analysts J. 1956. V. 12. № 4. P. 51–53. <https://doi.org/10.2469/faj.v12.n4.51>
- Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T.* Collapsing population cycles // Trends Ecol. and Evol. 2008. V. 23. № 2. P. 79–86.
- Kendall R.J.* Wildlife Toxicology: Where We Have Been and Where We Are Going. // J. Environ. Anal. Toxicol. 2016. V. 6. P. 348. <https://doi.org/10.4172/2161-0525.1000348>
- Krebs C.J.* Ecology. N.Y.: Harper and Row, 1972.
- Krebs C.J.* Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Sixth Edition. Pearson Education Limited. London. UK. 2014. 646 p.
- Leung B., Knopper L., Mineau P.* A Critical Assessment of the Utility of Fluctuating Asymmetry as a Biomarker of Anthropogenic Stress. In Developmental Instability: Causes and Consequences; Polak, M., Ed.; Oxford University Press: New York, N.Y., USA, 2003. P. 415–426.
- Loreau M., de Mazancourt C.* Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms // Ecology Letters. 2013. V. 16. № s1. P. 106–115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Mather K.* Genetical control of stability in development. Heredity. 1953. V. 7. P. 297–336.
- Morgan Ernest S.K., Brown J.H.* Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability // Ecology. 2001. V. 82. P. 2118–2132. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2118:HAETRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2118:HAETRO]2.0.CO;2)
- Odum E.P., Barrett G.W.* Fundamentals of ecology. Thomson brooks: Cole, 2005. 598 p.
- Peakall D.B.* Animal Biomarkers as Pollution Indicators; Chapman & Hall: London, UK, 1992. 292 p.
- Pianka E.R.* Evolutionary Ecology. Seventh Edition. eBook. USA. 2011.

- Rapport D.J., Regier H.A., Hutchinson T.C.* Ecosystem Behavior Under Stress // *The American Naturalist*. 1985. V. 125(5). P. 617–640.  
<https://doi.org/10.1086/284368>
- Roy S., Majumdar S.M.* Noise and Randomness in Living System; Springer: Singapore. 2022.  
<https://doi.org/10.1007/978-981-16-9583-4>
- Scheffer M., Carpenter S.R.* Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation // *Trends Ecol. Evol.* 2003. V. 18. № 12. P. 648–656.
- Simpson M.L., Cox C.D., Allen M.S., McCollum J.M., Dar R.D., Karig D.K., Cooke J.F.* Noise in biological circuits // *Wiley Interdisciplinary Rev. Nanomed. Nanobio-techn.* 2009. V. 1. P. 214–225.
- Suding K.N., Hobbs R.J.* Threshold models in restoration and conservation: a developing framework // *Trends in Ecology & Evolution*. 2009. V. 24. № 5. P. 271–279.
- Tilman D.* Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability // *Ecology*. 1996. 77. P. 350–363.  
<https://doi.org/10.2307/2265614>
- Trojan P.* Ecosystem Homeostasis. Springer Science & Business Media, 1984. 132 p.
- Tsimring L.S.* Noise in biology // *Rep. Prog. Phys.* 2014. V. 77(2). 29 p.
- van Nes E.H., Arani B.M., Staal A., van der Bolt B., Flores B.M., Bathiany S., Scheffer M.* What do you mean, ‘tipping point’? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2016. V. 31. № 12. P. 902–904.
- Waddington C.H.* Experiments on canalizing selection // *Genetics Research*. 1960. V. 1. № 1. P. 140–150.
- Waddington C.H.* The Strategy of the Genes; George Allen & Unwin: London, UK, 1957. 262 p.
- Wildlife Toxicology: Emerging Contaminant and Biodiversity Issues / Eds. Kendall R.J., Lacher T.E., Cobb G.P., Cox S.B.* Boca Raton; FL: CRC Press USA, 2010. 322 p.
- Willmore K.E.; Hallgrímsson B.* Within Individual Variation: Developmental Noise Versus Developmental Stability in Variation; *Hallgrímsson, B., Hall, B.K.*, Eds.; Academic Press: Cambridge, MA, USA, 2005. P. 191–218.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I.* Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // *The American Naturalist*. 1991. V. 138(4). P. 797–810.
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E.* Fluctuating Asymmetry, Developmental Noise and Developmental Stability: Future Prospects for the Population Developmental Biology Approach // *Symmetry*. 2020. V. 12. P. 1376.  
<https://doi.org/10.3390/sym12081376>
- Zakharov V.M., Trofimov I.E.* Developmental Noise and Biological System Condition: Prolegomena // *Symmetry*. 2022. V. 14. 2380.  
<https://doi.org/10.3390/sym14112380>
- Zakharov V.M., Zhdanova N.P., Trofimov I.E.* Phenotypic Variation in a Species Range: Another Look (Developmental Stability Study of the Meristic Variation in the Sand Lizard *Lacerta agilis*) // *Symmetry*. 2022. V. 14. P. 2426.  
<https://doi.org/10.3390/sym14112426>
- Zhelev Zh.M., Tsonev S.V., Angelov M.V.* Fluctuating asymmetry in *Pelophylax ridibundus* meristic morphological traits and their importance in assessing environmental health // *Ecological Indicators*. 2019. V. 107. P. 105589.  
<https://doi.org/10.1016/j.scolind.2019.105589>

## Homeostatic Mechanisms of Biological Systems: Prolegomena

V. M. Zakharov<sup>1</sup> and I. E. Trofimov<sup>1, #</sup>

<sup>1</sup> Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences, 26 Vavilov Street, Moscow, 119334 Russia

<sup>#</sup>e-mail: trofimov@ecopolicy.ru

The stability of biological systems ensures their viability under the influence of environmental factors. The homeostatic mechanisms of the body ensure the stability of the process of individual development (developmental homeostasis, or homeoresis). The stability of biosystems of a higher rank is determined by the diversity and stability of the constituent elements. New opportunities for the implementation of homeostatic mechanisms appear at the level of society.

**Keywords:** stability, homeostasis, homeoresis, biological systems

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 575.22;575.224

### ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГОМЕОСТАЗ И ЗДОРОВЬЕ СРЕДЫ (ПРАКТИКА ОЦЕНКИ)

© 2023 г. Е. Ю. Крысанов\*, @, К. Г. Орджоникидзе\*, \*\*, С. А. Симановский\*

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

\*\*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, ул. Губкина, 3, Москва, 119991 Россия

@E-mail: krysanov@sevin.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

В статье рассматриваются возможные подходы для оценки цитогенетического гомеостаза в природных популяциях. Обсуждаются различные цитогенетические методы, их преимущества, недостатки и ограничения, связанные с исследованием животных в естественной среде обитания. Для надежной характеристики качества окружающей среды рекомендуется дополнять оценки, полученные в природных популяциях, лабораторными экспериментами с использованием тест-объекта. В силу целого ряда особенностей, в качестве такого объекта предлагается использовать короткоцикловых рыб *Nothobranchius rachovii*.

**Ключевые слова:** митоз, мейоз, микроядра, метод ДНК-комет, хромосомные аберрации, сестринские хроматидные обмены

**DOI:** 10.31857/S1026347023600206, **EDN:** VGSCQJ

Организм на протяжении всего своего развития подвергается воздействию разнообразных факторов как внешних, так и внутренних. Одной из главных особенностей живого организма является способность к поддержанию гомеостаза. В обычных условиях организм реагирует на воздействие среды посредством сложной физиологической системы буферных гомеостатических механизмов. Эти механизмы поддерживают оптимальное протекание процессов развития. Под воздействием неблагоприятных условий эти механизмы могут быть нарушены (Zakharov *et al.*, 2017).

Изменения гомеостаза отражают базовые изменения функционирования живых организмов и находят выражение в процессах, протекающих на разных уровнях, от молекулярного до организменного, и, соответственно, могут быть оценены по различным параметрам с использованием различных методов. Способность организма поддерживать целостность структур, несущих генетическую информацию, можно называть цитогенетическим гомеостазом. Существуют разнообразные методы для его оценки. При анализе цитогенетических нарушений в природных популяциях следует учитывать, что вызывать их могут не только присутствующие в окружающей среде загрязняющие вещества, но и разнообразные естественные факторы, как абиотической, так и биотической природы. Это могут быть резкие колебания тем-

пературы, кислотности, популяционный стресс, вирусные инфекции, паразитарные инвазии, гормональные нарушения и другие факторы (Ильинских и др., 1990; Pyinskikh *et al.*, 2012; Zakharov, Trofimov, 2022). Кроме того, известно, что и в ходе онтогенеза может изменяться частота цитогенетических нарушений, например, аберраций хромосом (Krysanov, 1992).

К основным методам оценки цитогенетического гомеостаза можно отнести анализ частоты повреждений ДНК, визуализируемых в виде ДНК-комет, микроядер, хромосомных аберраций, сестринских хроматидных обменов (СХО) и нарушений мейоза (Mateuca *et al.*, 2012; Орджоникидзе и др., 2014, 2019; Крысанов и др., 2018). Наиболее широко используемыми в настоящее время являются метод ДНК-комет и микроядерный тест. Анализ аберраций хромосом трудоемок, зависит от характеристик кариотипа и редко используется в полевых исследованиях. Анализ СХО и нарушений мейоза из-за методических ограничений практически не используются при исследовании природных популяций.

Особенности микроядерного теста исследования достаточно полно (Ильинских и др., 2011; Сычева, 2012; Бродский и др., 2012; The Micronucleus..., 2019; Крюков, 2020). К его преимуществам следует отнести возможность применения вне зависимости от особенностей кариотипа, вида ткани и ми-

тотической активности. Кроме того, микроядерный тест не требует умерщвления животных и позволяет собирать репрезентативный материал в полевых условиях.

К числу преимуществ метода ДНК-комет можно отнести возможность его применения для большого спектра организмов (растения, млекопитающие, рыбы, ракообразные, моллюски, черви) и тканей (кровь, печень, почки, мозг, жабры, костный мозг, гонады). При этом отсутствует необходимость предварительного знания кариотипа или особенностей клеточного цикла.

При исследовании природных популяций необходимо принимать во внимание целый ряд дополнительных факторов: наличие комплексного воздействия физических, химических и биологических факторов, вносящих вклад в генотоксический эффект; выявление модельных видов и определение наиболее чувствительных к воздействию органов и стадий жизненного цикла; индивидуальная изменчивость и генетическая восприимчивость. Помимо возможной половой и возрастной изменчивости, перечисленные факторы делают полевые исследования более сложными, по сравнению с лабораторными тестами, в которых большинство из этих параметров в той или иной степени можно контролировать. Все это свидетельствует о необходимости оценки условного контроля и фонового уровня воздействия природных генотоксикантов. Кроме этого, в исследованиях загрязнения окружающей среды особенно важно корректно определять контрольную группу. Метод ДНК-комет не является исключением, так как необходимо убедиться в том, что контрольная группа не подвергалась воздействию исследуемого мутагена. Кроме того, условно контрольная группа может быть затронута заболеваниями или подвергаться воздействию других факторов, что также необходимо учитывать при планировании исследования и интерпретации результатов (Korpen *et al.*, 2017). К недостаткам метода ДНК-комет можно отнести невозможность его применения при использовании фиксированных (замороженных) образцов тканей.

По степени чувствительности указанные цитогенетические тесты можно расположить следующим образом: СХО > абберации хромосом, нарушение мейоза > тест ДНК-комет > микроядра.

В качестве природных объектов для оценки цитогенетических показателей среди позвоночных можно рекомендовать представителей рыб, амфибий и мелких млекопитающих, широко распространенных в регионе исследования. Для анализа аббераций хромосом наиболее пригодны виды, имеющие наименьшее диплоидное число хромосом. В случае применения микроядерного теста и метода ДНК-комет можно использовать любые широко распространенные в данном регионе ви-

ды животных. При анализе мейоза следует иметь в виду, что в средних широтах он имеет сезонную выраженность (различные этапы сперматогенеза и оогенеза могут быть достаточно тесно связаны с сезонами года). При выполнении цитогенетических исследований на природных популяциях любых видов необходимо работать с большими выборками, выровненными, как минимум, по половому и возрастному составу. В дальнейшем это будет способствовать корректному статистическому анализу. Кроме того, следует по возможности применять методы, исключаящие травматические последствия для животных.

Таким образом, цитогенетические нарушения зачастую могут быть связаны с различного рода биологическими факторами (эпизоотии, популяционный стресс, паразитарными инфекциями), что может затруднять интерпретацию полученных результатов, особенно на небольших выборках. Увеличение выборок зачастую невозможно в силу различных причин, в том числе и этического характера. Поэтому, представляется целесообразным при исследовании цитогенетических биомаркеров использовать лабораторные модели. Чаще всего различные загрязняющие вещества или находятся в воде, или могут попадать в воду различными путями (атмосферные осадки, почвенные смывы и т.п.). Это определяет целесообразность использования в качестве модельных тест-объектов представителей рыб. Кроме того, рыбы обладают большей чувствительностью по отношению ко многим токсикантам, чем представители других групп животных (Grisolia, 2002).

В связи с этим, нами был выделен ряд параметров, которые являются существенными при выборе модельного объекта для оценки воздействия экотоксикантов: объект должен быть представителем позвоночных животных и по возможности являться конечным звеном пищевой сети (это связано с двумя причинами: возможностью экстраполяции полученных данных в плане оценки потенциального риска на человека и возможностью аккумуляции токсикантов или их метаболитов с пищей); объект должен быть удобен для лабораторных манипуляций (содержание, кормление и воспроизводство); все процедуры, связанные с содержанием и разведением, должны быть максимально простыми и легко контролируемые; линейные и весовые характеристики объекта не должны быть велики; плодовитость объекта должна позволять получить необходимое количество особей для анализа потенциальных токсикантов; продолжительность жизни объекта должна быть максимально коротка, что позволит получить информацию о генетических последствиях воздействия токсикантов в последующих поколениях; объект должен позволять выполнение на нем, как острых, так и хронических экспериментов; объект должен позволять проведение тестов с

токсикантами, как находящимися в окружающей среде и поступающими в организм через соответствующие органы или с пищей, так и вводимыми в организм инъекционным способом; организм должен быть эврибионтным; объект должен позволять проведение токсикологических экспериментов на всех этапах онтогенеза (от эмбриона до взрослого организма); объект должен позволять взятие максимального количества проб для различных анализов от минимального количества особей с возможностью последующей адекватной интерпретации полученных результатов; объект должен позволять проведение на нем максимально возможного количества разнообразных тестов, в том числе поведенческих; объект должен позволять возможность проведения инвазивных процедур при взятии проб для анализа; объект должен обеспечивать взятие проб из разных органов для их количественного анализа.

На наш взгляд, хорошим кандидатом для проведения исследований по оценке воздействия контаминантов на генетический аппарат является один из представителей рода *Nothobranchius* — *Nothobranchius rachovii*. Представители этого рода обитают на территории Восточной Африки и населяют небольшие, пересыхающие во время сухого сезона, водоемы. В связи с этим они имеют очень короткий жизненный цикл. Время, от выклева из икры до естественной смерти составляет около года, а у *N. rachovii* и некоторых других видов — 3–6 мес. Кроме того, икра переживает высыхание водоемов, впадая в диапаузу, которая может продолжаться от 3 мес. до года. Ранее предпринимались попытки использовать *Nothobranchius rachovii* в качестве тест-объекта для оценки качества воды (Gaag, Kerkhoff, 1985). Эмбриональное развитие *N. rachovii* занимает от 30 до 60 сут в зависимости от внешних условий (температура, влажность субстрата, концентрации кислорода и освещенности). После выклева мальки рыб сразу переходят на внешнее питание науплиями артемии. Икра может переживать засушливый сезон без воды, что позволяет проводить эксперименты с инкубацией икры в донных субстратах в течение продолжительного времени. Кроме того, можно всегда иметь необходимое количество икры для проведения экспериментов на ранних стадиях постэмбрионального развития и в течение короткого срока (4–5 нед.) получить необходимое количество половозрелых рыб. Икру рыб можно пересылать по почте, что удобно при межлабораторных исследованиях. Из приведенных выше данных очевидно, что *Nothobranchius rachovii*, обладающий одним из наименьших среди кариотипированных рыб числом хорошо идентифицируемых хромосом ( $2n = 16$ ), является наиболее удобным объектом для исследования аномалий, как в митозе, так и мейозе. Для этого вида рыб могут быть с успехом применены все цитогенетические тесты, включая анализ

сестринских хроматидных обменов и нарушений спаривания хромосом в мейозе (Крысанов и др., 2018).

*Nothobranchius rachovii* характеризуется высоким уровнем пролиферации в тканях предпочки, что очень важно при цитогенетическом анализе, поскольку анализ проводят на метафазных клетках. Средняя продолжительность жизни в эксперименте составляет 120 сут. Проведенные исследования свидетельствуют о том, что в соответствии с рассмотренными требованиями к тест-объектам использование самцов для токсикологических экспериментов предпочтительнее. Кроме того, только для самцов удается получить адекватную информацию о нарушениях в мейозе. Исследование гематологических показателей возможно проводить во всех возрастных группах. Образцы можно получить, отбирая кровь из сердца одновременно с отбором других проб. Образцы крови можно также использовать для учета генетических нарушений, анализируя частоты микроядер.

Используя *N. rachovii* в качестве тест-объекта при проведении параллельных исследований влияния загрязняющих веществ на генетический аппарат, можно получить данные для всех цитогенетических маркеров одновременно. Это позволяет значительно уменьшить количество животных необходимых для экспериментальных процедур, что весьма существенно с этической точки зрения.

Таким образом, при оценке качества окружающей среды с применением цитогенетических маркеров целесообразно использовать двухкомпонентную систему: оценки, полученные в природных популяциях, рекомендуется дополнять лабораторными экспериментами с использованием тест-объекта. Наиболее подходящим лабораторным тест-объектом для оценок цитогенетического гомеостаза являются представители вида *Nothobranchius rachovii*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бродский И.Б., Брянцева С.А., Ковалева А.М., Урюпова Е.Ф., Гусев С.А., Сергиенко В.И., Матишов Д.Г. Микроядра как маркеры хромосомных изменений клеток // Журн. фундаментальной медицины и биологии. 2012. Т. 1. С. 4–9.
- Ильинских Н.Н., Ксенц А.С., Ильинских Е.Н., Васильев С.А., Манских В.Н., Ильинских И.Н. Микроядерный анализ в оценке цитогенетической нестабильности. Томск: Национальный исследовательский Томский государственный университет, 2011. 312 с.
- Ильинских Н.Н., Медведев М.А., Бессуднова С.С., Ильинских И.Н. Мутагенез при различных функциональных состояниях организма. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1990. 227 с.
- Крюков В.И. Вариант методики учета ядерных аномалий в эритроцитах птиц // Вестник аграрной науки. 2020. Т. 1(82). С. 81–100.

- Орджоникидзе К.Г., Симановский С.А., Демидова Т.Б., Крысанов Е.Ю. Цитогенетические методы для оценки состояния окружающей среды. – Экологический мониторинг. Часть X / Под ред. Гелашвили Д.Б. Нижний Новгород: Нижегородский университет, 2019. 188 с.
- Сычева Л.П. Цитогенетический мониторинг для оценки безопасности среды обитания человека // Гигиена и санитария. 2012. Т. 6. С. 68–72.
- Grisolia C.K. A comparison between mouse and fish micronucleus test using cyclophosphamide, mitomycin C and various pesticides. *Mutation Research // Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*. 2002. V. 518(2). P. 145–150. [https://doi.org/10.1016/s1383-5718\(02\)00086-4](https://doi.org/10.1016/s1383-5718(02)00086-4)
- Ilyinskikh N.N., Ilyinskikh E.N., Ilyinskikh I.N. Infectious mutagenesis: Cytogenetic effects in human and animal cells as well as immunoreactivity induced by viruses, bacteria and helminthes. LAP: Lambert Academic Publishing, 2012. 224 p.
- The Micronucleus Assay in Toxicology. *Issues in Toxicology / Eds Knasmüller S., Fenech M.*; UK: Croydon: CPI Group (UK) Ltd., 2019. № 39. 657 p.
- Koppen G., Azqueta A., Pourrut B., Brunborg G., Collins A.R., Langie S.A.S. The next three decades of the comet assay: a report of the 11th International Comet Assay Workshop // *Mutagenesis*. 2017. V. 32(3). P. 397–408. <https://doi.org/10.1093/mutage/gex002>
- Krysanov E.Y. Aneuploidy in postnatal ontogenesis of fishes // *Acta Zool. Fenn*. 1992. V. 191. P. 177–182.
- Krysanov E.Y., Ordzhonikidze K.G., Simanovsky S.A. Cytogenetic indicators in estimation of environmental state // *Russ. J. Dev. Biol*. 2018. V. 49. P. 36–41. <https://doi.org/10.1134/S1062360418010034>
- Mateuca R.A., Decordier I., Kirsch–Volders M. Cytogenetic Methods in Human Biomonitoring: Principles and Uses. // *Genetic Toxicology. Methods in Molecular Biology / Ed. Parry J., Parry E.*; N.Y.: Springer, 2012. V. 817. [https://doi.org/10.1007/978-1-61779-421-6\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-61779-421-6_15)
- Ordzhonikidze C.G., Demidova T.B., Krysanov E.Yu. Evaluation of genetic homeostasis in animals at different stages of ontogenesis in the environment // *Russ. J. Dev. Biol*. 2014. V. 45. № 3. P. 134–142. <https://doi.org/10.1134/S1062360414030035>
- van der Gaag M.A., van de Kerkhoff J.F.J. Mutagenicity testing of water with fish: a step forward to a reliable assay // *Sci. Total Environ*. 1985. V. 47. P. 293–298. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(85\)90337-7](https://doi.org/10.1016/0048-9697(85)90337-7)
- Zakharov V.M., Krysanov E.Y., Pronin A.V., Trofimov I.E. Study of developmental homeostasis in natural populations. *Health of environment concept: Methodology and practice of estimation*. *Russ. J. Dev. Biol*. 2017. V. 48. № 6. P. 355–368. <https://doi.org/10.1134/S1062360417060054>
- Zakharov V.M., Trofimov I.E. Developmental Noise and Biological System Condition: Prolegomena // *Symmetry*. 2022. V. 14(11). P. 2380. <https://doi.org/10.3390/sym14112380>

## Cytogenetic Homeostasis and Environmental Health (Assessment Practice)

E. Yu. Krysanov<sup>1, #</sup>, K. G. Ordzhonikidze<sup>1, 2</sup>, and S. A. Simanovsky<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>2</sup> Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

<sup>#</sup>e-mail: krysanov@sevin.ru

The article discusses possible approaches to cytogenetic homeostasis assessment in natural populations. Various cytogenetic methods, their advantages, disadvantages, and limitations related to the study of animals in their natural habitat are considered. For a reliable characterization of environmental quality, it is recommended to supplement the data obtained in natural populations with laboratory experiments using a test object. Due to a number of features, it is proposed to use the short-living fish *Nothobranchius rachovii*.

**Keywords:** mitosis, meiosis, micronuclei, comet assay, chromosomal aberrations, sister chromatid exchanges

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 577.1:57.017.32:[592+597](470.2)

### ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

© 2023 г. Н. Н. Немова<sup>@</sup>

*Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”,  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия*

<sup>@</sup>E-mail: nnnemova@gmail.com

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Рассмотрены общие представления об эколого-биохимических адаптациях у водных организмов, основанные на результатах многолетних исследований представителей морской и пресноводной ихтиофауны, а также объектов их питания, моллюсков, ракообразных, полученных коллективом научной школы “Экологическая биохимия” с использованием комплекса полевых и экспериментальных методов. Приведены примеры биохимических адаптаций у гидробионтов. Сделаны определенные заключения и выводы об общих и специфических закономерностях развития адаптивных реакций метаболизма у исследуемых гидробионтов в процессах роста и развития в норме и при изменении факторов среды. Результаты расширяют представления о механизмах эколого-биохимических адаптаций и их роли в поддержании гомеостаза у гидробионтов.

*Ключевые слова:* биохимические адаптации, гидробионты, экология, факторы среды

**DOI:** 10.31857/S1026347023600218, **EDN:** VGUQYC

Проблема адаптаций к условиям среды является частью общей фундаментальной проблемы, касающейся взаимоотношений организма и среды, перехода живой системы любого уровня организации из одного устойчивого состояния в другое. Функциональные свойства живых организмов и их систем обеспечиваются разнообразными механизмами адаптаций. При этом возникают новые задачи, для решения которых необходимо учитывать количественные и качественные изменения в биохимическом метаболизме, имеющие значение как для компенсации различного рода воздействий, так и для эволюционных преобразований, позволяющих им занимать новые экологические ниши. Изменения метаболических реакций, в свою очередь, опосредованы молекулярно-генетическими механизмами, сформировавшимися в процессе эволюции (Хочачка, Сомеро, 1988; Немова, Высоцкая, 2004; Hochchka, Somero, 2002; Озернюк, 2011) и направлены, прежде всего, на сохранение функциональной активности, обеспечение необходимой для этого энергией, на поддержание регуляторных механизмов. Результатом биохимической адаптации является поддержание необходимого гомеостаза организма в условиях изменения тех или иных воздействующих факторов внутренней и внешней среды.

Биохимические адаптации у водных организмов обусловлены тем, что они относятся к экотермным организмам, жизнедеятельность которых в значительной степени зависит от факторов среды обитания и температура тела которых близка к температуре окружающей среды. Для водных организмов характерна значительная индивидуальная вариабельность, максимальная скорость роста наблюдается до половой зрелости и зависит от экологических факторов, в том числе от обеспеченности пищей (Хочачка, Сомеро, 1988). Смену сезонов следует рассматривать как комплекс факторов, поскольку она включает как динамику температурного режима окружающей среды, так и доступность пищевых источников в различные периоды года (зимовка, нагул), а у половозрелых особей соответствует определенной стадии генеративного цикла. Помимо воздействия факторов среды на организм, следует также учитывать возрастную и половую принадлежность, линейно-весовые характеристики, стадию зрелости гонад и другие показатели. При этом в водных экосистемах, прежде всего морских, в умеренных и северных широтах накопление, транспорт и расход биохимических компонентов приурочен к конкретному жизненному циклу тех или иных организмов, тесно связанных между собой пищевыми

отношениями (Falk-Petersen *et al.*, 1990; Kraft *et al.*, 2012).

Основные выводы об эколого-биохимических адаптациях водных организмов сделаны на основе анализа результатов изучения гидробионтов северных широт—организмов, развитие и становление которых, как известно, происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности, при постоянных сезонных колебаниях абиотических факторов и продолжительных периодах низкой доступности пищевых ресурсов. При этом следует отметить, что несмотря на так называемые “суровые” условия среды, арктические экосистемы, особенно морские, демонстрируют высокую продуктивность и сравнительно высокое биоразнообразие на фоне значительной пространственной дискретности, обеспечивающей их устойчивость (Шатуновский, 1980; Карамушко, 2007; Нор *et al.*, 2013; Berge *et al.*, 2015; Флинт, 2014). При температурных адаптациях, необходимо учитывать важную роль биомембран, именно они определяют температурные границы, в которых возможно нормальное функционирование всех систем организма и обеспечение его жизнедеятельности. Повышенная чувствительность мембран к изменению температуры связана, прежде всего, с прямым воздействием этого фактора на физико-химические свойства липидов, которые создают особое микроокружение для нормального функционирования мембраносвязанных ферментов (Ночачка, Somero, 2002). “Жидкость” мембран определяется физико-химическими свойствами именно липидов, определяющими структурное состояние субъединиц мембраносвязанного фермента, его активность (Болдырев, 1985; Rabinovich *et al.*, 2003).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы и методы, которые использовали для получения сведений о биохимических адаптациях гидробионтов при изменении факторов среды, подробно описаны в многочисленных публикациях сотрудников научной школы “Экологическая биохимия” (ИБ КарНЦ РАН). Основные результаты получены на основе исследований приспособительных реакций гидробионтов (рыб, моллюсков, ракообразных) разных таксономических групп: *Salmonidae*, *Coregonidae*, *Esocidae*, *Cyprinidae*, *Percidae*, *Clupeidae*, *Cottidae*, *Gasterosteidae*, *Stichaeidae*, *Gadidae*, *Bivalvia*, *Crustacea* и др. Изучены элементы водных экосистем, связанные прямыми и опосредованными пищевыми отношениями, которые имеют ключевое значение в передаче и трансформации вещества и энергии (например, беломорская колюшка *Gasterosteus aculeatus*), или имеющими коммерческую ценность (например, беломорская сельдь *Clupea pallasii mari-*

*salbi* Berg, лососевые), или являющимися показательными модельными объектами в аква- и марикультуре (например, радужная форель *Parasalmo mykiss* и пресноводная мидия *Mytilus edulis*). Кроме того, известно, что рыбы и моллюски представляют из себя удобные объекты при определении степени влияния на организм различного рода ксенобиотиков, в том числе токсических (Лукьяненко, 1987; Моисеенко, 2009; Kooijman *et al.*, 2009; Флеров, 1989; Биота северных озер.... 2012).

Исследовали биохимические адаптации водных организмов при воздействии изменяющихся факторов среды, таких как температура, соленость, гипоксия, репродукция и развитие, трофика, аллелопатии, болезни рыб, ацидоз, гумифицированность водоема, техногенные факторы, сочетание факторов и др. Для характеристики исследуемых гидробионтов (определения видового состава, линейно-весовых характеристик, возрастного и полового состава, стадии зрелости гонад, типа и состава питания и др.) использовали классические биологические методы сезонных полевых ихтиологических и гидробиологических наблюдений.

Для последующего биохимического, молекулярно-генетического и гистологического анализа отобранного материала применяли различные методы, описанные в мировой и отечественной литературе. К ним относятся разнообразные методы физико-химического анализа липидов, белков (мембранных, ферментных), углеводов: дифференциальное центрифугирование, ионообменную и гель-хроматографию белков, электрофорез, спектрофотометрию, тонкослойную и газо-жидкостную хроматографию, метод полимеразной цепной реакции, методы протеомики, а также методы компьютерного моделирования состояния жидкости биомембран. В исследованиях в зависимости от целей и задач определяли от 40 до 150 показателей взаимосвязанных метаболических путей превращения макромолекул, участвующих в адаптивных изменениях метаболизма, а, следовательно, и всей биологии клетки, приводящей к достижению необходимого гомеостаза (Сидоров, 1983; Хочачка, Сомеро, 1988).

Определяли содержание липидов (общих, запасных, структурных, а также их фракционный состав и жирнокислотный состав) — многофункциональных компонентов, выполняющих различные функции (энергетические, структурные, биоэффлекторные) в организме (Folch *et al.*, 1957; Цыганов, 1971; Jamieson, 1975; Крепс, 1981; Дятловицкая, Безуглов, 1998). Определяли активность ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена, позволяющих оценить интенсивность, направление путей аэробного и анаэробного синтеза АТФ (энергетический обмен) и снабжения клетки восстановительными эквивалентами (пластический обмен) (Smith, 1995; Кочетов, 1980; Колб,

1976). Участие системы внутриклеточного протеолиза в биохимических адаптациях оценивали по определению активности лизосомальных, кальцийзависимых протеиназ и протеасомы (Баррет, Хит, 1980; Лысенко и др., 2011). Определение концентраций важнейших компонентов комплекса антиоксидантной защиты включало изучение активности ферментов метаболизма глутатиона, обезвреживания свободных радикалов (Смирнов и др., 2019). В отдельных случаях определяли протеом (Mursina *et al.*, 2022), концентрацию гормона стресса кортизола и активность основного фермента осморегуляции, участвующего в обмене электролитов –  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы (Nemova *et al.*, 2021).

Помимо биохимических показателей в отдельных случаях (в зависимости от задач) определяли молекулярно-генетические индикаторы этих процессов: активность и уровень экспрессии генов ферментов липогенеза, транскрипционные факторы регуляции, активность и уровень экспрессии генов мышечных белков по транскрипционным факторам регуляции миогенеза (MyoG, Myf5, MyoD1 (паралоги)), миостатина MSTN (паралоги), гена тяжелой цепи миозина (MyHC).

Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgraphics 2.5 для Windows. Достоверность различий между липидными показателями оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA). Непараметрический критерий Вилкоксона–Манна–Уитни (Гублер, Генкин, 1973) использовали в случае “ненормального” распределения полученных в ходе анализа данных. Различия между значениями отдельных показателей в сравниваемых вариантах считали достоверными при  $p \leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Эколого-биохимические адаптации гидробионтов*

Результаты многолетних исследований эколого-биохимических адаптаций гидробионтов, представленные в большом количестве научных статей и монографий коллектива научной школы, позволили сделать заключения о роли и взаимосвязи различных метаболических путей превращения молекул в организме в достижении гомеостаза при развитии ответной реакции на воздействие изменяющихся факторов среды различного генеза. Показано, что стабильность регуляции жизненных функций гидробионтов в различных экологических условиях обеспечивается с участием биохимических систем. Успех адаптации зависит от выбора организмом стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, способности перестраивать свой метаболизм в соответствии с их видовыми, половыми, возрастными особенностями, гидро-

логическими, экологическими и кормовыми условиями мест обитания.

Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счет реализации механизмов развития взаимосвязанных метаболических реакций с участием липидов, белков, в т. ч. ферментных, углеводов и других биомолекул и с соблюдением принципа максимальной экономии при расходовании энергетических и пластических ресурсов, что является важнейшим условием адаптации. Одним из ведущих механизмов формирования биохимических адаптаций у гидробионтов выступает эволюционно закрепленная, т. н. “метаболическая” разнокачественность видов, обитающих в морских и пресноводных экосистемах. Например, показано, что физиологические изменения у производителей колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) в ходе нереста сопровождаются биохимическими изменениями, направленными на адаптацию к существенным затратам энергии на миграцию, смену кормовой базы, созревание половых продуктов (Мурзина, 2019; Канцерова и др., 2018; Лысенко и др., 2018; Высоцкая и др., 2019; Смирнов, 2019; Lajus *et al.*, 2020). Разнокачественность молодежи колюшки по уровню энергетического обмена, наряду с другими метаболическими особенностями, по-видимому, будет определять дальнейший рост и развитие особей, и формирование неоднородной по размерам и физиолого-биохимическим характеристикам популяции.

Индивидуальная биохимическая разнокачественность морфологически сходных сеголеток лососевых рыб становится очевидна уже в эмбриогенезе и проявляется на личиночной стадии, поэтому при распределении из нерестовых гнезд часть выклюнувшихся личинок имеет определенные метаболические преимущества, позволяющие активно заселять лучшие выростные участки. Показано, что различия в биохимическом статусе между молодой лососевых рыб (атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *Salmo trutta*) из разных биотопов на нерестово-выростных участках рек определяют темпы роста, реореакцию, пищевую активность, время перехода к новому этапу развития, готовность к смолтификации, предопределяют растянутость периода наступления смолтификации у пестряток одной генерации и, соответственно, ранней или поздней миграции в море, что отражается на формировании сложной возрастной структуры популяции, успешность перезимовки и, в целом, реализацию жизненной стратегии, а также выживаемость молодежи в условиях северных широт (Нефедова и др., 2014; Чурова и др., 2015; Lyzenko *et al.*, 2017; Kantserova *et al.*, 2017; Немова и др., 2015; Мурзина, 2019; Nemova *et al.*, 2020; Эколого-биохимический статус..., 2016). Результаты и сделанные на их основе выводы о роли биохимических адаптаций в раннем развитии атланти-

ческого лосося были использованы в исследованиях по искусственному выращиванию лосося в условиях рыбоводного завода.

На примере разных в таксономическом и экологическом отношении видов гидробионтов показано, что биохимические адаптации к гипо- и гиперосмотическим условиям среды различной амплитуды и экспозиции, к специфическим условиям обитания в мезопелагиали в условиях различных глубин, к условиям полярной ночи, доступности пищевых объектов и некоторым другим факторам среды, носят компенсаторный характер и направлены на поддержание жизнеспособности, роста и развития исследуемых организмов (Cuesta *et al.*, 2005; Мурзина, 2019; Voronin *et al.*, 2021; Pekkoeva *et al.*, 2021). Они включают изменения на уровне метаболических превращений макромолекул, таких как структурные и запасные липиды, полиненасыщенные жирные кислоты, и малонасыщенные жирные кислоты, белки и углеводы, о чем свидетельствуют изменения в активности ферментов протеолиза и ферментов аэробного и анаэробного обмена, а также изменения в активности ферментов осморегуляции и антиоксидантной защиты. В условиях изменения солёности первостепенное значение имеют биохимические адаптации, направленные на усиление энергоёмких процессов поддержания водно-солевого обмена, осмотического давления внутриклеточной жидкости, что особенно актуально при миграциях рыб.

Эколого-биохимическая “реактивность” к фактору солёности у морских рыб выше по сравнению с таковой у пресноводных, однако предел толерантного размаха колебаний фактора является видоспецифичным и, во многом, обусловлен как эволюционно закрепленными компенсаторными метаболическими “паттернами”, так и (в случае продолжительной экспозиции действующего фактора) стресс-индуцированными изменениями направлений метаболических путей, что приводит, в конечном счете, к определенным компенсаторным изменениям в уже существующих механизмах регуляции гомеостаза. Обнаружены видовые и тканевые особенности состава структурных липидов у морских и пресноводных моллюсков (Фокина и др., 2016, 2020; Fokina *et al.*, 2014, 2022). У мидий *Mytilus edulis* и *M. galloprovincialis*, обитающих в различных экологических условиях Белого и Черного морей, соответственно, выявлены схожие черты компенсаторной реакции состава липидов на действие пониженной солёности среды обитания.

Результаты исследований личинок горбуши, отобранных из нерестового гнезда в кратковременном аквариальном эксперименте, и у мигрирующих смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в долговременном садковом эксперименте, свидетельствуют о том, что метаболические пере-

стройки, связанные с повышением солёности воды, свойственны молоди горбуши уже на стадии личинки. Использование анаэробного пути синтеза АТФ и поддержание функционирования пентозофосфатного пути, возрастание вязкости биомембран, активация основного фермента осморегуляции  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы и гормона стресса кортизола, изменения липидного статуса, а также пластичность регуляции этих процессов, свидетельствуют о “включении” механизмов биохимической адаптации молоди горбуши к резкой смене солёности среды обитания, что имеет значение в ее подготовке к покатной миграции в море (Чурова и др., 2021; Kaivarainen *et al.*, 2021; Nemova и др., 2021; Чурова и др., 2021; Мурзина, 2019).

Биохимические адаптации к изменению факторов среды обычно носят компенсаторный характер, обнаруживаются на уровне основных метаболических реакций и функций и играют важную роль как в компенсации экологических воздействий на рыб, так и для эволюционных преобразований метаболизма, позволяющих им занимать новые экологические ниши (Hop *et al.*, 1995; Imbs *et al.*, 2001; Soromen *et al.*, 2002; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2003). При всей стереотипности адаптивных реакций, вызванных разными природными и антропогенными факторами, выделяются некоторые различия, определяемые таксономической и половой принадлежностью организма, его физиологическим состоянием, стадией развития, природой и силой воздействующего фактора.

#### Особенности биохимических адаптаций у гидробионтов

Биохимические адаптации гидробионтов обусловлены полной зависимостью от среды и принадлежностью к группе эктотермных животных. Например, для всех исследованных видов в условиях приспособления к вариациям условий среды (зимовка или миграции, смена сезонов и др.) характерно накопление высокого уровня общих липидов в теле и их обязательное депонирование, при этом особенно важным является “определение” ключевого органа жиронакопления (Мурзина, 2019). Для молоди некоторых видов рыб основным органом запасаания могут выступать уникальные физиолого-биохимические структуры, например, “липидный мешок” у молоди люмпенуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Пеккоева и др., 2017, 2018; Murzina *et al.*, 2020).

Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счет реализации механизмов развития взаимосвязанных метаболических реакций с участием липидов, белков, в т. ч. ферментных, углеводов и других биомолекул. В частности, показано, например, что одним из механизмов адаптации рыб при снижении температуры воды является изме-

нение состава, концентрации и уровня ненасыщенности жирных кислот биомембран, повышение уровня аэробного энергетического обмена за счет изменения концентрации цитохромоксидазы, которое регулируется на уровне транскрипции субъединиц фермента, кодируемых ядерным геномом (Мурзина, 2019; Shulgina *et al.*, 2021; Чурова и др., 2021; Churova *et al.*, 2018). Показано, что наряду с повышением активности цитохромоксидазы при сезонном снижении температур в мышцах радужной форели *Parasalmo mykiss* увеличивалась экспрессия субъединиц, кодируемых ядерным геномом (*Cox4-1* и *Cox6-B1*), в то время как экспрессия митохондриальных субъединиц (*Cox1* и *Cox2*) не изменялась. Это свидетельствует о регуляции активности фермента при температурной акклимации на уровне транскрипции ядерных субъединиц (Чурова и др., 2010; Churova *et al.*, 2017; Johansen, Overturf, 2006).

Эколого-биохимические адаптации у исследуемых костистых рыб, ракообразных, моллюсков, обнаруживают сходство между собой и различаются степенью ответной реакции, уровнем активности и лабильностью в ряде экологических ситуаций. Это указывает на их определенную эволюционную консервативность. Нижний и верхний пределы тех или иных воздействий, влияющих на гомеостаз организма, располагаются очень близко к границе устойчивости белковых комплексов и липид-белковых взаимодействий в биологических мембранах (Hochachka, Somero, 2002; Rabinovich *et al.*, 2003). Долговременные эволюционные изменения часто бывают сходны с кратковременными акклиматизационными сдвигами (Хочачка, Сомеро, 1988; Somero, 2003). В этом отношении показательны, например, адаптивные изменения липидов: поддержание нужной микровязкости достигается сравнимыми способами как у видов, приспособленных к разным температурам, так и у популяций одного и того же вида, акклимированных к разным условиям (Мурзина, 2019).

Эволюционным механизмом адаптации, сформировавшимся у исследованных гидробионтов вне зависимости от вида, возраста, экологических условий среды, является ведущее положение и постоянное присутствие во всех тканях и органах олеиновой жирной кислоты, что демонстрирует ее как генеральную биохимическую “единицу” присутствующую в структуре практически всех основных липидов, как структурных, формирующих липидный каркас биомембран, так и запасных липидов, определяющих их энергетическую емкость (Мурзина, 2019). Для исследованных видов показана гомология по качественному профилю липидов и их жирнокислотных компонентов, количественному содержанию в органах, тесно связанных с наиболее значимой для всех организмов функцией – репродуктивной. При этом между видами имеются количественные различия в отдель-

ных липидных показателях, которые указывают на экологические особенности преднерестового и нерестового состояния особей. Так, например, печень и гонады самок люмпенуса пятнистого характеризуются большей жирностью за счет энергетических липидов (триацилглицеринов) по сравнению с колюшкой: икротетание колюшки проходит в летний сезон, у люмпенуса пятнистого – в зимний; эмбриональное развитие колюшки проходит в сроки до одного месяца и зависит от температуры среды, для люмпенуса сроки эмбрионального развития пока остаются неизвестными, однако согласно литературным данным, этот период проходит в среднем в течение трех месяцев в крайне специфических экологических условиях (низкие температуры, специфический фотопериод) (Мурзина, 2019). Результаты, полученные при изучении липидного статуса байкальских амфипод, могут указывать на определенную общность биохимических паттернов с участием липидов у гидробионтов, обитающих на глубинах в морских и пресноводных экосистемах, что также рассматривается как яркий пример конвергентной эволюции (Pekkoeva *et al.*, 2021).

Для обитателей морских экосистем высоких широт показана высокая ненасыщенность в липидном профиле исследованных органов и тканей, которая, в первую очередь, поддерживается за счет доминирования мононенасыщенных жирных кислот (Мурзина, 2020; Murzina *et al.*, 2020, 2021). Вторую позицию (зачастую конкурентно) занимают полиненасыщенные и/или насыщенные жирные кислоты. Скорее всего, одной из биохимических особенностей адаптивных механизмов с участием липидов у северных гидробионтов является биосинтез или ре-синтез соответствующих липидов за счет их жирнокислотных компонентов с такими физико-химическими свойствами, которые обеспечивают компенсацию изменений тех или иных факторов среды (Мурзина, 2019).

Эти результаты биохимических исследований липидов подтверждаются результатами теоретических исследований (Rabinovich *et al.*, 2003) по изучению свойств цепей жирных кислот (формы и гибкости) в невозмущенном состоянии, полученными методом компьютерного моделирования (методом Монте-Карло). Установлена взаимосвязь между структурой, свойствами и функциональными особенностями липидных компонентов мембран клеток. Показаны трофо-экологические взаимосвязи в содержании липидных макромолекул (фосфолипидов и триацилглицеринов) у гидробионтов (Kraft *et al.*, 2012; Мурзина, 2019; Voronin *et al.*, 2021). Обнаружены компенсаторные изменения структурных (фосфолипидов) и запасных (триацилглицеринов) липидов, а также эссенциальных полиеновых 22:6 $\omega$ 3 и 20:5 $\omega$ 3 кислот, (продуцируемых в основном фитопланктоном), у гидробионтов (трехиглой колюшки, атлантического лосося, форели, мидий),

а также действием абиотических факторов, что влияет на интенсивность метаболических процессов у молоди (Мурзина, 2019).

У моллюсков обнаружены компенсаторные изменения в составе липидов и органоспецифические особенности в их ассимиляции и модификации, в основном за счет жирнокислотных компонентов (Nemova *et al.*, 2013; Fokina *et al.*, 2020). Установлено, что жирнокислотный состав запасных липидов (триацилглицеринов) моллюсков в значительной степени отражает жирнокислотный состав пищи. Недостаток эссенциальных n-3 полиеновых кислот, продуцируемых в основном фитопланктоном, и повышенное содержание высокоэнергетических липидов (триацилглицеринов), обогащенных короткоцепочечными насыщенными жирными кислотами, а также  $\alpha$ -линоленовой и вакценовой кислотами в составе искусственного корма приводит к значительным изменениям в составе основных липидных классов и их жирнокислотных компонентов, а также накоплению триацилглицеринов в исследованных органах, в частности в гепатопанкреасе мидий (Фокина и др., 2020а). Состав пищи, условия выращивания влияют на метаболизм рыб, который определяет интенсивность их роста и развития, а также качество реализуемой продукции в аквакультуре (Назарова, 2014; Фокина и др. 2020а). Получены данные о сезонной динамике уровня жирных кислот фосфолипидов в мышцах и внутреннем жире радужной форели, выращенной в открытых садковых хозяйствах северо-запада России, проведен анализ содержания липидных компонентов в тканях форели при переводе рыб на корм иного состава в условиях пресных северных вод (Назарова, 2014; Назарова и др., 2017).

Результаты экспериментов по влиянию токсикологических факторов (тяжелых металлов, нефтепродуктов, буровых растворов) на физиолого-биохимический статус гидробионтов свидетельствуют о наличии адаптивной реакции на уровне биохимического метаболизма, зависящей от концентрации, времени воздействия и природы поллютанта, определяющей специфичность его действия, динамику аккумуляции и перераспределения в организме (Канцерова и др., 2017; Немова, Высоцкая, 2004; Немова, 2005; Кяйвярайнен, Немова, 2019; Фокина и др., 2010, 2016, 2020б). Особо следует отметить, что среди большого числа поллютантов антропогенного происхождения, поступающих в морскую среду обитания, наибольшее внимание привлекают тяжелые металлы и нефтяные загрязнения различного характера. Подтверждена целесообразность использования вышеуказанных биохимических показателей в экотоксикологических исследованиях в качестве биоиндикаторов состояния рыб, учитывая их высокую чувствительность к воздействию загрязняющих веществ, даже при

самой низкой концентрации и коротком сроке экспозиции.

Следует подчеркнуть, что устойчивость водных организмов (рыб и беспозвоночных) к изменению факторов среды, в значительной степени, определяется вовлечением эволюционно закрепленных биохимических механизмов адаптаций, которые обеспечиваются во многом за счет изменения метаболической активности макромолекул. Наши исследования свидетельствуют о том, что до определенного предела водные организмы противостоят вредным воздействиям токсикантов, благодаря эволюционно выработанным механизмам биохимических адаптаций, однако дальнейшая нагрузка может приводить к патологическим изменениям в организмах, нарушениям связей в популяциях.

Результаты исследований могут быть использованы для создания научно-практических (методических) рекомендаций по применению “комплекса биохимических показателей” для биоиндикации состояния водных организмов и среды их обитания в системе общих мер охраны и рационального использования рыбных ресурсов водоемов Северо-Запада России; для обоснования практических мер, направленных на оптимизацию и совершенствование технологии воспроизводства рыб и моллюсков в аквакультуре; для разработки методологии использования ресурсных и потенциально-ресурсных видов гидробионтов как компонентов “биохимического сырья” для препаратов различного назначения (например, физиологически значимых  $\omega 3$  полиненасыщенных жирных кислот (22:6 $\omega 3$ , DHA, 20:5 $\omega 3$ , EPA, и 22:5 $\omega 3$ , DPA), повышенное содержание которых обнаружено у рыб северных широт.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение биохимических и молекулярно-генетических процессов развития приспособительных реакций у гидробионтов различных экологических и филогенетических групп, оценка их адаптационного потенциала позволяет понять, каким образом на уровне макромолекул организм использует эволюционно приобретенные механизмы для того, чтобы приспособление проходило с минимальными затратами энергии и веществ, необходимых для поддержания гомеостаза, обеспечения всех процессов жизнедеятельности. Можно полагать, что природа адаптивных изменений высококонсервативна, вследствие необходимости сохранения биохимического единства перед лицом разнообразия адаптивных задач.

Научные исследования выполнены в рамках ГЗ КарНЦ РАН FMEN-2022-0006.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баррет А.Дж., Хит М.Ф. Лизосомальные ферменты // Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. С. 25–56.
- Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия / Под ред. Н.Н. Немова и др. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. 230 с.
- Болдырев А.А. Биологические мембраны и транспорт ионов. М.: МГУ, 1985. 207 с.
- Высоцкая Р.У., Буэй Е.А., Лайус Д.Л. Активность лизосомальных ферментов в органах колюшки трёхиглой из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря в период нереста // Труды КарНЦ РАН. Экспериментальная биология. 2019. № 6. С. 44–56.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л.: Мед. 1973. 141 с.
- Дятловицкая Э.В., Безуглов В.В. Липиды как биоэффекторы // Биохимия. 1998. Т. 63. Вып. 1. С. 3–5.
- Канцерова Н.П., Лысенко Л.А., Крылов В.В. Специфичность действия некоторых химических и физических факторов на кальцийзависимые протеиназы тканей беспозвоночных // YoungBiologistScience-Week 2017. Мат. междуна. конф. Петрозаводск, 2017. С. 136–148.
- Канцерова Н.П., Тушина Е.Д., Полякова Н.В., Лайус Д.Л., Немова Н.Н. Разнокачественность трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в начале нереста по активности кальций-зависимых протеиназ и популяционным характеристикам // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 5. С. 79–88.
- Карамушко Л.И. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука, 2007. 56 с.
- Колб В.Г. Клиническая биохимия / Под ред. В.Г. Колба, В.С. Камышников. Минск: Изд-во Беларусь, 1976. 311 с.
- Кочетов Г.А. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 1980. 272 с.
- Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.
- Кяйвярайнен Е.И., Немова Н.Н. Активность  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы в различных органах стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) при изменении факторов среды // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 6. С. 27–36.
- Лукьяненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. М.: Агропромиздат, 1987. 240 с.
- Лысенко Л.А., Канцерова Н.П., Тушина Е.Д., Полякова Н.В., Лайус Д.Л. Разнокачественность трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в начале нереста по активности кальций-зависимых протеиназ и популяционным характеристикам // Труды КарНЦ РАН Сер. Экологические исследования. 2018. № 5. С. 79–88.
- Лысенко Л.А., Немова Н.Н., Канцерова Н.П. Протеолитическая регуляция биологических процессов. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2011. 482 с.
- Моисеенко Т.И. Водная экотоксикология: теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 2009. 400 с.
- Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: автореферат дисс. ... док.биол. наук. М., 2019. 45 с.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (Обзор) // Труды КарНЦ РАН. Экспериментальная биология. 2012. № 2. С. 18–25.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н. Вариации некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 8. С. 169–180.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Руоколайнен Т.Р. Динамика содержания липидов и жирных кислот на ранних стадиях онтогенеза горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в естественных условиях (река Индера, Кольский п-ов). Онтогенез. 2019. Т. 50. № 4. С. 237–246.
- Мурзина С.А., Нефёдова З.А., Пеккоева С.Н., Лайус Д.Л., Немова Н.Н. Жирные кислоты колюшки трёхиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55. № 1. С. 93–97.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 2009. Т. 40. № 3. С. 208–214.
- Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Чурова М.В., Нефедова З.А., Филиппова К.А., Фальк-Петерсен С., Немова Н.Н. Суточная динамика липидов и жирных кислот и активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лептоклинуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) разных стадий развития в условиях полярной ночи // Онтогенез. 2020. Т. 51. № 2. С. 143–153.
- Назарова М.А. Липидный состав ткани радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1992), выращенной на различных комбикормах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2014. 23 с.
- Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Сезонные изменения липидного состава тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), выращенной на различных кормах // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Биологические науки. 2017. № 6(167). С. 12–20.
- Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. М., Наука, 2004. 215 с.
- Немова Н.Н., Канцерова Н.П., Лысенко Л.А. Особенности белкового метаболизма в скелетных мышцах костистых рыб // Российский Физиологический Журн. им. И.М. Сеченова. 2021. Т. 107. № 6–7. С. 730–754.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Павлов Д.С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–211.
- Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантиче-

- ского лосося *Salmosalar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 4. С. 639–645.
- Озернюк Н.Д. Адаптационные особенности энергетического метаболизма на онтогенезе рыб // Онтогенез. 2011. Т. 42. № 3. С. 235–240.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Иеико Е.П., Нефедова З.А., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н.Н. Экологические группы арктическо-бореального вида люмпена пятнистого *Leptoclinus* в процессах роста и раннего развития // Экология. 2018. № 3. С. 225–233.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Рунатти П.О., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н.Н. Экологическая роль липидов и жирных кислот в раннем постэмбриональном развитии люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) в зимний период // Экология. 2017. № 3. С. 186–191.
- Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. М.: Наука, 1983. 240 с.
- Смирнов Л.П., Суховская И.В., Борвинская Е.В., Лайус Д.Л. Изменчивость некоторых показателей антиоксидантной защиты в мускулатуре и печени колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в нерестовый период // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 12. С. 55–66.
- Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. 144 с.
- Флинт М.В. Биоресурсы арктических морей России: влияние природных изменений и антропогенных воздействий, научные основы и перспективы охраны // Научно-технические проблемы освоения Арктики. М.: Наука, 2014. С. 48–59.
- Фокина Н.Н., Бахмет И.Н., Немова Н.Н. Совместное влияние нефти и пониженной солености морской воды на липидный состав гепатопанкреаса беломорских мидий *Mytilus edulis* // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 3. С. 357–366.
- Фокина Н.Н., Лысенко Л.А., Руоколайнен Т.Р., Суховская И.В., Канцерова Н.П., Немова Н.Н. Зависимость содержания липидов и ненасыщенных жирных кислот в скелетных мышцах радужной форели от условий выращивания и физиологического состояния рыб. Прикладная биохимия и микробиология. 2020а. Т. 56. № 3. С. 305–312.
- Фокина Н.Н., Руоколайнен Т.Р., Бахмет И.Н. Модифицирующий эффект пониженной солености на изменения липидного состава мидий *Mytilus edulis* L. в ответ на действие никеля // Известия РАН. Сер. биологическая. 2020б. № 6. С. 656–664.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.
- Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Чурова М.В., Мещерякова О.В., Веселов А.Е. и др. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена и уровень некоторых молекулярно-генетических показателей у молоди лосося (*Salmosalar* L.) различающейся возрастом и массой // Онтогенез. 2015. Т. 46. № 5. С. 304–312.
- Чурова М.В., Мещерякова О.В., Немова Н.Н. и др. Соотношение роста и некоторых биохимических показателей рыб на примере микижи (*Parasalmomykiss* Walb.) // Известия РАН. Сер. Биол. 2010. № 3. С. 289–299.
- Чурова М.В., Шульгина Н.С., Крупнова М.Ю., Д.А. Ефремов, Немова Н.Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при изменении солености воды // Известия РАН. 2021. № 5. С. 470–478.
- Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.
- Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmosalar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря. (ред. Немова Н.Н.). Петрозаводск: КарНЦРАН, 2016. 203 с.
- Berge J., Renaud P.E., Darnis G., Cottier F., Last K.S., Gabrielsen T.M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski J.M., Leu E., Moline M.A., Nahrgang J., Søreide J.E., Varpe Ø., Lonne O.J., Daase M., Falk-Petersen S. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night. Progress in Oceanography. 2015. V. 139. P. 258–271.
- Churova M.V., Meshcheryakova O.V., Ruchev M. Age- and stage-dependent variations of muscle-specific gene expression in brown trout *Salmo trutta* L. Comparative Biochemistry and Physiology- Part B: Biochemistry and Molecular Biology // V. 211(4). P. 16–21.
- Churova M.V., Shulgina N.S., Nemova N.N. Activity of the Enzymes of the Energy and Carbohydrate Metabolism in the Organs of the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* from Different Biotopes of the White Sea // Doklady Biological Sciences. 2018. V. 482. P. 185–187.
- Copeman L.A., Parrich C.C., Brown J.A., Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment // Aquaculture. 2002. V. 210. P. 285–304.
- Cuesta A., Carrion R.L., Martin del Rio M.P. et al. Salinity influences the humoral immune parameters of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) // Fish Shellfish Immunol. 2005. V. 18. P. 255–261.
- Falk-Petersen S., Hopkins C.E., Sargent J.R. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Trophic relationships in the Marine Environment. Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium. Aberdeen University Press: Aberdeen, 1990. P. 315–333.
- Fokina N.N. et al. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea // Ecotoxicology and environmental safety. 2014. V. 110. P. 103–109.
- Fokina N., Chesnokova I. An integrated approach to assessing the effects of environmental factors on mussels in the Black Sea // KnE Social Sciences. 2022. V. 7. № 3. P. 47–54.
- Fokina N., Vasil'eva O., Sukhovskaya I., Kurpe S. Cd and Ni modulate fatty acid composition and oxidative status in the freshwater mussel *Anodonta cygnea* // Toxicology and Environmental Health Sciences. 2020. V. 12. P. 169–176.

- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // *J. Biol. Chem.* 1957. V. 226. P. 497–509.
- Hochachka P., Somero G. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution.* N.Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.
- Hop H., Gjosaeter H. Polar cod (*Boreogadus aida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // *Marine biology research.* 2013. V. 9. № 9. P. 878–894.
- Hop H., Graham M., Trudeau V.L. Spawning energetics of Arctic cod (*Boreogadus aida*) in relation to seasonal development of the ovary and plasma sex steroid levels // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 1995. V. 52. P. 541–550.
- Imbs A.B., Vologodskaya A.V., Nevshupova N.V., Khotimchenko S.V., Titlyanov E.A. Response of prostaglandin content in the red alga *Gracilaria verrucosa* to season and solar irradiance // *Phytochemistry.* 2001. V. 58. № 7. P. 1067–1072.
- Jamieson G.R. GLC-identification techniques for long chain unsaturated fatty acids // *Chromatogr. Sci.* 1975. V. 13. P. 491–497.
- Johansen K.A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // *Comp. Biochem. Physiol. Part B.* 2006. V. 144. P. 119–127.
- Kaivarainen E.I., Rendakov N.L., Efremov D.A., Nemova N.N.  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity in smolts of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) from the White Sea exposed to fresh, estuarine, and sea water // *Doklady Biological Sciences.* 2021. V. 501. P. 201–205.
- Kantserova N.P., Lysenko L.A., Veselov A.E., Nemova N.N. Protein degradation systems in the skeletal muscles of parr and smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. // *Fish Physiol. Biochem.* 2017. V. 43. № 4. P. 1187–1194.
- Kooijman S., Baas G., Bontje D. et al. Ecotoxicological application of dynamic energy budget theory // *Ecotoxicology and Environmental Safety: Emerging Topics in Ecotoxicology: Principles, Approaches and Perspectives 2* / Eds. Devillers J. Springer Science + Business Media. LLC. 2009. P. 237–259.
- Kraft A., Berge J., Varpe O., Falk-Petersen S. Feeding in Arctic darkness: mid-winter diet of the pelagic amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* // *Marine biology.* 2012. V. 160(1). P. 241–248.
- Lajus D.L., Golovin P.V., Bakhvalova A.E., Demchuk A.S., Dorgham A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Murzina S.A., Polyakova N.V., Rybkina E.V., Yurtseva A.O. Threespine stickleback of the White Sea: population characteristics and role in the ecosystem // *Contemp. Probl. Ecol.* 2020. V. 13. № 2. P. 132–145.
- Lysenko L.A., Kantserova N.P., Kaivarainen H.I., Krupnova M.Ju., Nemova N.N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 2017. V. 211. P. 22–28.
- Murzina S.A., Dgebuadze P.Yu., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Mekhova E.S., Nguyen T.H. *Thanh.* Lipids and Fatty Acids of the Gonads of Sea Urchin *Diadema setosum* (Echinodermata) From the Coastal Area of the Nha Trang Bay, Central Vietnam // *European J. Lipid Science and Technology.* V. 123(7). 2000321. <https://doi.org/10.1002/ejlt.202000321>
- Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A., Nefedova Z.A., Filippova K.A., Nemova N.N., Orlov A.M., Berge J., Falk-Petersen S. Tiny but Fatty: Lipids and Fatty Acids in the Daubed Shanny (*Leptoclinius maculatus*), a Small Fish in Svalbard Waters // *Biomolecules.* 2020. V. 10. P. 368.
- Murzina S.A., Voronin V.P., Churova M.V., Ruokolainen T.R., Shulgina N.S., Provotorov D.S., Tikhonova O.V., Nemova N.N. The Effects of Low-Level Helium–Neon (He–Ne) Laser Irradiation on Lipids and Fatty Acids, and the Activity of Energetic Metabolism Enzymes and Proteome in the Blastula Stage and Underyearlings of the Atlantic Salmon *Salmo salar*: A Novel Approach in Salmonid Restoration Procedures in the North // *Biomolecules.* 2022. V. 12. P. 133.
- Nemova N.N., Fokina N.N., Nefedova Z.A., Ruokolainen T.R., Bakhmet I.N. Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels *Mytilus edulis* L. under the influence of ambient salinity // *Polar Record.* 2013. V. 49(03). P. 272–277.
- Nemova N.N., Kaivarainen E.I., Rendakov N.L., Nikerova K.M., Efremov D.A. Cortisol content and  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity under adaptation of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) to salinity changes // *J. Ichthyology.* 2021. V. 61. № 5. P. 771–778.
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N. et al. The Effect of the Photoperiod on the Fatty Acid Profile and Weight in Hatchery-Reared Underyearlings and Yearlings of Atlantic Salmon *Salmo salar* L. // *Biomolecules.* 202. V. 10(6). P. 845.
- Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Shatilina Z.M., Madyarova E.V., Axenov–Gribanov D.V., Shirokova Y.A., Timofeyev M.A., Nemova N.N., Murzina S.A. Lipid and fatty acid composition of scavenging amphipods *Ommatogammarus* spp. from different depths of lake Baikal // *Limnology.* 2021. V. 22(3). P. 299–311.
- Rabinovich A.L., Ripatti P.O., Balabaev N.K., Leermakers F.A.M. Molecular dynamics simulations of hydrated unsaturated lipid bilayers in the liquid-crystal phase and comparison to self-consistent field modeling // *Physical Review. E.* 2003. V. 67. № 1. P. 011909\_1–011909\_14.
- Shulgina N.S., Churova M.V., Murzina S.A., Krupnova M.Y. The Effect of Continuous Light on Growth and Muscle-Specific Gene Expression in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Yearlings // *Life.* 2021. V. 11. № 4. P. 328.
- Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // *Methods in Biochem. Analysis.* 1995. V. 2. P. 427–434.
- Somero G.N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu // *Comparative biochemistry and physiology B: Biochem. Mol. Biol.* 2003. V. 136(4). P. 577–591.
- Voronin V.P., Ruokolainen T.R., Artemenkov D.V., Rolskii A.Y., Orlov A.M., Murzina S.A. Into the Deep: New Data on the Lipid and Fatty Acid Profile of Redfish *Sebastes mentella* Inhabiting Different Depths in the Irminger Sea // *Biomolecules.* 2021. V. 11(5). P. 704.

## **Ecological Biochemical Adaptations in Aquatic Organisms**

**N. N. Nemova<sup>#</sup>**

*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,  
11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, 185910 Russia*

*<sup>#</sup>e-mail: nnnemova@gmail.com*

The general ideas regarding ecological biochemical adaptations in aquatic organisms based on the results obtained by using a set of field and experimental methods over decades of research on members of marine and freshwater fish fauna and on their food items (molluscs, crustaceans) carried out by the Ecological Biochemistry Think Tank team. Examples of biochemical adaptations in aquatic organisms are provided. Certain conclusions are drawn regarding the common and specific pattern of metabolic adaptive response in the studied organisms growing and developing under normal conditions and upon changes in the environment. The results improve our understanding of the mechanisms behind ecological biochemical adaptations and their role in maintaining homeostasis in aquatic organisms.

*Keywords:* biochemical adaptations, aquatic organisms, ecology, environmental factors

УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ  
СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 574.2:574.3:57.04

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА  
И ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА (НА ПРИМЕРЕ ИССЛЕДОВАНИЯ  
ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L., 1758)  
В ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ)

© 2023 г. В. М. Захаров\*, И. Е. Трофимов\*, @, В. Д. Якушов\*\*, Б. И. Шефтель\*\*

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

\*\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: trofimov@ecopolicy.ru

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Проведена оценка показателей стабильности развития (величины флуктуирующей асимметрии краниологических признаков) обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в Центральной Сибири в ходе популяционной динамики. В этой популяции четырехлетние циклы в прошлом столетии сопровождались нарушением стабильности развития на фазе пика численности. Флуктуации численности в условиях изменения климата в этом столетии наблюдаются без значительных изменений стабильности развития. Нарушение стабильности развития имеет место лишь в случае эффекта переуплотнения в год высокой численности, превышающей определенный пороговый уровень, который мог возрасти вследствие роста емкости местообитаний в условиях изменения климата.

**Ключевые слова:** изменение климата, стабильность развития, флуктуирующая асимметрия, популяционная динамика

**DOI:** 10.31857/S1026347023600164, **EDN:** V GKQSU

ВВЕДЕНИЕ

Динамика популяций и ее возможные изменения могут служить показателем состояния живых организмов при различных воздействиях среды, включая климатические изменения. Высокая численность может соответствовать как благоприятным условиям местообитания и высокому успеху размножения (Hansson, Henttonen, 1988; Kendall *et al.*, 1999; Henttonen, Wallgren, 2001; Ims, Fuglei, 2005), так и эффекту переуплотнения на фоне низкого успеха размножения (Ims, Fuglei, 2005; Pinot *et al.*, 2014; Zárubnická *et al.*, 2017; Giraudeau *et al.*, 2019).

Стабильность развития (величина флуктуирующей асимметрии морфологических признаков) выступает в качестве популяционного показателя (Soule, 1967; Zakharov, 1989; Moller, Swaddle, 1997; Graham *et al.*, 2010; Graham, 2021). Нарушение стабильности развития наблюдается при разных видах стресса (Pankakoski, 1985a; Pertoldi *et al.*, 2001; Vadyaev *et al.*, 2005; Zhelev *et al.*, 2019; Erofeeva, Yakimov, 2020; Zakharov *et al.*, 2020a). Так, численность популяции может достигать столь высокого уровня, что он будет оказывать неблагоприятное воздействие на стабильность развития.

Такой эффект отмечался в условиях переуплотнения как в эксперименте, так и в ходе популяционных циклов (Valetsky *et al.*, 1997; Zakharov *et al.*, 1991; Zakharov *et al.*, 1997). Наблюдаемый в настоящее время коллапс циклической динамики в условиях изменения климата (Ims *et al.*, 2008) свидетельствует о важности специального рассмотрения возможной связи изменений популяционной динамики и стабильности развития.

В работе представлены результаты исследования показателей стабильности развития обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в Центральной Сибири в условиях изменения климата. Четырехлетние циклы в этой популяции в условиях климатической стабильности сопровождались значительными изменениями стабильности развития и успеха размножения на фазе пика численности (Zakharov *et al.*, 1991). Задачей исследования является ответ на вопрос о возможном изменении стабильности развития в ходе популяционной динамики в современных условиях изменения климата. Наше предположение состоит в том, что обычные популяционные флуктуации могут не сопровождаться изменением стабильности развития, ее нарушение может иметь место в случае

эффекта переуплотнения при достижении численности критического порогового уровня.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Был исследован коллекционный материал Зоологического музея МГУ по обыкновенной бурозубке, *Sorex araneus*, собранный в период 2014–2020 гг. в Центральной Сибири (восточный берег реки Енисей, Енисейская экологическая станция Института проблем экологии и эволюции РАН, 62° с.ш., 89° в.д.). Было исследовано 210 экземпляров. Сбор материала проводился на одних и тех же линиях отлова ежегодно в течение 10 дней в конце июня и в течение 10 дней в конце августа. Каждая линия представляла собой канавку 20 м длины с 2 ловчими цилиндрами (места отлова и техника отлова детально описаны (Шефтель, 1989; Шефтель, Якушов, 2022)). Для сравнения были использованы ранее полученные данные для двух других периодов исследования: 1978–1982 гг. (Zakharov *et al.*, 1991) и 2007–2013 гг. (Zakharov *et al.*, 2020b). Для периода 2007–2013 гг. были произведены новые вычисления популяционных показателей, поскольку в предыдущей работе они были сделаны для более короткого времени отлова, включающего только 10 дней в конце августа.

Для анализа были использованы два основных популяционных показателя: численность популяции и успех размножения. В качестве показателя численности популяции использовано число особей на 100 ловушко-суток. Отдельно проводилось вычисление численности взрослых особей, родившихся прошлым летом, и молодых особей этого года рождения. Показатель успеха размножения рассчитывался как отношение числа молодых особей этого года рождения к числу размножающихся особей. Кроме того, проводился расчет показателя успеха перезимовки, как отношение числа взрослых особей, пойманных в этом году, к числу молодых особей, пойманных прошлым летом. Эти показатели обычно используются в подобных популяционных исследованиях (например, см. Krebs, Myers, 1974; Ostfeld *et al.*, 1993; Ostfeld, Canham, 1995; Koskela *et al.*, 1999; Eccard *et al.*, 2011). Согласованность изменения популяционных показателей оценивалась по величине коэффициента корреляции Пирсона.

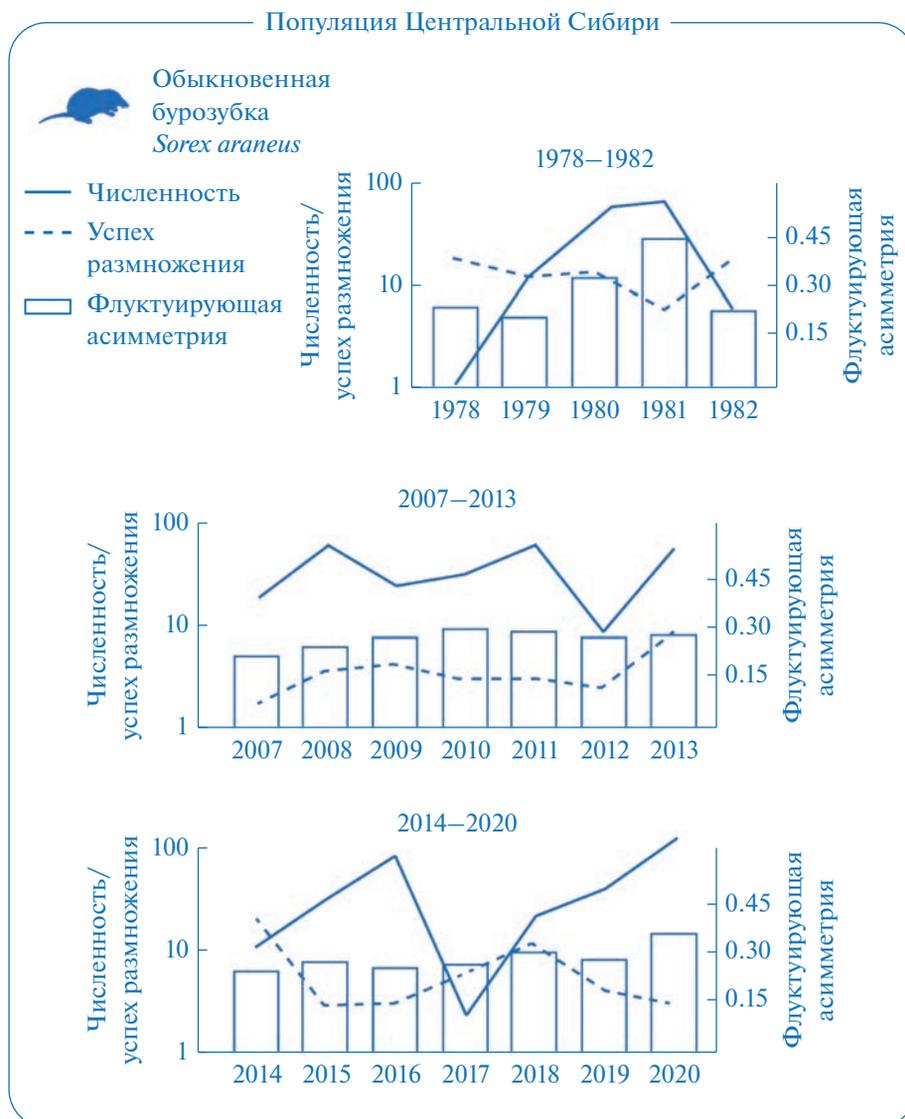
Стабильность развития оценивалась по величине флуктуирующей асимметрии (отклонений от строгой симметрии морфологических признаков) (Van Valen, 1962; Soule, 1967). Было использовано 10 морфологических признаков (число отверстий на разных участках черепа (Pankakoski, Hanski 1989; Zakharov *et al.*, 1997). Первоначально проводился учет различий в числе отверстий слева и справа. При этом не было обнаружено значимой корреляции асимметрии разных признаков,

также, как и свидетельств наличия направленной асимметрии и антисимметрии (Palmer, Strobeck, 1986, 2003; Zakharov *et al.*, 1991; Zakharov *et al.*, 2020a). Затем вычислялось число асимметричных признаков на особь (Leary *et al.*, 1983). Средняя частота асимметричных проявлений на признак была использована в качестве интегрального показателя стабильности развития, оценка значимости различий проводилась с использованием *t*-критерия (Zakharov *et al.*, 1991). Для исследования были использованы молодые особи этого года рождения (соотношение полов было 1 : 1, при отсутствии половых различий для исследуемых показателей).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемый период 2007–2013 гг. соотношение динамики трех основных показателей, включая численность популяции, успех размножения и стабильность развития, оказалось существенно иным, чем при исследовании в прошлом столетии (рис. 1). Если в прошлом столетии имело место свидетельство наличия отрицательной корреляция численности популяции и успеха размножения (Zakharov *et al.*, 1991), то в этот период скорее наблюдается некоторая тенденция наличия положительной корреляции между этими параметрами (положительное значение коэффициента корреляции,  $r = 0.48$ ,  $p < 0.10$ ). Положительная корреляция численности популяции с численностью взрослых особей прошлого года рождения ( $r = 0.84$ ,  $p < 0.01$ ) и молодых особей этого года рождения ( $r = 0.97$ ,  $p < 0.01$ ) свидетельствует о влиянии состояния популяции как в зимний, так и в летний периоды. Величина показателя успеха перезимовки находится в пределах от 0.41 до 0.90 в годы высокой численности популяции и равна 0.09 и 0.07 в годы низкой численности, 2009 г. и 2012 г. соответственно (вычисление показателя для 2007 г. не представляется возможным вследствие отсутствия данных для предыдущего года, 2006 г.). Было также получено свидетельство наличия положительной корреляции показателя успеха перезимовки с численностью популяции ( $r = 0.85$ ,  $p < 0.01$ ). Показатель флуктуирующей асимметрии не обнаруживает корреляции с численностью популяции и успехом размножения и оказывается достаточно стабильным на протяжении периода исследования. Полученные данные в большей степени соответствуют ситуации, описанной для флуктуаций численности популяции (Pankakoski, 1985b; Zakharov *et al.*, 1991).

Популяционная динамика в период исследования 2014–2020 гг. сопровождается изменением показателя флуктуирующей асимметрии (рис. 1), величина которого достигает максимального значения в 2020 г. и значимо отличается от лет низкой численности (2014 и 2017 гг.) ( $p < 0.05$ ). Чис-



**Рис. 1.** Величина популяционных показателей обыкновенной бурозубки в Центральной Сибири на протяжении трех периодов исследования: 1978–1982 г., 2007–2013 г. и 2014–2020 г. Численность: число особей на 100 ловушко-суток. Успех размножения: отношение числа молодых особей этого года рождения к числу размножающихся особей. Флуктуирующая асимметрия: средняя частота асимметричного проявления на признак (по 10 краниологическим признакам).

ленность популяции в этом году (99.20 в 2020 г.) выше, чем в следующий год по уровню этого показателя (82.00 в 2016 г.). Некоторая тенденция позитивной связи численности популяции и флуктуирующей асимметрии ( $r = 0.58$ ,  $p < 0.05$ ) и негативной связи численности и успеха размножения ( $r = -0.56$ ,  $p < 0.05$ ) соответствует соотношению динамики этих показателей, отмеченному ранее для популяционных циклов (Zakharov *et al.*, 1991). Получены свидетельства положительной корреляции численности популяции как с численностью взрослых особей прошлого года рождения ( $r = 0.99$ ,  $p < 0.01$ ), так и молодых особей этого года рождения ( $r = 1.00$ ,  $p < 0.01$ ). Величина показателя успеха перезимовки варьирует от 0.34

до 0.85 в годы высокой численности и равна 0.01 в годы низкой численности (2014 г., 2017 г.). Получено некоторое свидетельство положительной корреляции показателя успеха перезимовки с численностью популяции ( $0.71$ ,  $p < 0.01$ ) и отрицательной корреляции с успехом размножения ( $-0.59$ ,  $p < 0.05$ ). В то же время существенно различная величина показателя стабильности развития наблюдается на фоне сходных низких значений показателя успеха размножения (2016 и 2020 гг.). Таким образом, исследуемый период характеризуется некоторыми чертами сходства как с цикличностью, так и с флуктуациями численности популяции (Pankakoski, 1985b; Zakharov *et al.*, 1991; Zakharov *et al.*, 2020b).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Популяционная цикличность отмечается для континентальных популяций в условиях стабильного климата, в то время как флуктуации численности обычны для популяций регионов климатической нестабильности (Hansson, Henttonen, 1985; Aars, Ims, 2002; Putkonen, Roe, 2003; Korslund, Steen, 2006; Solonen, 2006). Повсеместное изменение климата, связанное с ростом нестабильности, ведет к коллапсу популяционной цикличности (Hörnfeldt, 2004; Berteaux *et al.*, 2006; Bierman *et al.*, 2006; Mertens *et al.*, 2006; Saitoh *et al.*, 2006; Ims *et al.*, 2008). Поскольку нарушение стабильности развития отмечалось на фазе пика численности в ходе популяционных циклов, представляется важным получение оценки реальной ситуации в регионах измененной популяционной динамики.

В исследуемой популяции Центральной Сибири в условиях климатической стабильности в прошлом столетии ярко выраженная четырехлетняя цикличность наблюдалась для большинства видов мелких млекопитающих, включая обыкновенную бурозубку (Sheftel, 1989; Шефтель, Якушов, 2022). Эффект переуплотнения в год пика сопровождался снижением успеха размножения и нарушением стабильности развития (Zakharov *et al.*, 1991).

Популяционная динамика, выявленная при повторном исследовании в начале этого столетия в условиях изменения климата, 2007–2013 гг., скорее соответствует флуктуациям, чем популяционным циклам. Тенденция положительной корреляции численности популяции и успеха размножения подтверждает это предположение. При этом не наблюдается негативного влияния изменений численности на стабильность развития, что свидетельствует в пользу предположения о том, что численность в данный период не достигает критического порогового уровня для эффекта переуплотнения. Возможными причинами такой ситуации могут быть как климатическая нестабильность, которая ограничивает рост численности, так и повышение порогового критического уровня численности для эффекта переуплотнения популяции, вследствие роста богатства и емкости местообитаний в условиях глобального потепления (Захаров и др., 2011; Zakharov *et al.*, 2020b). Климатическая нестабильность наиболее остро выражается в весенний период, при чередовании периодов оттепелей и заморозков, что пагубно сказывается на численности популяций мелких млекопитающих (Ims *et al.*, 2008). В пользу предположения о возможном росте емкости местообитаний свидетельствует отмеченное для района исследований увеличение продолжительности вегетационного периода (Шефтель, Якушов, 2022).

Популяционная динамика в последний период исследования, 2014–2020 гг., проявляет опре-

деленные черты сходства с популяционными циклами, в это время наблюдается тенденция положительной корреляции численности популяции с флуктуирующей асимметрией и отрицательной корреляции численности с успехом размножения. Положительная корреляция численности популяции с численностью взрослых и молодых особей, а также с показателем успеха перезимовки, видимо, в большей степени отражает влияние условий среды (что обычно отмечается для популяционных флуктуаций), поскольку при этом не наблюдаются изменения стабильности развития. Как свидетельствуют данные, полученные для этого периода исследований, показатели стабильности развития и успеха размножения могут изменяться не согласованно: определенные изменения успеха размножения в ходе флуктуаций численности не сопровождаются изменением стабильности развития (определенные факторы элиминации и миграции могут и не быть связаны с изменением состояния организма). В то же время изменения стабильности развития могут иметь место и на фоне сходной величины показателя успеха размножения. Исследование стабильности развития позволяет выявить определенные особенности состояния популяции, когда сходные изменения популяционных показателей определяются различными механизмами (будучи связанными с условиями среды или состоянием организма). Так, снижение показателя успеха перезимовки (как и параллельное снижение численности взрослых и молодых особей) может наблюдаться как вследствие неблагоприятных климатических условий (что наблюдалось в течение двух последних периодов исследования), так и в связи с изменением состояния организма вследствие эффекта переуплотнения (что наблюдалось в период исследования в прошлом столетии). Нарушение стабильности развития наблюдается лишь в случае негативного воздействия эффекта переуплотнения при достижении численности популяции определенного порогового уровня, возросшего в условиях изменения климата.

Полученные результаты свидетельствуют о важности параллельного мониторинга численности популяции и стабильности развития для получения информации о возможных механизмах наблюдаемых изменений динамики популяции при изменении климата.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выполнено в рамках раздела Государственного задания ИБР РАН 2023 г. № 0088-2021-0019.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Захаров В. М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.

- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е. Оценка состояния био-разнообразия: исследование стабильности развития. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. 160 с.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 5. С. 435–439.
- Шефтель Б.И., Якушов В.Д. Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги // Сибирский экологический журн. 2022. Т. 1. С. 1–12.
- Aars J., Ims R.A. Intrinsic and climatic determinants of population demography: The winter dynamics of tundra voles // Ecology. 2002. V. 83. P. 3449–3456. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3449:IACDOP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3449:IACDOP]2.0.CO;2)
- Badyaev A.V., Foresman K.R., Young R.L. Evolution of Morphological Integration: Developmental Accommodation of Stress-Induced Variation // American Naturalist. 2005. V. 166. P. 382–395. <https://doi.org/10.1086/432559>
- Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J. et al. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals // Climate Research. 2006. V. 32. P. 151–158. <https://doi.org/10.3354/CR032151>
- Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.) // American Naturalist. 2006. V. 167. P. 583–590. <https://doi.org/10.1086/501076>
- Eccard J.A., Jokinen I., Ylönen H. Loss of density-dependence and incomplete control by dominant breeders in a territorial species with density outbreaks // BMC Ecology. 2011. V. 11(16). <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-16>
- Erofeeva E.A., Yakimov B.N. Change of Leaf Trait Asymmetry Type in *Tilia cordata* Mill. and *Betula pendula* Roth under Air Pollution // Symmetry. 2020. V. 12(727). <https://doi.org/10.3390/sym12050727>
- Giraudeau P., Villette P., Quéré J.P., Damange J.P., Delattre P. Weather influences *M. arvalis* reproduction but not population dynamics in a 17-year time series // Scientific Reports. 2019. V. 9. P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50438-z>
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating asymmetry: Methods, theory, and applications // Symmetry. 2010. V. 2. P. 466–540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>
- Graham J.H. Nature, Nurture, and Noise: Developmental Instability, Fluctuating Asymmetry, and the Causes of Phenotypic Variation // Symmetry. 2021. V. 13(7). P. 1204. <https://doi.org/10.3390/sym13071204>
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: The importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. V. 67. P. 394–402. <https://doi.org/10.1007/bf00384946>
- Hansson L., Henttonen H. Rodent dynamics as community processes // Trends in Ecology & Evolution. 1988. V. 3. P. 195–200. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90006-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90006-7)
- Henttonen H., Wallgren H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia. / Ed. Wielgolaski F.E. Nordic Mountain Birch Ecosystem. UNESCO Man and Biosphere Series 27. Paris and Parthenon Publishing Group, N.Y. and London, 2001. P. 261–278
- Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: Analysis and presentation of hypotheses // Oikos. 2004. V. 107. P. 376–392. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13348.x>
- Ims R.A., Fuglei E. Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change // BioScience. 2005. V. 55. P. 311–322. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0311:TICITE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0311:TICITE]2.0.CO;2)
- Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T. Collapsing population cycles // Trends in Ecology & Evolution. 2008. V. 23. P. 79–86. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.010>
- Kendall B.E., Briggs C.J., Murdoch W.W. et al. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches // Ecology. 1999. V. 80. P. 1789–1805. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1789:WDPCAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1789:WDPCAS]2.0.CO;2)
- Korslund L., Steen H. Small rodent winter survival: Snow conditions limit access to food resources // J. Animal Ecology. 2006. V. 75. P. 156–166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01031.x>
- Koskela E., Mappes T., Ylönen H. Experimental manipulation of breeding density and litter size: effects on reproductive success in the bank vole // Journal of Animal Ecology. 1999. V. 68. P. 513–521. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00308.x>
- Krebs C.J., Myers J.H. Population Cycles in Small Mammals // Advances in Ecological Research. 1974. V. 8. P. 267–399. [https://doi.org/10.1016/S0065-504\(08\)60280-9](https://doi.org/10.1016/S0065-504(08)60280-9)
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. 1983. V. 301. P. 71–72. <https://doi.org/10.1038/301071a0>
- Mertens S.K., Yearsley J.M., van den Bosch F., Gilligan C.A. Transient population dynamics in periodic matrix models: Methodology and effects of cyclic permutations // Ecology. 2006. V. 87. P. 2338–2348. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2338:TP-DIPM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2338:TP-DIPM]2.0.CO;2)
- Moller A.P., Swaddle J.P. Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution. UK; Oxford: Oxford University Press, 1997.
- Ostfeld R., Canham C. Density-Dependent Processes in Meadow Voles: An Experimental Approach // Ecology. 1995. V. 76. P. 521–532. <https://doi.org/10.2307/1941210>
- Ostfeld R., Canham C., Pugh S. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations // Nature. 1993. V. 366. P. 259–261. <https://doi.org/10.1038/366259a0>
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: Measurement, Analysis, Patterns // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 1986. V. 17. P. 391–421. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.002135>

- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited / Ed. Polak M. Developmental Instability: Causes and Consequences. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 279–319.
- Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats // J. Mammalogy. 1985a. V. 66. P. 52–57.  
https://doi.org/10.2307/1380955
- Pankakoski E. Relationship between some meteorological factors and population dynamics of *Sorex araneus* in southern Finland // Acta Zoologica Fennica. 1985b. V. 173. P. 287–289.
- Pankakoski E., Hanski I. Metrical and non-metrical skull traits of the common shrew *Sorex araneus* and their use in population studies // Annales Zoologici Fennici. 1989. V. 26. P. 433–444.
- Pertoldi C., Kristensen T.N., Loeschcke V. A new method for estimating environmental variability for clonal organisms, and the use of fluctuating asymmetry as an indicator of developmental instability // J. theoretical biology. 2001. V. 210(4). P. 407–410.  
https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2317
- Pinot A., Gauffre B., Bretagnolle V. The interplay between seasonality and density: Consequences for female breeding decisions in a small cyclic herbivore // BMC Ecology. 2014. V. 14. P. 17.  
https://doi.org/10.1186/1472-6785-14-17
- Putkonen J., Roe G. Rain-on-snow events impact soil temperatures and affect ungulate survival // Geophysical Research Letters. 2003. V. 30.  
https://doi.org/10.1029/2002GL016326
- Saitoh T., Cazelles B., Vik J.O., Viljugrein H., Stenseth N.C. Effects of regime shifts on the population dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan // Climate Research. 2006. V. 32. P. 109–118.  
https://doi.org/10.3354/cr032109
- Sheftel B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Annales Zoologici Fennici. 1989. V. 26. P. 357–369.
- Solonen T. Overwinter population change of small mammals in southern Finland // Annales Zoologici Fennici. 2006. V. 43. P. 295–302.
- Soule M.E. Phenetics of Natural Populations. II. Asymmetry and Evolution in a Lizard // American Naturalist. 1967. V. 101. P. 141–160.  
https://doi.org/10.1086/282480
- Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. 1962. V. 16. P. 125–142.  
https://doi.org/10.2307/2406192
- Zakharov V.M. Future prospects for population phenogenetics // Soviet scientific reviews. Physiology and general biology reviews. Section F. 1989 V. 4. P. 1–80.
- Zakharov V.M., Demin D.V., Baranov A.V., Borisov V.I., Vavilov A.V., Sheftel B.I. Developmental stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia // Acta Theriologica. 1997. V. 4. P. 41–48.  
https://doi.org/10.4098/AT.ARCH.97-45
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shrew *Sorex araneus* // American Naturalist. 1991. V. 138. P. 797–810.  
https://doi.org/10.1086/285253
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E. Fluctuating Asymmetry, Developmental Noise and Developmental Stability: Future Prospects for the Population Developmental Biology Approach // Symmetry. 2020a. V. 12. P. 1376.  
https://doi.org/10.3390/sym12081376
- Zakharov V.M., Trofimov I.E., Sheftel B.I. Fluctuating Asymmetry and Population Dynamics of the Common Shrew, *Sorex araneus*, in Central Siberia under Climate Change Conditions // Symmetry. 2020b. V. 12. P. 1960.  
https://doi.org/10.3390/sym12121960
- Zárybnická M., Riegert J., Bejček V. et al. Long-term changes of small mammal communities in heterogenous landscapes of Central Europe // European J. Wildlife Research. 2017. V. 63. P. 89.  
https://doi.org/10.1007/s10344-017-1147-9
- Zhelev Zh.M., Tsonev S.V., Angelov M.V. Fluctuating asymmetry in *Pelophylax ridibundus* meristic morphological traits and their importance in assessing environmental health // Ecological Indicators. 2019. V. 107. P. 105589.  
https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105589

## Developmental Stability, Population Dynamics and Climate Change, with Particular Reference to the Common Shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in Central Siberia

V. M. Zakharov<sup>1</sup>, I. E. Trofimov<sup>1, #</sup>, V. D. Yakushov<sup>2</sup>, and B. I. Sheftel<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences, 26 Vavilov Street, Moscow, 119334 Russia

<sup>2</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 33 Leninsky pr., Moscow, 119071 Russia

<sup>#</sup>e-mail: trofimov@ecopolicy.ru

We examine temporal variation in a measure of developmental stability, the degree of fluctuating asymmetry of the characters of skull morphology, of the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in Central Siberia. Four-year cycles in this population in the last century were accompanied by significant changes in the level of developmental stability. Population fluctuations under the climate change conditions in this century commonly occur without essential changes in developmental stability. Deterioration of developmental stability takes place occasionally in case of adverse overpopulation impact in the year of peak population abundance that is beyond the certain threshold level increased due to the climate change.

**Keywords:** climate change, developmental stability, fluctuating asymmetry, population dynamics

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 502.057:662.63:502.572:53.088

### ОЦЕНКА ЗДОРОВЬЯ СРЕДЫ ПО ВЕЛИЧИНЕ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ: АНАЛИЗ ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИН ИСКАЖЕНИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ

© 2023 г. Е. Г. Шадрина\*, @, В. Ю. Солдатова\*\*

\*Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, Федеральный исследовательский центр “Якутский научный центр СО РАН”, пр. Ленина, 41, Якутск, 677980 Россия

\*\*Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, ул. Беллинского, 58, Якутск, 677000 Россия

@E-mail: e-shadrina@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Рассматриваются причины искажения результатов при оценке флуктуирующей асимметрии промеров листа древесных растений на примере березы повислой (*Betula pendula* Roth.) Приводятся результаты, полученные исследователями с разным опытом применения методики, показано, что для исследователей без опыта расхождение полученных данных, по сравнению с опытным оператором, может составлять до 50%, тогда как обучение обеспечивает получение сходных результатов. При оценке здоровья среды по величине флуктуирующей асимметрии необходимо соблюдать методические требования к сбору и обработке материала, несоблюдение которых может вызывать затруднения в интерпретации результатов.

**Ключевые слова:** флуктуирующая асимметрия, стабильность развития, береза повислая, *Betula pendula*, качество среды, биоиндикация

**DOI:** 10.31857/S1026347023600243, **EDN:** VNJTYU

#### ВВЕДЕНИЕ

Одним из основных морфогенетических критериев гомеостаза развития является показатель флуктуирующей асимметрии (ФА). Известно, что в условиях, близких к оптимальным, уровень ФА минимален, но возрастает при стрессирующем воздействии как среднего, так и генетического характера (Palmer, Strobeck, 1986; Parsons, 1990, 1992). Определение величины показателя ФА лежит в основе морфогенетического подхода в биоиндикации, предложенного В.М. Захаровым (1987). Появление методики определялось требованиями времени: возрастающий антропогенный пресс на природные экосистемы диктовал необходимость разработки универсального биоиндикационного подхода, позволяющего получить сопоставимые результаты при работе с разными видами антропогенного воздействия в разных регионах (Захаров и др., 2000а). Первые публикации результатов использования этого метода появились в 1990-х гг., и первоначально исследования велись почти исключительно коллективом разработчиков методики (Кряжева и др., 1996; Последствия Чернобыльской..., 1996; Захаров и др., 2000б, 2001а, 2001б; Захаров, Чубинишвили, 2001) и небольшого числа исследователей, прошедших стажировку

(Данилов и др., 2001; Константинов, 2001; Турмухаметова, 2002; Стрельцов, 2003; Шадрина и др., 2003), но после опубликования методических рекомендаций по применению данной методики на сайте МПР РФ (Методические рекомендации..., 2003) число работ этого направления с каждым годом растет. Широкое распространение методики во многом объясняется доступностью и кажущейся простотой применения, особенно для древесных растений. Большое число работ посвящено оценке состояния среды городов, зоны воздействия промышленных предприятий, участков с повышенным радиационным фоном или уровнем загрязнения тяжелыми металлами. Наиболее часто в качестве биоиндикатора используется величина флуктуирующей асимметрии листа березы повислой (*Betula pendula* Roth., 1788) (Кряжева и др., 1996; Гелашвили и др., 2007; Солдатова, Шадрина, 2007; Турмухаметова, Шивцова, 2007; Калаев и др., 2011; Звягинцева, 2012; Зеленская и др., 2013; Ерофеева, 2015; Блашинская, Забуга, 2016; Первышина, Коротченко, 2017; Турмухаметова, 2020), но имеются также публикации с использованием других древесных растений (Шадрина и др., 2003; Василевская, Тумарова, 2005; Хузина, 2011; Мелькумов, Волков, 2014; Луговская и др., 2016; Полонский,

Полякова, 2016). Методика хорошо зарекомендовала себя при проведении комплексных исследований: сочетание разных подходов биоиндикации и биотестирования, нескольких видов-биоиндикаторов с использованием одного подхода (Последствия Чернобыльской, 1996; Захаров и др., 2000б; Шадрина и др., 2003; Шадрина, Вольперт, 2014, 2018) или разных тестов одного вида (Кряжева и др., 1996; Чистякова, Кряжева, 2001; Чубинишвили, 2001; Логинов, 2004; Иванов, 2015, Солдатова и др., 2018; Turmukhametova, Shadrina, 2000). Применение ФА позволяет сравнить результаты, полученные в разных регионах и на участках с разной антропогенной нагрузкой (Shadrina *et al.*, 2020; Turmukhametova *et al.*, 2021).

Таким образом, накопился большой массив данных, свидетельствующих о зависимости гомеостаза развития (в данном случае его отражением является показатель ФА) от суммарного стрессирующего воздействия факторов антропогенного и природного генезиса, что говорит в пользу правомерности данного подхода к оценке здоровья среды. Наряду с этим, на настоящий момент накоплен ряд публикаций, авторы которых затрудняются в интерпретации результатов, и, как следствие, приходят к выводу, что методика не пригодна для оценки качества среды (Зорина, Коросов, 2007; Шабалина, Демьяненко, 2011; Рахмангулов и др., 2014; Коротеева и др., 2015). В большинстве случаев авторы не могут объяснить полученные результаты воздействием тех или иных конкретных загрязнителей, в ряде случаев отмечены аномально высокие показатели ФА (Иванов и др., 2015; Блашинская, Забуга, 2016). Для березы повислой (вида наиболее часто используемого для оценки здоровья среды) балльная шкала оценивает ФА около 0.040 как благоприятное состояние, а свыше 0.054 – как критическое (Методические рекомендации..., 2003). В многолетней практике опытными исследователями не отмечено результатов ниже 0.030 и свыше 0.069. Это объяснимо: варьирование показателя не безгранично, и резкие нарушения стабильности развития скорее приводят не к повышению ФА, а к гибели организма. В связи с этим получение экстремальных результатов (менее 0.03 и свыше 0.069), должно служить основанием для проведения сверки и поиска причин получения аномальных значений.

Это свидетельствует о необходимости корректировки и уточнения методических указаний по оценке здоровья среды по величине показателя ФА древесных растений, а также рассмотрения причин возможных ошибок при ее применении. В связи с этим целью нашего исследования была оценка влияния разных субъективных и объективных факторов на показатель ФА древесных растений и анализ причин затруднения интерпретации результатов биоиндикационного исследования.

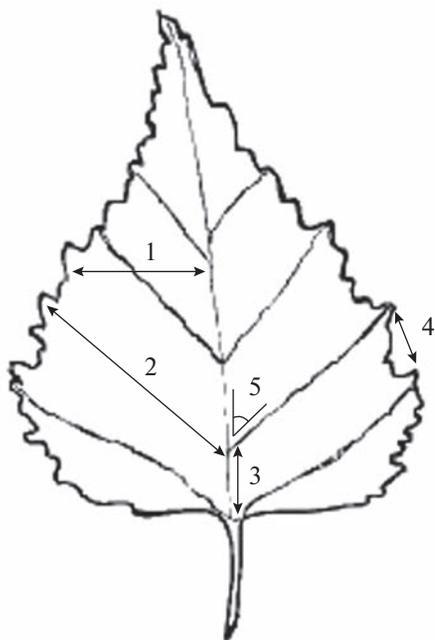
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования по оценке качества среды в природных и антропогенно трансформированных биотопах нами ведутся с 1996 г. В данном исследовании для оценки влияния биотических и абиотических факторов на ФА деревьев проанализировано 12 000 листьев из природных биотопов Восточной Сибири (Якутия). Основной объект исследования – береза повислая *Betula pendula* Roth. Для оценки влияния квалификации исследователя на результаты оценки величины показателя ФА проанализировано 1 800 листьев березы повислой, собранных на территории г. Якутска и в природных биотопах. В каждой точке собирали по 100 листьев (по 10 штук с 10 растений). Сбор материала осуществляли согласно требованиям методики (Захаров и др., 2000а; Методические рекомендации..., 2003), за исключением случаев, когда в целях проверки значимости соблюдения методических требований отбор проб осуществляли с намеренными отклонениями от предлагаемых рекомендаций. При проверке эффективности измерений для каждой выборки промеры проводили разными исследователями в 3-кратной повторности, все пробы были зашифрованы. Промеры выполнялись на сканированных изображениях, линейные промеры с точностью до 0.1 мм и угловые – до 0.1° в программе “Bio” (разработка авторов). При сканировании установлено разрешение 300 dpi. Для оценки влияния способа измерения вручную промеры выполняли при помощи линейки и транспортира (точность 1 мм и 1° соответственно) и штангенциркуля и транспортира (точность 0.1 мм и 1°). Для оценки влияния опыта работы проанализированы результаты исследователей с опытом применения методики (в данном случае свыше 15–20 лет) (квалифицированный исследователь, КИ-20), 2 года (квалифицированный исследователь, КИ-2), а также без опыта использования данной методики (КИ-0). В качестве группы исследователей без опыта работы промеры проводили студенты 3–4 курса биологического отделения Института естественных наук СВФУ. В качестве показателя ФА использовали интегральный показатель, вычисленный по 5 признакам строения и жилкования листовой пластинки (рис. 1).

В качестве показателя, оценивающего ошибку измерения, ввели показатель М:

$$M = \left| \frac{(FA_e - FA_t)}{2(FA_e + FA_t)} \right|,$$

где М – ошибка измерения,  $FA_e$  – показатель ФА, полученный квалифицированным исследователем,  $FA_t$  – показатель ФА, полученный тестируемым исследователем.



**Рис. 1.** Схема морфологических признаков, использованных для оценки ФА березы повислой *Betula pendula* (Методические рекомендации..., 2003). Обозначения: 1 – ширина полулиста; 2 – длина второй от основания листа жилки второго порядка; 3 – расстояние между основаниями первой и второй жилки второго порядка; 4 – расстояние между концами первой и второй жилки второго порядка; 5 – угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

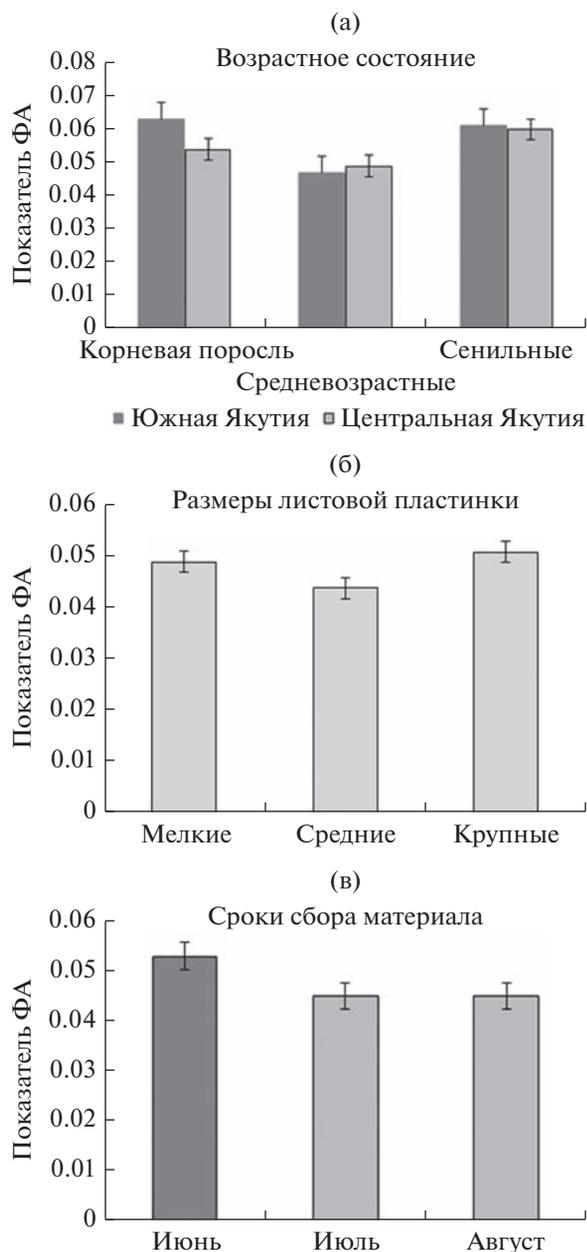
Трудности в интерпретации результатов при применении любой методики могут быть вызваны как объективными, так и субъективными факторами. В случае работы с данной методикой к объективным следует отнести различия в величине показателя ФА деревьев разных возрастных групп, произрастающих в условиях разной затененности, разных размеров листовой пластинки и прочие факторы, не зависящие от исследователя, но которые необходимо учитывать при отборе проб. К субъективным факторам следует отнести все моменты, связанные с навыками исследователя, – соблюдение методики при отборе проб, способ выполнения промеров, воспроизводимость результатов, ориентированность на результат (как положительный, так и отрицательный). Нами проанализированы возможные причины аномалий на всех этапах работы – от отбора проб до их обработки и интерпретации полученных данных.

**Сбор материала.** Этот этап – один из важнейших моментов исследования. При сборе материала для оценки ФА одним из наиболее трудных моментов является поиск сходных экологических

условий и деревьев сходного возраста. Ранее было показано, что биотопические условия играют важную роль даже при оценке природных экосистем (Захаров и др., 2001а; Шадрина, Вольперт, 2014, 2018; Шадрина, Солдатова, 2017). Повышение ФА прослеживается в ряду: разреженные древостой – березняк – смешанный лес. В наших материалах показатель ФА берез, произрастающих на гари, на обедненных почвах на каменистом склоне или в густых насаждениях 0.050–0.053 (Шадрина, Вольперт, 2014) сопоставим с таковым для растений, существующих в условиях высокой автотранспортной нагрузки (Солдатова, Шадрина, 2007). Это демонстрирует универсальность реакции – нарушения стабильности развития в ответ на влияние разных негативных факторов. Естественно, что выбор неблагоприятных биотопов в качестве контрольных может привести к ошибочному заключению о том, что методика слабо отражает антропогенное воздействие, тогда как на деле сравниваются две “неблагополучные” популяции с разными стрессирующими факторами.

Повышение уровня ФА, отражающее дестабилизацию онтогенеза, наблюдается у растений и животных в условиях экологической периферии ареала – при подъеме в горы и вблизи северной границы распространения видов (Wilsey *et al.*, 1998; Захаров и др., 2001а; Hagen *et al.*, 2008; Шадрина, Вольперт, 2014; Shadrina, Volpert, 2016; Шадрина, Солдатова, 2017; Zakharov *et al.*, 2020). Кроме того, даже в центральных районах ареала могут прослеживаться последствия влияния климатических факторов (Shadrina *et al.*, 2020; Turmukhametova *et al.*, 2021), что необходимо учитывать при выборе условного контроля для используемых видов-биоиндикаторов.

Необходимо также учитывать возрастное состояние деревьев. При анализе возрастных различий мы рассматривали 5 возрастных групп – корневая поросль высотой менее 1 м, молодые прегенеративные, средневозрастные, полновозрастные и сенильные деревья. Резкие отклонения величины ФА отмечены только в двух крайних группах, причем для корневой поросли, по-видимому, имеет значение размер листовой пластинки и затенение: более высокие показатели ФА отмечены у корневой поросли с очень крупными листовыми пластинками (рис. 2а). Сенильные деревья характеризовались ФА свыше 0.060, независимо от размеров листьев (Шадрина, Солдатова, 2017). Кроме того, согласно методике, листья следует собирать только после полного завершения формирования листовой пластинки, в условиях Якутии – не ранее начала июля. Для листьев, собранных ранее этого срока, отмечены статистически значимые различия показателя ФА по сравнению с показателем тех же деревьев в середине – конце лета (рис. 2б). Также отмечено, что очень мелкие и очень крупные листовые пластинки характери-



**Рис. 2.** Влияние возрастного состояния (а), размеров листа (б) и сроков сбора материала (в) на величину  $\Phi\text{А}$  березы повислой.

зуются более высоким показателем  $\Phi\text{А}$ , чем листья средних (для данного растения) размеров, собранные с тех же деревьев в те же сроки (рис. 2в). С фактором влияния “затененности – освещенности” связана также необходимость отбора проб по всему периметру кроны.

Ранее был поставлен вопрос о возможном влиянии типа побега на величину показателя  $\Phi\text{А}$  (Кряжева и др., 1996). Отмечалось, что величина показателя  $\Phi\text{А}$  листьев с удлинённых побегов березы повислой выше, чем с укороченных у молодых

генеративных деревьев, у средневозрастных – почти такая же, а у старых генеративных деревьев – даже ниже, при этом величина показателя для укороченного типа побега не зависит от возрастного состояния особи (Турмухаметова, Шивцова, 2007). Отмечалось также, что листьям с удлинённых побегов свойственны значительные флуктуации величины  $\Phi\text{А}$ , в противоположность листьям с укороченных побегов (Кулеш и др., 2014), изменчивость величины  $\Phi\text{А}$  для листьев с удлинённых побегов наиболее ярко выражена у молодых растений (Шадрина, Солдатова, 2017). Таким образом, совокупность данных разных авторов свидетельствует о том, что в целях биоиндикации отбор листьев следует производить с укороченных побегов.

Требование к целостности листовых пластинок объясняется двумя группами факторов: во-первых, при отборе проб исследователь не всегда может оценить, затронуты ли повреждениями участки, необходимые для оценки  $\Phi\text{А}$ , во-вторых, уровень  $\Phi\text{А}$  листа может быть связан с лесопатологическим состоянием, наличием болезней и вредителей (Hagen *et al.*, 2003; Гелашвили и др., 2007; Santos *et al.*, 2013; Шадрина, Солдатова, 2017; Шадрина, Вольперт, 2018; Cuevas-Reyes *et al.*, 2018). Для березы повислой, ивы корзиночной и черемухи отмечена связь показателя  $\Phi\text{А}$  с повреждениями листа вредителями, причем эта закономерность отмечена для разных групп вредителей – грызущих и галлообразующих насекомых и клещей, а также грибковых поражений (Шадрина, Солдатова, 2017; Шадрина, Вольперт, 2018). У березы повислой показатель  $\Phi\text{А}$  при поражении вредителями может возрастать до уровня, сопоставимого с пятым баллом шкалы, свидетельствующем о критическом состоянии растений.

Помимо перечисленных факторов, повышение  $\Phi\text{А}$  может наблюдаться при генетическом стрессе (Захаров, 1987; Wilsey *et al.*, 1998; Захаров и др., 2001а; Hagen *et al.*, 2008; Cuevas-Reyes *et al.*, 2018; Zakharov *et al.*, 2020). Во избежание влияния данного фактора рекомендуется выбирать для анализа только растения несомненной видовой принадлежности (Захаров и др., 2000а).

Таким образом, при сборе материала для оценки здоровья среды по величине  $\Phi\text{А}$  древесных растений необходимо соблюдать целый ряд требований, их несоблюдение может привести к получению трудно интерпретируемых результатов.

**Обработка материала.** Со времени разработки методики оценки здоровья среды (Захаров и др., 2000а; Методические рекомендации..., 2003) усовершенствовались как приборная база, так и программное обеспечение, прогрессировала методика промеров. При этом часть исследователей производит промеры при помощи линейки и транспортира (точность 1 мм и 1° соответственно), часть ис-

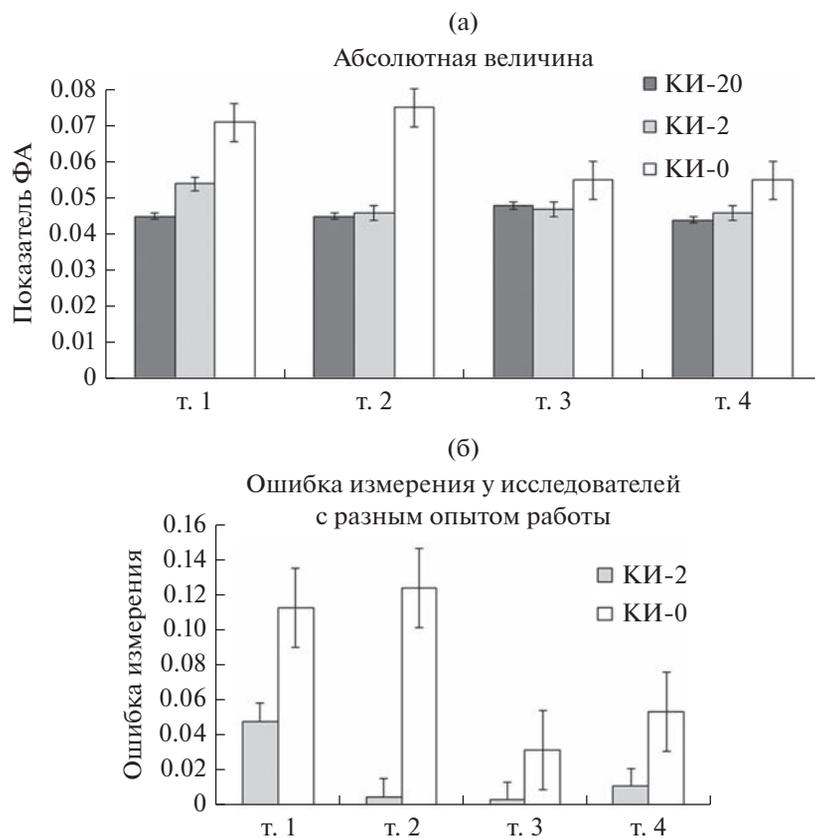


Рис. 3. Величина ФА березы повислой (а) и ошибка измерения (б) у исследователей с разным опытом. Опыт исследований: КИ-20 – 20 лет, КИ-2 – 2 года, КИ-0 – опыт отсутствует.

следователей те же промеры выполняет штангенциркулем и транспортиром (точность 0.1 мм и 1°). Многие исследователи работают со сканированными изображениями с использованием разных программ (“Photoshop” или самостоятельно разработанные, такие как используемые нами “Bio”), точность промеров повышается до 0.1 мм и 0.1°, а увеличение изображений обеспечивает более высокий уровень точности измерения. При этом значение имеет как способ измерения, так и квалификация исследователя.

За период работы по оценке качества среды проведено обучение более 20 молодых исследователей (студентов и аспирантов). Алгоритм обучения включал несколько этапов: 1) освоение методики работы в программе “Bio” и промеры пробы 10 листьев совместно с опытным исследователем; 2) самостоятельное измерение и обсчет результатов пробы 100 листьев независимо начинающим и опытным исследователем; 3) сверка результатов работы; 4) анализ причин расхождения результатов (если таковые имеются); 5) самостоятельное измерение другой пробы. Обучение считалось удовлетворительным при сходстве величины показателя ФА разных операторов с точностью до 0.002 (при ошибке 0.002–0.003).

Группа исследователей без опыта работы промеры – студенты 3–4 курса биологического отделения Института естественных наук СВФУ. Были проанализированы промеры 15 пар студентов, выполненные вручную и в программе “Bio”.

В первом эксперименте замеры листьев березы проводили параллельно и независимо друг от друга три исследователя – два с разным опытом работы (промеряли все четыре пробы) и четыре без опыта (по одному оператору на одну пробу). По результатам опытного исследователя, величина показателя ФА в рассматриваемых точках варьировала в пределах 0.044–0.048 (рис. 3а), для оператора с опытом работы около одного года те же показатели составили 0.046–0.054, тогда как исследователи, впервые оценивавшие ФА, получили результаты от 0.055 до 0.071. При этом статистически значимое расхождение в результатах между операторами с опытом работы наблюдалось лишь для одной пробы из четырех, а промеры для разных групп операторов коррелировали (коэффициент корреляции Пирсона  $r = 0.85$ ,  $p < 0.0001$ ). Различия с результатами операторов без опыта во всех случаях были статистически значимыми (рис. 3б).

Во втором эксперименте в качестве эталона снова были взяты промеры квалифицированного

**Таблица 1.** Влияние опыта исследователя и способа измерения на величину показателя ФА березы повислой (антропогенное воздействие, территория г. Якутска)

Точки	Опыт исследований 20 лет, "Bio"	Опыт отсутствует	
		компьютерная программа "Bio"	штангенциркуль и транспортир
1	0.042 ± 0.0019	0.046 ± 0.0023	0.045 ± 0.0024
2	0.045 ± 0.0018	0.057 ± 0.0030	0.054 ± 0.0029
3	0.048 ± 0.0025	0.054 ± 0.0031	0.072 ± 0.0052
4	0.055 ± 0.0025	0.056 ± 0.0042	0.061 ± 0.0042
5	0.051 ± 0.0023	0.053 ± 0.0033	0.064 ± 0.0023
6	0.053 ± 0.0024	0.057 ± 0.0030	0.066 ± 0.0030
7	0.045 ± 0.0021	0.051 ± 0.0022	0.049 ± 0.0027
8	0.048 ± 0.0024	0.050 ± 0.0023	0.067 ± 0.0050
9	0.051 ± 0.0028	0.073 ± 0.0062	0.065 ± 0.0080
10	0.046 ± 0.0019	—	0.053 ± 0.0022
11	0.048 ± 0.0023	—	0.066 ± 0.0033

исследователя, КИ-20, а исследователям группы КИ-0 было предложено дважды провести промеры листьев – вручную и в программе "Bio". В этом случае КИ-0 работали попарно, совещаясь при выполнении промеров. Значения ФА по оценке КИ-20 составляли от 0.042 до 0.055, тогда как по мнению КИ-0 показатель варьировал в пределах 0.045–0.073 (табл. 1). В целом, во всех случаях показатель ФА у неопытных исследователей был выше, чем у квалифицированного исследователя, но при этом в пяти случаях из девяти при промерах компьютерным способом различия не достигали статистически значимого уровня, в четырех случаях у операторов без опыта работы показатели ФА при замерах вручную и в программе были сходными, и лишь в одном случае вручную получен показатель статистически значимо ниже, чем при работе в программе.

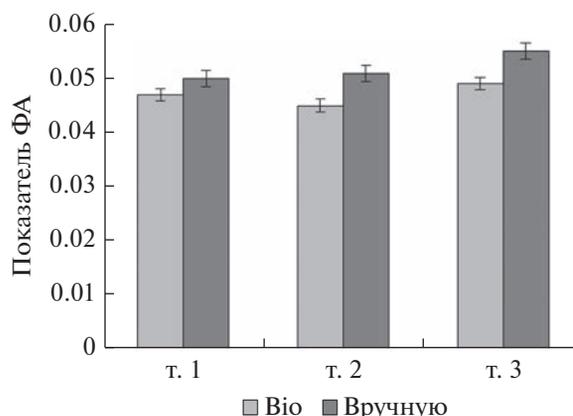
Третья часть эксперимента по оценке влияния способа измерения на результат связана с самоконтролем исследователя в группе КИ-2. Оценка проб проведена в программе "Bio", а затем вручную, с интервалом 3 месяца, пробы в обоих случаях были зашифрованы. Для всех трех выборок результаты промеров вручную были выше, но статистически значимого уровня различия достигали только для точки 2 (рис. 4), а результаты характеризовались высоким уровнем корреляции  $r = 0.85$  ( $p < 0.001$ ). У квалифицированных исследователей промеры вручную дают удовлетворительные результаты, близкие к результатам применения компьютерной программы.

Таким образом, анализ результатов, полученных исследователями с разным опытом работы и разными способами измерения показал, что успешное овладение методикой требует обязательной сверки и анализа ошибок. Исследователь может получить адекватные результаты после 2–4-кратной

проверки (при этом немаловажную роль играют индивидуальные особенности оператора). Так, при освоении методики в программе "Bio" удовлетворительные результаты после первого цикла обучения получены только у одного оператора из двадцати. Результаты измерения вручную неопытным исследователем дают завышение результатов до 50%. Можно предположить, что часть исследований, получивших аномально высокие уровни ФА, связана именно с такого рода ошибкой.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование свидетельствует о том, что наряду с объективными трудностями оценки качества среды по показателю ФА древесных растений существуют субъективные факторы, которые могут повлиять на результат и за-



**Рис. 4.** Результаты измерения ФА березы повислой вручную и в программе Bio исследователем с опытом работы 2 года, самоконтроль.

труднить интерпретацию результатов. Причиной получения некорректных результатов может быть несоблюдение методики сбора материала, а также ошибки при его обработке. При сборе материала для оценки здоровья среды по величине ФА древесных растений необходимо соблюдать целый ряд требований, это:

1) выбирать деревья с четко выраженными видовыми признаками во избежание влияния генетического стресса;

2) листья должны быть собраны с растений, находящихся в сходных экологических условиях (для березы рекомендуется выбирать деревья, растущие на открытых участках, т. к. условия затенения являются стрессовыми для вида);

3) выбирать деревья, достигшие генеративного возрастного состояния, но не сенильные;

4) сбор материала проводить после завершения формирования листьев, из нижней части кроны дерева равномерно по всему периметру;

5) отбирать для анализа листья с укороченных побегов, размер листьев должен быть средним для данного растения, отбирать следует неповрежденные листья (повреждение листа может быть фактором, влияющим на повышение показателя).

Несоблюдение методических требований к сбору материала может привести как к искажению результатов (главным образом, завышению показателя ФА), так и к трудно интерпретируемым результатам (когда в неправильно подобранных контрольных биотопах показатель ФА может быть выше, чем в нарушенных).

При освоении методики и в ходе обработки материала необходимо удостовериться в воспроизводимости результатов. Качество измерения величины показателя ФА зависит, прежде всего, не от способа измерения, а от квалификации оператора. Для исследователей, освоивших методику, результаты замеров вручную и с применением тех или иных компьютерных программ оказываются близкими. Для неквалифицированного исследователя ошибка измерения может достигать 50%, а отклонения в измерениях выше при ручном способе. Таким образом, кажущаяся простота методики может играть негативную роль. Для получения адекватных результатов необходима стажировка в центрах, занимающихся подобными оценками.

В опубликованных ранее методических рекомендациях (Методические рекомендации..., 2003) специально не оговариваются общие положения, которые обычно считаются неотъемлемой частью любого научного исследования. При сборе и обработке материала работа с зашифрованными пробами позволяет избежать вопросов о возможной предвзятости и ориентированности на результат. Необходима четкая регламентация ряда моментов:

1. Правильная постановка задачи. Методика оценки здоровья среды подразумевает возможность оценки суммарного негативного воздействия, которое нарушает гомеостаз развития. Факторы слабой и очень слабой интенсивности могут не повлиять на уровень ФА. Необходимо учитывать для отклонений от нормального развития необходимы пороговые воздействия, т.е. такие, интенсивность которых превышает эволюционно обусловленную норму. Разные факторы могут вызывать сходную реакцию. Если в цели исследований входит выявление влияния какого-либо одного фактора, при постановке задачи необходимо учитывать возможные побочные воздействия других факторов.

2. Выбор пунктов для оценки природного фонового состояния — один из самых ответственных моментов исследования. При выборе точек необходимо, прежде всего, руководствоваться общим состоянием видов-биоиндикаторов, удалением от возможных источников загрязнения. Выбор ранее освоенных территорий (заброшенных пашен, ферм, лесополос, пустырей) нежелателен, т.к. в таких местах возможно наличие негативных последствий предыдущего антропогенного воздействия.

3. Балльная шкала разработана для конкретных видов. Исследование новых видов требует адаптации методики. При этом балльную шкалу необходимо верифицировать для каждого нового вида и, при необходимости, вносить в нее поправки.

**Благодарности и источники финансирования.** Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ЯНЦ СО РАН по проекту “Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование” (код научной темы: FWRS-2021-0023; номер гос. регистрации в ЕГИСУ: 1021061710089-0).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блащинская О.Н., Забуга Г.А.* Исследование флуктуирующей асимметрии листьев березы повислой урботерритории г. Ангарска // Научный альманах. 2016. № 7–2(21). С. 43–46.  
<https://doi.org/10.17117/na.2016.07.02.043>  
<http://ucom.ru/doc/na.2016.07.02.043.pdf>
- Василевская Н.В., Тумарова Ю.М.* Оценка стабильности развития популяций *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения (Мурманская область) // Биогеография Карелии. Труды Карельского НЦ РАН. Петрозаводск. 2005. Вып. 7. С. 21–25.
- Гелашвили Д.Б., Лобанова И.В., Ерофеева Е.А., Наумова М.М.* Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки // Поволжский экологический журн. 2007. № 2. С. 106–115.

- Данилов В.А., Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г. Биоиндикационная оценка воздействия горнодобывающей промышленности на биоценозы бассейна р. Алдан // Наука и образование. Якутск, 2001. № 1. С. 30–34.
- Ерофеева Е.А. Флуктуирующая асимметрия листа *Betula pendula* (Betulaceae) в условиях автотранспортного загрязнения (г. Нижний Новгород) // Растительные ресурсы. 2015. Т. 51. № 3. С. 366–383.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: Методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000а. 68 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов Е.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистякова Е.К. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000б. 320 с.
- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001а. Т. 32. № 6. С. 404–421.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. М.: Центр экологической политики России, 2001. 148 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К. Здоровье среды: методика и практика оценки в Москве. М.: Центр экологической политики России, 2001б. 68 с.
- Звягинцева О.Ю. Оценка качества атмосферного воздуха по величине флуктуирующей асимметрии *Betula pendula* Roth. // Ученые Записки ЗабГГПУ. Серия: Биологические науки. 2012. № 1(42). С. 87–91.
- Зеленская Т.Г., Мандра Ю.А., Степаненко Е.Е., Еременко Р.С. Влияние загрязнения компонентов урбанизированной среды на рост и развитие березы повислой // Вестник АПК Ставрополя. 2013. № 4(12). С. 170–173.
- Зорина А.А., Коросов А.В. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Труды Карельского НЦ РАН. Петрозаводск. 2007. Вып. 11. С. 28–36.
- Иванов В.П., Иванов Ю.В., Марченко С.И., Кузнецов В.В. Использование индексов флуктуирующей асимметрии листа березы повислой для диагностики состояния фитоценозов в условиях техногенного загрязнения // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 3. С. 368–377.  
<https://doi.org/10.7868/S0015330315030082>
- Калаев В.Н., Игнатова И.В., Третьякова В.В., Артюхов В.Г., Савко А.Д. Биоиндикация загрязнения районов г. Воронежа по величине флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой // Вестник ВГУ, Серия: химия. биология. Фармация. 2011. № 2. С. 168–175.
- Константинов Е.Л. Особенности ФА листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula*) как вида биоиндикатора / Автореф. дис. канд. биол. наук (03.00.16). Калуга, 2001. 19 с.
- Коротеева Е.В., Веселкин Д.В., Куянцева Н.Б., Чащина О.Е. В градиенте влияния выбросов Карабашского металлургического комбината изменяется размер, но не флуктуирующая асимметрия листа березы повислой // Докл. РАН. 2015. Т. 460. № 3. С. 364–367.
- Коротченко И.С. Биоиндикация загрязнения районов г. Красноярска по величине флуктуирующей асимметрии листовой пластинки вяза приземистого // Вестник КрасГАУ. 2015. № 11(110). С. 67–72.
- Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения. // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
- Кулеш К.М., Исаева А.С., Приймак П.Г. Особенности распределения индекса флуктуирующей асимметрии листьев брахибластов и ауксисбластов берез // Охрана окружающей среды и здоровья человека в РФ и странах Евросоюза: матер. междунар. научно-практ. конф. Мурманск, 31 октября 2014 г. / ред. кол.: Минченков Е.Е., Федотова Л.В., Яшкина А.А. Мурманск: изд-во МГТУ, 2014. С. 47–52.
- Логинов В.В. Фенотипическая изменчивость и цитогенетические характеристики природных популяций зеленых и бурых лягушек, обитающих на антропогенно-трансформированных и заповедных территориях: Автореф. дис. канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2004. 24 с.
- Луговская Л.А., Межова Л.А., Землякова А.В. Оценка комфортности среды по флуктуирующей асимметрии дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) // Научные Ведомости. Серия Естественные науки. 2016. № 18(239). Выпуск 36. С. 87–94.
- Лукина Ю.М., Василевская Н.В. Влияние промышленных выбросов комбината “Североникель” на стабильность развития популяции *Betula czererpanovii* Oglava // Экологические проблемы промышленных городов: сборник научных тр. 5 Всерос. научно-практ. конференции с междунар. участием. Саратов, 12–14 апреля 2011 г. / под ред. Е.И. Тихомировой. Саратов: изд-во СГТУ. 2011. С. 244–246.
- Мелькумов Г.М., Волков Д.Э. Флуктуирующая асимметрия листовых пластинок клена остролистного (*Acer platanoides* L.) как тест экологического состояния паркоценозов городской зоны // Вестник ВГУ, Серия: География. Геоэкология. 2014. № 3. С. 95–98.
- Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). М.: Мин-во природных ресурсов РФ, гос. служба охраны ООС (Росэкология), 2003. 25 с.
- Первышина Г.Г., Коротченко И.С. Оценка стабильности развития березы повислой, произрастающей вблизи месторождений “Бородинское” и “Итатское” Канско-Ачинского угольного бассейна // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2017. № 9(132). С. 116–121.
- Полонский В.И., Полякова И.С. Флуктуирующая асимметрия листьев: механизм формирования и применение в фитоиндикации // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2016. № 15. С. 506–510.

- Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова. М., 1996. 169 с.
- Рахмангулов Р.С., Ишбирдин А.Р., Салпагарова А.С. Флуктуирующая асимметрия — показатель дестабилизации или поиск путей адаптивного морфогенеза? // Вестник Башкирского университета. 2014. Т. 19. № 3. 831–834.
- Солдатова В.Ю., Шадрина Е.Г., Новгородова Д.Н. Биоиндикационная оценка качества среды административных округов г. Якутска по показателям флуктуирующей асимметрии и качества семян березы повислой *Betula pendula* Roth. // Изв. Саратов. ун-та. нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2018. Т. 18. Вып. 2. С. 216–224.
- Солдатова В.Ю., Шадрина Е.Г. Флуктуирующая асимметрия березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) как показатель качества городской среды // Проблемы региональной экологии. 2007. № 5. С. 70–74.
- Стрельцов А.Б. Региональная система биологического мониторинга. Калуга: изд-во Калужского ЦНТИ, 2003. 158 с.
- Турмухаметова Н.В. Асимметрия листа *Betula pendula* Roth. и *Fragaria vesca* L. как показатель здоровья среды // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов VIII Молодежной научной конференции. 18–20 апреля 2001 г., Сыктывкар, Республика Коми, Россия / Российская академия наук, Уральское отделение, Коми научный центр, Институт биологии; редколлегия: Т.К. Голышко [и др.]. Сыктывкар, 2002. С. 306–309.
- Турмухаметова Н.В., Шивцова И.В. Морфологический подход к оценке состояния среды по асимметрии листа *Betula pendula* Roth. и *Fragaria vesca* L. // Лесной вестник. 2007. № 5. С. 140–143.
- Турмухаметова Н.В. Оценка состояния среды Йошкар-Олы по морфометрическим показателям *Betula pendula* Roth. // Изв. РАН. Сер. Биол. 2020. № 2. С. 197–204.  
<https://doi.org/10.31857/S0002332920020095>
- Хузина Г.Р. Характеристика флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков листа липы мелколистной (*Tilia cordata* L.) // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2011. № 3. С. 47–52.
- Черных Е.П., Первышина Г.Г., Тоголева О.В. Экологическая оценка влияния автотранспорта на флуктуирующую асимметрию листьев черемухи обыкновенной (*Padus avium* Mill.) // Вестник КрасГАУ. 2013. № 12. С. 137–141.
- Чистякова Е.К., Кряжева Н.Г. Возможность использования показателей стабильности развития и фотосинтетической активности для исследования состояний природных популяций растений на примере березы повислой // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 6. С. 422–427.
- Чубинишвили А.Т. Оценка стабильности развития и цитогенетического гомеостаза в популяциях европейских зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в естественных и антропогенных условиях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 434–439.
- Шабалина О.М., Демьяненко Т.Н. Оценка влияния загрязнения среды и почвенных факторов на показатели флуктуирующей асимметрии листа березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в г. Красноярске // Вестник КрасГАУ. 2011. № 12. С. 134–139.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Данилов В.А., Шадрин Д.Я. Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера (морфогенетический подход). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2003. 110 с.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л. Нарушения стабильности развития организма как результат пессимизации среды при техногенной трансформации природных ландшафтов // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 151–161.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л. Опыт применения показателей флуктуирующей асимметрии растений и животных для оценки качества среды в наземных экосистемах: результаты 20-летних исследований природных и антропогенно трансформированных территорий // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 1. С. 27–40.  
<https://doi.org/10.7868/S0475145018010044>
- Шадрина Е.Г., Солдатова В.Ю. Влияние биотических и абиотических факторов на проявления флуктуирующей асимметрии в популяциях древесных растений (на примере Якутии) // Проблемы популяционной биологии: матер. XII Всерос. популяц. семинара памяти Н.В. Глотова, 11–14 апреля 2017 г., г. Йошкар-Ола. Йошкар-Ола, 2017. С. 260–262.
- Cuevas-Reyes P., Canché-Delgado A., Maldonado-López Yu., Fernandes G.W., Oyama K., González-Rodríguez A. Patterns of herbivory and leaf morphology in two Mexican hybrid oak complexes: Importance of fluctuating asymmetry as indicator of environmental stress in hybrid plants // Ecological Indicators. 2018. V. 90. P. 164–170.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.009>
- Hagen S.B., Ims R.A., Yoccoz N.G., Sørlibraten O. Fluctuating asymmetry as an indicator of elevation stress and distribution limits in mountain birch (*Betula pubescens*) // Plant Ecol. 2008. V. 195(2). P. 157–163.  
<https://doi.org/10.1007/s11258-007-9312-y>
- Hagen S.B., Folstad I., Jakobsen S.W. Autumn colouration and herbivore resistance in mountain birch (*Betula pubescens*) // Ecology Letters. 2003. V. 6. P. 807–811.  
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00496.x>
- Palmer R.A., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: A measurement, analysis, patterns // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 391–421.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: A biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V. 68. P. 361–364.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: An epigenetic measure of stress // Biol. Rev. 1990. V. 65. P. 131–145.
- Santos J.C., Alves-Silva E., Cornelissen T.G., Fernandes G.W. The effect of fluctuating asymmetry and leaf nutrients on gall abundance and survivorship // Basic and Applied Ecology. 2013. V. 14. P. 489–495.  
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.06.005>
- Shadrina E., Volpert Ya. Fluctuating Asymmetry of Cranio-logical Features of Small Mammals as a Reflection of Heterogeneity of Natural Populations // Symmetry.

2016. 8. 142.  
<https://doi.org/10.3390/sym8120142>
- Shadrina E., Turmukhametova N., Soldatova V., Vol'pert Ya., Korotchenko I., Pervyshina G.* Fluctuating Asymmetry in Morphological Characteristics of *Betula Pendula* Roth Leaf under Conditions of Urban Ecosystems: Evaluation of the Multi-Factor Negative Impact // *Symmetry*. 2020. V. 12. P. 1317.  
<https://doi.org/10.3390/sym12081317>
- Turmukhametova N., Shadrina E.* Changes in the Fluctuating Asymmetry of the Leaf and Reproductive Capacity of *Betula pendula* Roth Reflect Pessimization of Anthropogenically Transformed Environment // *Symmetry*. 2020. V. 12(12). P. 1–18.  
<https://doi.org/10.3390/sym12121970>
- Turmukhametova N.V., Shadrina E.G., Soldatova V.Yu., Ivantsova E.N.* Fluctuating asymmetry of the lamina of *Betula pendula* Roth in the context of different cities and industrial load // *AGRITech-V-2021 IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2021. V. 839. P. 052011.  
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/839/5/052011>
- Wilsey B.J., Haukioja E., Koricheva J., Sulkinoja M.* Leaf fluctuating asymmetry increases with Hybridization and elevation in tree-line birches // *Ecology*. V. 79(6). 1998. P. 2092–2099.
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E.* Fluctuating Asymmetry, Developmental Noise and Developmental Stability: Future Prospects for the Population Developmental Biology Approach // *Symmetry*. 2020. V. 12. P. 1376.  
<https://doi.org/10.3390/sym12081376>

## Assessment of the Health of the Environment by the Value of Fluctuating Asymmetry of Woody Plants: Analysis of Possible Causes of the Distortion of the Results

E. G. Shadrina<sup>1, #</sup> and V. Yu. Soldatova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch Russian Academy of Sciences, pr. Lenina, 41, Yakutsk, 677980 Russia*

<sup>2</sup> *North-Eastern Federal University, Belinskogo, 58, Yakutsk, 677000 Russia*

<sup>#</sup> *e-mail: e-shadrina@yandex.ru*

The reasons for distortion of the results of assessment of fluctuating asymmetry of woody plants are examined by the example of the silver birch *Betula pendula* Roth. The results of fluctuating asymmetry assessment by researchers with different skill levels in using this method are presented; it is shown that for researchers without any experience in using the method it is typical to overestimate the results to 50%, while training provides similar results. When assessing environmental health by the magnitude of fluctuating asymmetry, it is necessary to comply with the method requirements for material collection and processing; non-compliance can lead to problems with the interpretation of the results.

**Keywords:** fluctuating asymmetry, development stability, silver birch, *Betula pendula*, environmental quality, bioindication

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 57.011,574.1

### ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ОГРАНИЧЕНИЯ САМООРГАНИЗАЦИИ НА ПРИМЕРАХ ВЫСОКО- И СЛАБОИНТЕГРИРОВАННЫХ ОЧЕНЬ СЛОЖНЫХ СИСТЕМ (ЭЛЕМЕНТЫ СКЕЛЕТА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПАЛЕОКОМПЛЕКСЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ): ОТ ЭМПИРИКИ К ТЕОРИИ

© 2023 г. А. Ю. Пузаченко®

Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

®E-mail: [puzak@igras.ru](mailto:puzak@igras.ru)

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Высокое разнообразие является характерным атрибутом любых материальных феноменов и процессов с участием живого вещества, т.е. очень сложных систем. Проверяли наличие фундаментальных ограничений разнообразия и самоорганизации на примере скелета млекопитающих четырех отрядов, относящихся к 41 виду. Исследованы свойства более 4700 многомерных описательных моделей. Для каждой модели был вычислен индекс самоорганизации  $R$  ( $0 \leq R \leq 1$ ), диапазон изменчивости которого был ограничен в основном интервалом  $\sim 0.10-0.31$ . Для обоснования эмпирических данных использовали представления об абстрактном регуляторе Эшби и теорему Шеннона-Хартли. Был сделан вывод о существенных ограничениях качества регуляции разнообразия и возможного уровня самоорганизации очень сложных систем в стационарных состояниях.

*Ключевые слова:* очень сложная система, энтропия, регулятор Эшби, теорема Шеннона-Хартли, морфологическое разнообразие, млекопитающие, скелет, индекс самоорганизации

DOI: 10.31857/S1026347023600176, EDN: VGLMOV

#### ВВЕДЕНИЕ

Современные научные представления о живой материи обычно не рассматривают ее как одну из форм стандартной материи. Наряду с этим нельзя отрицать эмпирического факта эволюционной преемственности и непрерывной связности между неживым и живым веществом (Вернадский, 1978). Следствием этой преемственности является распространение эволюционных ограничений “неживой” формы стандартной материи на ее “живую” форму.

Детерминистская идея нового времени (XVI–XIX вв.) о том, что знание “законов природы” дает возможность делать точный прогноз эволюции материальных систем, уже на рубеже XIX–XX вв. оказалась неверной (“кризис в физике” (Майнцер 2009; Гершунин, Алов, 2019). Экстремальная сложность структуры и функционирования живой материи в полной мере ощущается биологами и в меньшей степени физиками. Во второй половине XX-го в. физики (Э. Шредингер) и затем кибернетики (У.Р. Эшби, Х. Ферстер, Л. фон Бергаланфи) предлагали “глобальные” решения проблемы эволюции жизни и человеческого сознания (Вег-

talanffy, 1962). Однако, показательно, что С. Хокинг (Hawking, 2002) в курсе лекций “Теория всего. Происхождение и судьба Вселенной” не включил в него проблему эволюции жизни. В отличие от теоретических построений XIX в. и первой половины XX в., современные биологические теории должны основываться на обширных эмпирических данных. Движение научной мысли от моделей (теории) к реальным объектам, должно быть дополнено явным обратным движением от объектов к моделям. Это положение, на наш взгляд, имеет принципиальное значение для познания именно очень сложных систем (ОСС).

Мы предложили (Пузаченко, 2016) набор аксиом, создающих основу непротиворечивого включения эволюции живой материи в контекст эволюции стандартной материи, сопровождающуюся *общим увеличением сложности организации — от элементарных частиц до биологических и социальных систем, преемственностью фундаментальных ограничений*, которая обеспечивается “памятью” *sensu lato*.

Феномены, процессы, явлений и т.п., в которых принимает участие живая форма материи,

целесообразно выделить в специфический класс материальных систем – “очень сложные системы” (ОСС). Выделение ОСС из более широкого класса сложных систем объективно обусловлено особыми свойствами живой материи (Beer, 1959; Nicolis, 1986; Cilliers, 1998; Heylighen, 1999; Di Marzo Serugendo *et al.*, 2004; Holden, 2005; Green *et al.*, 2008; Ladyman *et al.*, 2013; Bohórquez Arévalo, Espinosa, 2015; Ma’ayan, 2017; Gershenson *et al.*, 2021).

Основным предметом данного исследования является феномен биологического разнообразия. Объекты исследования представлены элементами скелета млекопитающих, в первую очередь, черепом (Пузаченко, 2013, 2016). Цель исследования состоит в описании количественных закономерностей в реализации разнообразия размеров и формы элементов скелета, инвариантных по отношению частным формам изменчивости (онтогенетическая, групповые формы изменчивости, внутривидовая, географическая, межвидовая, филогенетическая). В контексте исследования предпринята попытка дать теоретическое обоснование некоторым эмпирическим закономерностям.

Развиваемая нами методология исследования базируется, с одной стороны, на использовании многомерного анализа (методы снижения размерности пространства описательных переменных), а с другой – на использовании аппарата теории информации, включая теорию передачи сигналов, и идей, сформулированных в рамках кибернетики (Пузаченко, 2000, 2001, 2011, 2013, 2016, 2020; Ashby, 1956, 1958; Conant, Ashby, 1970; Haken, 2006; Puzachenko, Markova, 2011; Abramov, Puzachenko, 2012; Puzachenko, Korablev, 2014). Для количественной характеристики структуры многомерной описательной модели используются информационные макропараметры, а именно информационная энтропия и ее производные (Пузаченко Ю., 1982, 1992, 2009; Shannon, 1948, 1949; Shannon, Weaver, 1949; Wiener, 1961; Brillouin, 1962; Atlan, 1977; Schrödinger, 2012; Schneider, 2000; McCowan *et al.*, 2002; Collier, 2008; Puzachenko J., 2008; Tkačik, Bialek, 2016). В кибернетике разнообразие прямо соотносится с энтропией-информацией в теории информации (Conant, Ashby, 1970). Представление о “регуляторе”, как о специализированной подсистеме, в общем случае неизвестной природы, контролирующей и поддерживающей гомеостаз (стационарное состояние) системы – одно из абстрактных ключевых понятий кибернетики (Ashby, 1947, 1956, 1958, 1962). Регулятор в смысле У.Р. Эшби, представляет собой абстрактный преобразователь информации от окружающей среды к системе, влияющий, в конечном итоге, на выбор системой того или иного состояния (Conant, Ashby, 1970). Доказывается, что способность регулятора Эшби осуществлять функцию подавления шума возможна только за счет его внутреннего

разнообразия (энтропии, сложности организации) и ограничена его пропускной способностью (Shannon, 1949), как если бы он представлял собой информационный канал (Ashby, 1958)

Интерпретация координат описательных моделей ОСС, как информационных каналов, косвенно характеризующих работу регулятора Эшби, предоставляет возможность рассмотреть последовательность потока информации от “среды” к ОСС и далее к “наблюдателю” (рис. 1а). Безотносительно к конкретной природе сигнала  $S$ , он может содержать “шум” ( $D$ ), возмущения, искажающие его семантику. Регулятор декодирует информационный поток среды и формирует свой информационный (корректирующий) канал  $R$ , через который осуществляет коррекцию основного сигнала  $S$ . Количество “шума”, которое можно изъять из  $S$ , ограничено энтропией, которая может быть передана по каналу  $R$ :  $H(R) \geq H(S)$  (рис. 1а). Сигнал  $Z$ , скорректированный регулятором – это то, что прямо или косвенно может измерить исследователь в качестве признака/переменной системы. Наблюдатель имеет данные только об энтропии описательной модели ОСС ( $H(M)$ ). Поэтому косвенная оценка разнообразия регулятора Эшби –  $H(R) \geq -H(M) + H(D)$ .

Закон о пропускной способности (*channel capacity*) формулируется в форме теоремы Шеннона–Хартли (Shannon–Hartley theorem) (Shannon, 1949). Пропускная способность ( $C$ ) прямо пропорциональна ширине полосы частот ( $W$ ) передачи сигналов и логарифму отношения мощности сигнала ( $P$ ) к мощности шума ( $N$ ),  $C = W \lg_2(1 + P/N)$  (рис. 1б). По мере расширения полосы частот пропускная способность быстро растет до тех пор, пока суммарная мощность шума не становится близкой к мощности самого сигнала ( $W/w_0 = 1$ ). График  $C$  асимптотически стремится к величине  $w_0 \log_2 e \approx 1.443 w_0$ , бит/с.

Понятие “самоорганизующаяся система” было предложено У.Р. Эшби в 1947 г. (Ashby, 1947) для детерминированных (замкнутых) систем и развито им в работе 1962 г. (Ashby, 1962). Однако, по Х. Ферстеру (Foerster, 1960), система в процессе самоорганизации должна потреблять энергию и порядок (информацию) из окружающей среды, т.е. должна быть открытой в механическом и термодинамическом смыслах. Способность к самоорганизации не является исключительным атрибутом живого вещества и широко распространена в неживой природе (Haken, 2006). Самоорганизация не ограничена только ростом внутреннего порядка в системах. Равноправной компонентой самоорганизации выступает упрощение организации. Снижение внутреннего порядка и его увеличение может происходить одновременно на разных иерархических уровнях системы, или циклически в пределах одного уровня иерархии.

В данной публикации мы приводим результаты проверки гипотезы о наличии фундаментальных ограничений разнообразия размеров и формы морфологических структур – черепа и элементов посткраниального скелета млекопитающих, которые рассматриваются в качестве примеров ОСС. Элементы теории, объясняющей эмпирические наблюдения, мы находим в традиционной теории информации (теории передачи сигналов) и кибернетике. Элементы посткраниального скелета представляют собой более простые морфологические структуры, по сравнению с черепом. Это позволило оценить эффективность регуляции морфологического разнообразия для элементов скелета с разным уровнем сложности структурно-функциональной организации.

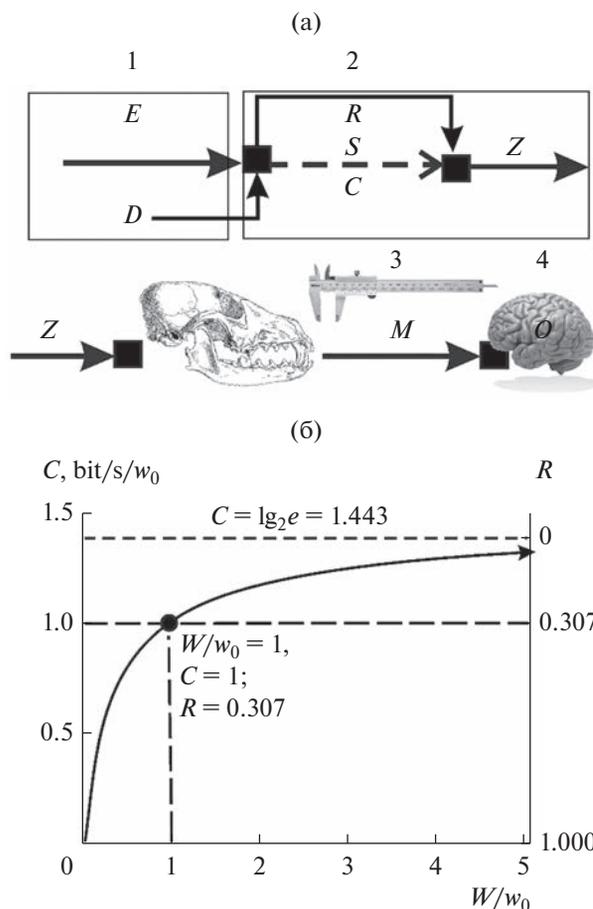
Мы также сравниваем полученный результат с аналогичным результатом для сложных надорганизменных систем – сообществах млекопитающих. Последние по сравнению с элементами скелета рассматриваются как пример слабо интегрированных систем.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал данного исследования включал 7091 череп представителей четырех отрядов (Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla и Rodentia: *Equus ferus*, *E. f. przewalsskii*, *Coelodonta antiquitatis*, *Alces alces*, *A. americanus* (*A. a. pfizenmayeri*), *Bison bonasus* (*B. b. bonasus*, *B. b. caucasus*), *B. priscus*, *Capra sibirica* (*C. s. sibirica*, *C. s. alaiana*), *C. caucasica*, *C. cylindricornis*, *C. aegagrus*, *Ursus spelaeus* (*U. s. spelaeus*), *U. kanivetz=ingressus*, *U. arctos* (*U. a. arctos*, *U. a. yesonensis*, *U. a. collaris*, *U. a. piscator*), *Felis margarita* (*F. m. thinobia*, *F. m. scheffeli*), *F. silvestris* (*F. silvestris*), *F. lybica*, *F. catus*, *Meles meles* (*M. m. meles*, *M. m. taxus*, *M. m. milleri*), *M. leucurus*, *M. canescens*, *Martes martes*, *Lutra lutra*, *Mustela lutreola*, *M. eversmanii*, *M. erminea*, *M. sibirica* (*M. s. sibirica*, *M. s. manchurica*), *M. altaica*, *Vormela peregusna* (*V. p. peregusna*, *V. p. koshewnikowi*), *Vulpes lagopus* (*V. l. lagopus*, *V. l. semenovi*, *V. l. beringianus*), *Canis lupus* (*C. l. lupus*), *Castor fiber*, *Spermophilus erythrogenys*, *Sp. fulvus*, *Sp. major*, *Sp. pallidicauda*, *Sp. ralli*, *Sp. relictus*, *Spalax microphthalmus*, *Cricetulus migratorius*.

Метакарпалии, метатарзалии, талус, фаланги пясти (всего 4080 костей) принадлежали пещерным медведям (*Ursus deningeri*, *U. spelaeus*, *Ursus kanivetz=ingressus*, *U. kudarensis*), кабаллоидным лошадям (плейстоценовые *Equus ferus* и современные *E. f. przewalsskii*) и представителям отряда Chiroptera семейства Rhinolophidae (кости пясти).

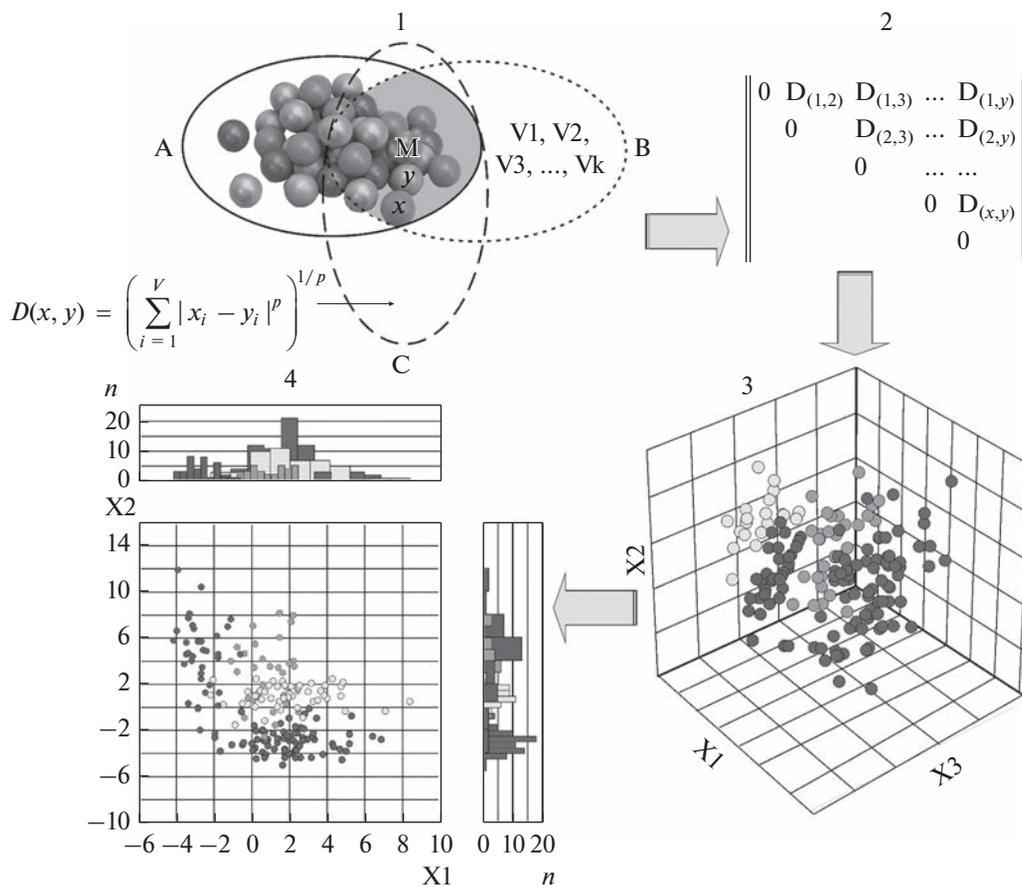
Системы промеров и их число для разных таксонов были различны. Во всех случаях использованы общепринятые стандартные измерения, характеризующие общие размеры черепа и элементов посткраниального скелета. Ранее (Пузаченко,



**Рис. 1.** Схема передачи информации между средой, ОСС и гипотетическим наблюдателем (а) и график, иллюстрирующий предел пропускной способности информационного канала в соответствии с законом Шеннона–Хартли (б). (а) 1 – “окружающая среда”, 2 – ОСС, 3 – система измерений, 4 – наблюдатель; E – энергия, информация, порядок/беспорядок, D – возмущения среды, “шум”, искажающей сигнал S (нескорректированный сигнал), поступающий в ОСС, C – основной информационный канал ОСС, R – корректирующий информационный канал регулятора Эшби, Z – скорректированный сигнал, M – информация в системе измерений скорректированного сигнала, O – информация регулятора наблюдателя. (б)  $C/w_0 = (W/w_0) \lg_2 [1 + (w_0/W)]$  пропускная способность (C/w0) информационного канала, W – полоса частот, w0 – частота сигнала, при которой его мощность P равна удельной мощности шума (N0) на единицу измерения частоты сигнала (w0 = P/N0), R – мера организованности ОСС.

2013) было показано, что число измерений не оказывает влияния на значения параметров разнообразия.

**Понятия о морфосистеме и морфопространстве.** По определению Дж. Симпсона (Simpson, 1944), морфологическая изменчивость организмов, как совокупность различных биологических процессов, связана с мерой различия между особями на уровне популяций и, следовательно, выступает



**Рис. 2.** Алгоритм построения описательной модели ОСС (морфопространства); 1 – выделение морфосистемы (M), как пересечения множеств элементов (а), переменных (б) и метрик (в); 2 – матрица различий/сходства (dissimilarity/similarity) между всеми парами элементов  $x$  и  $y$  морфосистемы M; 3 – пример трех-мерной описательной модели ОСС (морфопространства) с координатами  $X_1, X_2, X_3$ , полученной одним из методов снижения размерности данных (*dimensionality reduction model*); 4 – распределения координат элементов морфосистемы M относительно координат описательной модели (показана проекция морфопространства на координаты  $X_1$  и  $X_2$ ).

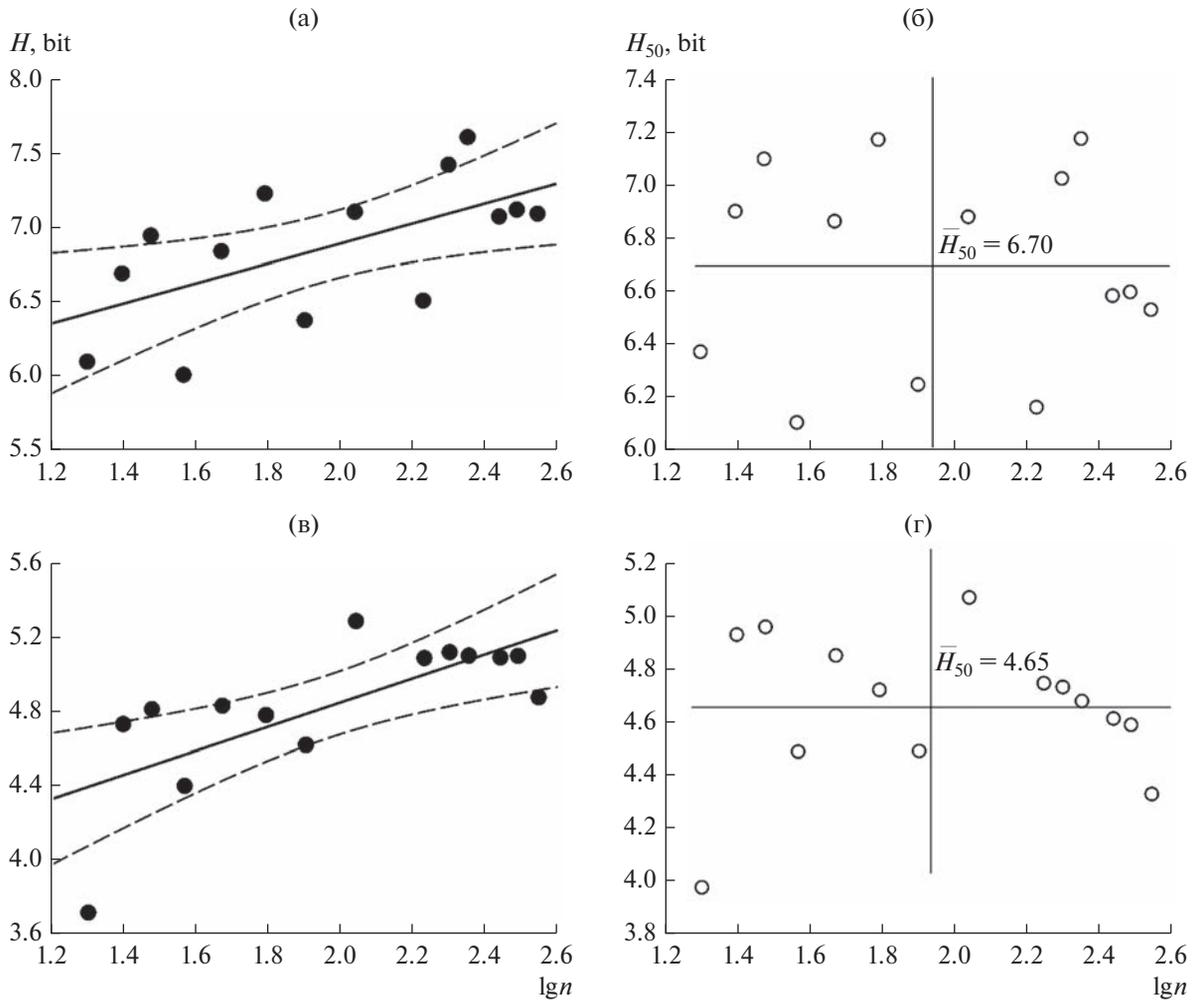
как статистическая характеристика выборки (в пределах генеральной совокупности), а не отдельной особи (Яблоков, 1966). Особь (организм) принимается в качестве наименьшей “неделимой единицы” – элемента. Свойства элемента могут быть охарактеризованы путем измерений обычно ограниченного набора признаков (переменных).

Определим формальный объект исследования – морфологическую систему, как пересечение множества (статистического ансамбля) элементов, множества всевозможных переменных, и множества метрик, позволяющих оценивать различия между элементами (рис. 2). Отношения сходства/различия между всеми парами элементов морфосистемы записываются в форме квадратной матрицы значений метрики (рис. 2). Изменчивость размеров элементов адекватно воспроизводится евклидовой дистанцией. Разнообразие пропорций (формы), хорошо воспроизводится ранговой метрикой  $\tau_b$  Кендалла (Kendall, 1975; Пузаченко, 2016). Под морфологическим пространством или

морфопространством мы понимаем многомерную описательную модель разнообразия элементов морфосистемы. Таким образом, наше определение морфопространства отличается от его трактовок, предложенных ранее (Foot, 1990, 1997; Raup, 1966; McGhee, 1991, 2007; Pavlinov, 2011). Морфопространство получали путем обработки матриц сходства/различия неметрическим многомерным шкалированием, NMDS (Shepard, 1962; Davison, Jones, 1983).

Оптимальная размерность ( $d$ ) морфопространства (= количество осей NMDS) оценивается с использованием меры качества модели NMDS – стресс Крускала I (Kruskal, 1964; Куприянова и др., 2003; Abramov *et al.*, 2009; Abramov, Puzachenko, 2012; Puzachenko *et al.*, 2017).

**Параметры морфопространства.** Структура морфопространства задана распределением точек, соответствующих элементам морфосистемы. Естественным параметром этого распределения является энтропия,  $H$  (Куприянова и др., 2003;



**Рис. 3.** Некалиброванные величины энтропии ( $H$ ) морфопространства размеров (а) и формы черепа (в) речной выдры (*Lutra lutra*) демонстрируют линейную зависимость  $H$  от логарифма числа элементов в морфосистеме, описываемую следующими уравнениями регрессии:  $5.6 + 0.67 \lg n$  ( $r = 0.61, p = 0.02$ ) и  $3.6 + 0.65 \lg n$  ( $r = 0.71, p = 0.005$ ), соответственно (пунктирные линии ограничивают 95% доверительный интервал для линии регрессии); б, г – калиброванные энтропии  $H_{50}$  и  $\bar{H}_{50}$  после вычитания линейного тренда для тех же морфопространств размеров и формы черепа соответственно.

Пузаченко, 2003; Пузаченко, 2011). В общем случае,  $H$  и другие информационные параметры зависят от объема выборки ( $n$ ) (Foerster, 1960) (рис. 3а, 3в). Для получения сравнимых величин энтропии необходима их калибровка. Для получения зависимости  $H$  от  $\lg n$  (мы используем десятичный логарифм) получали несколько значений  $H$  для описательных моделей морфосистем с разным числом элементов (минимальный объем  $\sim 25$  элементов) при фиксированном значении  $d$ . Калиброванное значение  $H$  получается путем вычитания регрессии из исходных данных с последующим восстановлением масштаба для фиксированного  $n_{\text{const}}$ :  $H_{\text{cal}} = [H_n - (a + b \lg n)] + (a + b \lg n_{\text{const}})$ , где  $n_{\text{const}} = 50$  (рис. 3б, 3г). Таким образом,  $H_{50}$  соответствует энтропии для морфопространства морфосистемы из 50 “случайно отобранных” элементов.

Число 50 выбрано потому, что, согласно расчетам для случайной нормально распределенной переменной, прирост энтропии составляет всего  $\sim 3.5\%$  при увеличении  $n$  от 40 до 100. Число 50 близко к модальному значению  $n$  в исследованных музейных коллекциях, причем более 45% выборок попадают в интервал 30–40 экземпляров и более 70% – 30–80 экземпляров (Пузаченко, 2013).

Важнейшим параметром пространства описательной модели является  $R$  – “избыточность сообщения” (*redundancy*) (Shanon, 1948) или мера самоорганизации/внутренней упорядоченности системы (Foerster, 1960):  $R = 1 - H/H_{\text{max}} = 1 - \left[ \left( -\sum_1^d \sum_{i=1}^k p_i \lg_2 p_i \right) / (-d \lg_2 n) \right]$ , где,  $H_{\text{max}}$  – максимальная энтропия.  $R$  изменяется от 0 (максимальный “беспорядок”) до 1 (идеальный “по-

рядок”). В случае, когда  $R = 0$  система находится в состоянии максимального внутреннего разнообразия (все ее возможные состояния, сохраняющие систему как таковую, реализуются с некоторой ненулевой и примерно равной вероятностью), а при  $R = 1$  — разнообразие минимально, реализуется только одно единственное состояние. Значения  $R_{50}$  получали способом, описанным выше для энтропии. Пропускная способность регулятора Эшби может быть записана как линейная функция меры организованности  $R$ :  $C = (1 - R) \lg_2 e$ . Величина  $R$  в точке перегиба графика ( $W/w_0 = 1$ ,  $C/w_0 = 1$ , рис. 1б) равна:  $R = 1 - H/H_{\max} = 1 - 1/\log_2 e \approx 1 - 0.693 = 0.307$ .

Эффективность корректирующего канала ( $\epsilon_R$ , %) регулятора прямо пропорциональна его пропускной способности и обратно пропорциональна отношению мощностей сигнала и шума:  $\epsilon_R = C/(P/N) = \left[ (\ln(2^{(H_{50}/d)} + 1)) / (2^{(H_{50}/d)} - 1) \right] \times 100$ , где  $\epsilon_R$  — “энергетическая эффективность”, вычисляется по аналогии с коэффициентом использования канала связи по его мощности (Васильев и др., 2008). Чем больше  $\epsilon_R$ , тем ниже измеренное разнообразие морфосистемы и тем выше гипотетическое разнообразие регулятора Эшби.

Для этой работы мы измерили следующие параметры:  $d$ ,  $H_{50}$ ,  $H_{50}/d$ ,  $R_{50}$ ,  $\epsilon_R$ ) для 3512 морфопространств размеров и формы черепа и 1200 морфопространств размеров и формы посткраниальных элементов у половозрелых особей. Кроме этого, исследовано 290 моделей для черепов неполовозрелых животных.

Для сравнения мы использовали определенные ранее значения  $R$  моделей комплексов млекопитающих второй половины позднего плейстоцена (MIS3 — MIS2), первой половины голоцена (MIS1) Европы (Puzachenko, 2019) и некоторых горных регионов Евразии в позднем плейстоцене и голоцене (MIS5 — MIS1) (Puzachenko, Markova, 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Параметры разнообразия морфосистемы черепа и элементов посткраниального скелета.** Размерность описательных моделей морфосистем размеров и формы черепа варьирует от 1 до 9, размеров и формы элементов посткраниального скелета от — 1 до 6. Большинство моделей для черепа самцов и самок имеют 2–4 координаты, а для элементов посткраниального скелета — 2 координаты. В случаях, когда самцы и самки объединяются в одну морфосистему, размерность морфопространства может, как снижаться, так и возрастать при увеличении полового диморфизма. Влияние полового диморфизма на  $d$  описательных моделей выражено сильнее для черепа, чем для костей посткраниального скелета.

Параметр  $H_{50}$  линейно зависит от размерности морфопространства. Это означает, что в среднем существует норма прироста энтропии морфопространства при росте размерности на 1. Эта норма задается параметром  $H_{50}/d$  (табл. 1). Для морфопространства размеров черепа медиана  $H_{50}/d$  равна 2.18–2.19 bit/элемент, а для морфопространства формы черепа — 2.38–2.39 bit/элемент. Здесь и далее, мы используем медиану, в качестве оценок параметров, поскольку в большинстве случаев их распределения не соответствуют гипотезе о нормальности.

Для черепа, медианы параметра  $R_{50}$  одинаковы для самцов и самок и равны 0.19 и 0.12 соответственно. Тот же параметр в моделях разнообразия посткраниального скелета был несколько выше — 0.22 (0.27) и 0.13 (0.14) соответственно. В среднем регуляция разнообразия размеров черепа заметно выше, чем разнообразия его формы. В свою очередь, по сравнению с черепом, элементы посткраниального скелета демонстрируют более высокую точность регуляции, как размеров, так и формы.

Изменчивость  $R_{50}$  не одинакова у представителей разных отрядов и семейств млекопитающих (рис. 4). В среднем, на уровне отрядов, Rodentia характеризуется наибольшими ограничениями на разнообразие размеров черепа, а Artiodactyla — наименьшими ограничениями. Различий между отрядами по величине  $R_{50}$  для формы черепа не обнаружено. На уровне семейств максимальные ограничения разнообразия размеров черепа отмечены у Castoridae (*Castor fiber*) и Sciuridae (*Spermophilus* sp.). Относительно высокие значения параметра обнаружены у Ursidae и Spalacidae (*Spalax microphthalmos*). У Ursidae и Cricetidae (*Cricetulus migratorius*) отмечен относительно высокий уровень ограничений разнообразия формы черепа.

Чем выше  $R_{50}$ , тем ниже разнообразие откорректированного сигнала  $Z$  (рис. 1) и тем выше потенциальное разнообразие и пропускная способность гипотетического регулятора Эшби. Все медианы  $R_{50}$  лежат выше критического значения  $C = 1$  ( $R \approx 0.307$ ) (рис. 5). Следовательно, регулятор Эшби не обеспечивает “жесткий” контроль размеров или пропорций черепа и допускает относительно высокое разнообразие на уровне элементов морфосистем, черепа и посткраниального скелета.

Разные морфосистемы могут находиться на графике пропускной способности и в зоне, где реализуется преимущественно стохастическая изменчивость их элементов с низкой эффективностью регулятора Эшби ( $S: R < 0.1$ ,  $C > 1.3$ ), и в зоне с жесткими ограничениями разнообразия, детерминированной динамикой ( $D: R > 0.304$ ,  $C < 1$ ) и высокой эффективностью регулятора Эшби. Однако, подавляющая по численности часть исследованных морфосистем располагается между этими крайностями. Другими словами, эти ОСС

**Таблица 1.** Статистики информационных параметров описательных моделей (морфопространств) черепа и элементов посткраниального скелета:  $H_{50}/d$  (bit/элемент),  $R_{50}$ ,  $\epsilon_R$  (%)

Параметр	Среднее $\pm$ ошибка	Медиана	95% доверительный интервал	Минимум–максимум	Перцентили 10, 90
<b>Череп</b>					
Модели для самцов и самок, $n = 666$					
$H_{50}/d$ , размеры	$2.13 \pm 0.009$	2.19	2.11–2.15	0.40–2.54	1.98, 2.31
$H_{50}/d$ , форма	$2.37 \pm 0.004$	2.38	2.36–2.37	1.93–2.66	2.22, 2.5
$R_{50}$ , размеры	$0.21 \pm 0.003$	0.19	0.2–0.22	0.08–0.86	0.15, 0.26
$R_{50}$ , форма	$0.13 \pm 0.001$	0.12	0.12–0.13	0.003–0.25	0.09, 0.17
$\epsilon_R$ , размеры	$43.9 \pm 0.21$	42.6	43.5–44.3	36.5–86.7	40.5, 46.6
$\epsilon_R$ , форма	$39.5 \pm 0.07$	39.3	39.3–39.6	34.7–47.5	37.2, 42.0
Модели для самцов, $n = 283$					
$H_{50}/d$ (bit), размеры	$2.18 \pm 0.002$	2.19	2.16–2.19	1.64–2.47	2.03, 2.3
$H_{50}/d$ (bit), форма	$2.37 \pm 0.003$	2.39	2.35–2.38	1.5–2.69	2.23, 2.51
$R_{50}$ , размеры	$0.20 \pm 0.120$	0.19	0.197–0.206	0.11–0.35	0.16, 0.25
$R_{50}$ , форма	$0.13 \pm 0.159$	0.12	0.123–0.135	0.03–0.54	0.09, 0.16
$\epsilon_R$ (%), размеры	$42.9 \pm 0.01$	42.6	42.7–43.2	37.7–53.8	40.7, 45.7
$\epsilon_R$ (%), форма	$39.5 \pm 0.01$	39.1	39.2–39.8	34.3–56.9	37.0, 41.9
Модели для самок, $n = 161$					
$H_{50}/d$ (bit), размеры	$2.18 \pm 0.009$	2.18	2.17–2.20	1.83–2.46	2.02, 2.34
$H_{50}/d$ (bit), форма	$2.38 \pm 0.009$	2.39	2.36–2.40	2.09–2.78	2.19, 2.53
$R_{50}$ , размеры	$0.20 \pm 0.003$	0.19	0.191–0.203	0.09–0.32	0.14, 0.25
$R_{50}$ , форма	$0.12 \pm 0.003$	0.12	0.115–0.128	0.01–0.26	0.07, 0.18
$\epsilon_R$ (%), размеры	$42.8 \pm 0.16$	42.8	42.5–43.1	37.8–49.6	39.9, 45.8
$\epsilon_R$ (%), форма	$39.1 \pm 0.15$	38.8	38.8–39.4	32.8–44.5	36.7, 42.1
<b>Элементы посткраниального скелета</b>					
Модели для самцов и самок, $n = 481$					
$H_{50}/d$ (bit), размеры	$2.10 \pm 0.007$	2.11	2.09–2.11	1.15–2.51	1.91, 2.29
$H_{50}/d$ (bit), форма	$2.34 \pm 0.005$	2.36	2.33–2.35	1.95–2.65	2.17, 2.49
$R_{50}$ , размеры	$0.22 \pm 0.003$	0.22	0.218–0.228	0.08–0.57	0.15, 0.29
$R_{50}$ , форма	$0.13 \pm 0.002$	0.13	0.128–0.136	0.02–0.28	0.08, 0.19
$\epsilon_R$ (%), размеры	$44.4 \pm 0.14$	44.1	44.1–44.7	37.1–65.3	40.7, 48.1
$\epsilon_R$ (%), форма	$39.9 \pm 0.09$	39.6	39.7–40.1	34.9–47.3	37.4, 42.9
Модели для самцов, $n = 70$					
$H_{50}/d$ (bit), размеры	$2.01 \pm 0.035$	2.06	1.94–2.08	0.8–2.44	1.72, 2.32
$H_{50}/d$ (bit), форма	$2.30 \pm 0.016$	2.31	2.27–2.33	2.04–2.59	2.11, 2.49
$R_{50}$ , размеры	$0.23 \pm 0.008$	0.22	0.214–0.244	0.092–0.47	0.15, 0.33
$R_{50}$ , форма	$0.13 \pm 0.005$	0.13	0.123–0.142	0.065–0.21	0.08, 0.19
$\epsilon_R$ (%), размеры	$46.4 \pm 0.77$	45.1	44.8–47.9	38.1–74.9	40.3, 51.9
$\epsilon_R$ (%), форма	$40.7 \pm 0.29$	40.5	40.1–41.3	35.8–45.4	37.3, 44.1
Модели для самок, $n = 48$					
$H_{50}/d$ (bit), размеры	$1.83 \pm 0.043$	1.89	1.75–1.92	0.90–2.27	1.16, 2.14

Таблица 1. Окончание

Параметр	Среднее $\pm$ ошибка	Медиана	95% доверительный интервал	Минимум–максимум	Перцентили 10, 90
$H_{50}/d$ (bit), форма	$2.29 \pm 0.02$	2.29	2.25–2.33	1.98–2.56	2.07, 2.49
$R_{50}$ , размеры	$0.31 \pm 0.015$	0.27	0.279–0.339	0.191–0.65	0.22, 0.55
$R_{50}$ , форма	$0.14 \pm 0.008$	0.14	0.127–0.158	0.047–0.27	0.07, 0.24
$\epsilon_R$ (%), размеры	$50.0 \pm 0.97$	48.4	48–51.9	41.2–72.0	43.5, 65.1
$\epsilon_R$ (%), форма	$40.8 \pm 0.35$	40.7	40.1–41.5	36.2–46.7	37.4, 44.8

должны быть отнесены к /категории материальных систем с вероятностно-детерминированной динамикой (Beer, 1959).

Результаты изучения динамики параметра  $R_{50}$  в онтогенезе черепа у четырех видов, представляющих три отряда млекопитающих (рис. 6), свидетельствуют в пользу гипотезы о том, что в процессе самоорганизации не происходит “накопления” внутреннего порядка (Ashby, 1962). У всех видов до половозрелой стадии наблюдаются разнонаправленные изменения  $R_{50}$ . Даже у взрослых животных величина  $R_{50}$  подвержена флуктуациям (рис. 6б–4г). При этом границы изменчивости  $R_{50}$  не выходят за границы изменчивости параметра, определенные выше для половозрелых млекопитающих.

Статистики для параметра, характеризующего эффективность работы регулятора Эшби, приведены в табл. 1. Медиана  $\epsilon_R$  размеров черепа равна

$\sim 42.8$ – $43.9\%$ , а формы –  $\sim 39.1$ – $39.5\%$ .  $\epsilon_R$  закономерно выше у элементов посткrania (44.4–50.0% и 39.9–40.8%). Эффективность регуляции разнообразия формы обычно ниже, чем размеров костных структур. Варьирование  $\epsilon_R$  сильно ограничено, также как и параметра  $R$ . Оба параметра сильно коррелируют между собой так, что с ростом значений  $R_{50}$  наблюдается линейный рост  $\epsilon_R$ .

## ОБСУЖДЕНИЕ

Эмпирические данные о параметрах морфологического разнообразия размеров и формы черепа и элементов посткраниального скелета млекопитающих свидетельствуют о существенном ограничении варьирования параметра самоорганизации ( $R_{50}$ , рис. 7) и, соответственно, эффективности контроля разнообразия. От 94 до 99% значений индекса для самцов и самок не превышают величи-

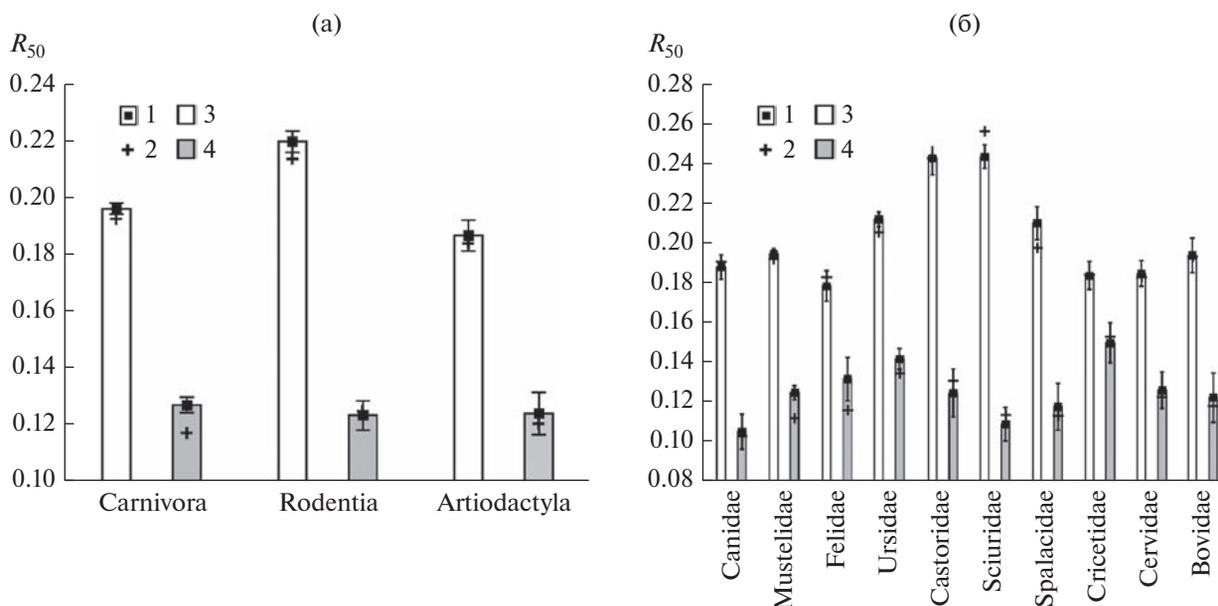


Рис. 4. Среднее, 95% доверительный интервал (1), медиана (2) параметра  $R_{50}$  (мера упорядоченности) для морфопространств разнообразия размеров (3) и формы черепа (4) в отрядах и семействах млекопитающих.

ну 0.31. Небольшое число случаев превышения этого “порога” только подтверждают общую тенденцию.

Череп обладает более сложной организацией, является полифункциональным органом с ограниченными возможностями изменений в отношении между его отдельными частями (Romer, Parsons, 1986; Trainor *et al.*, 2003), а элементы посткrania — метаподии, талус, фаланги пясти, представлены отдельными костями. Индекс самоорганизации размеров черепа был несколько выше, чем для его формы, из чего следует, что разнообразие формы (пропорций) черепа и костей посткrania регулируется менее жестко, чем разнообразие размеров. Индекс самоорганизации костей посткraniaльного скелета был выше, чем у черепа. Наиболее вероятно, что такое соотношение индексов указывает на влияние сложности систем на величину  $R$  и эффективность регуляции. Можно предположить, что более сложно организованные ОСС сталкиваются с более сильными ограничениями регулирования.

На нашем материале,  $R$  слабо или практически не зависит от полового диморфизма и относительно слабо — от принадлежности к тому или иному таксону. Влияние на эффективность регуляции принадлежности к таксону разного уровня, а также филогении, требуют дальнейшего исследования. Необходимы исследования влияния экологических условий на параметр  $R$  (эпигенетическая регуляция). Отдельные свидетельства о возможности влияния экологических условий (высота над уровнем моря) на значения индекса самоорганизации, были обнаружены нами для нижних щечных зубов (p4, m1, m2) у пещерных медведей (Baryshnikov, Puzachenko, 2020). Примечательно, что диапазон изменчивости  $R$  для щечных зубов находился в пределах от 0.1 до 0.3, что укладывается в границы основного диапазона этого параметра и для черепа в целом.

Особый интерес представляет динамическая изменчивость индекса самоорганизации для одних и тех же ОСС. Данные по онтогенетической изменчивости  $R$  черепа указывают на то, что его значения не выходят за границы диапазона, оцененного для половозрелых животных. Также не наблюдается устойчивого роста эффективности регуляторных механизмов в онтогенезе. В некоторых случаях мы обнаружили заметное падение  $R$  для группы полувзрослых особей. В целом, по объектам с хорошим возрастным разрешением онтогенетическая динамика индекса самоорганизации демонстрирует квазициклические колебания.

Данные о самоорганизации на субклеточном уровне организации живого вещества немногочисленны. Нам известна единственная модель, предложенная Т.Д. Шнейдером (Schneider, 1991,

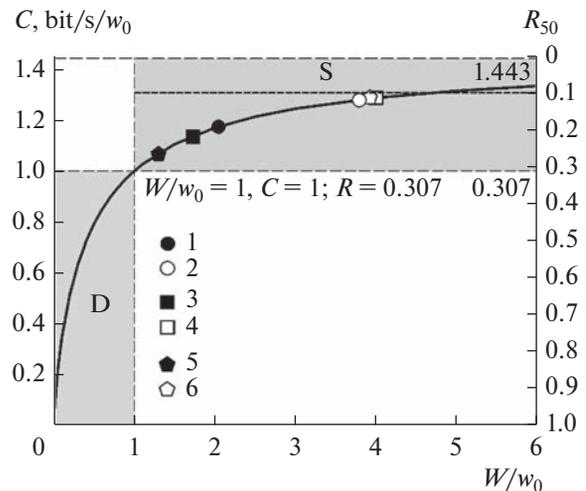
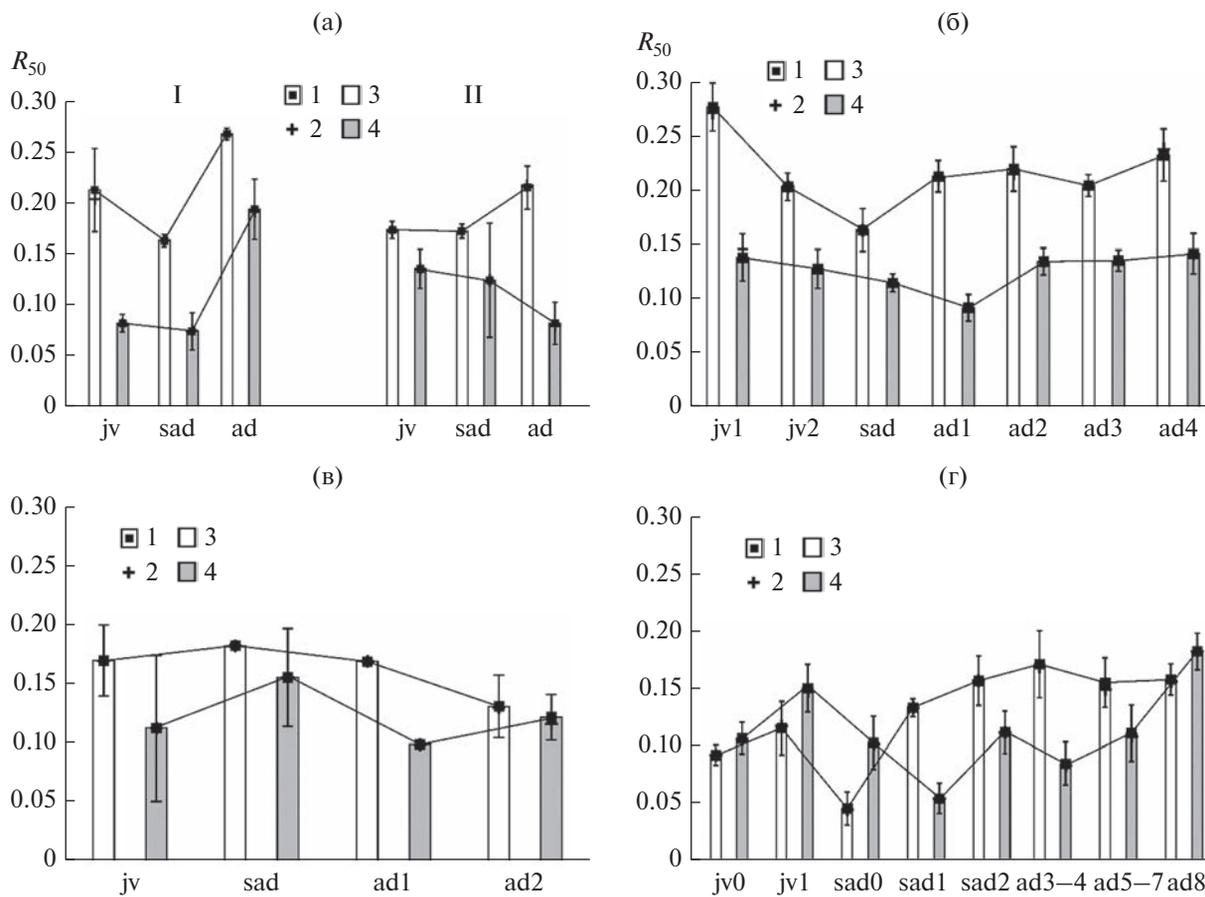


Рис. 5. Медианы параметра  $R_{50}$  (мера упорядоченности) на графике пропускной способности информационного канала связи в соответствии с теоремой Шеннона–Хартли. 1, 2 — морфопространства разнообразия размеров (1) и формы (2) черепа, соответственно; 3, 5 — морфопространства разнообразия размеров элементов посткraniaльного скелета самцов (3) и самок (5); 4, 6 — морфопространства разнообразия формы элементов посткraniaльного скелета самцов (4) и самок (6).

2010), которая описывает связь между информационной и физической “концепциями” энтропии для биологических ферментов. В частности, автор определял эффективность работы рестриктазы EcoRI, которая связывается с ДНК только на участках, сочетающих два конкретных триплета оснований, игнорируя все остальные возможные комбинации. Выбирая определенный паттерн молекулы ДНК, энзим действует как молекулярная машина, способная к принятию решений. Принятие “правильного решения” — специфическое связывание с ДНК, сопровождается снижением внутренней энергии энзима вследствие ее диссипации. Неспецифическое связывание, напротив, повышает энергетическое состояние молекулы, а значит оно менее вероятно. Информационная мера, характеризующая работу машины (пропускная способность) представляет собой логарифм числа возможных выборов (для EcoRI это 12 бит/на 1 действие), каждому из которых отвечает определенное энергетическое состояние молекулы. Для описания работы молекулярной машины Т.Д. Шнейдер приходит к выражению, эквивалентному выражению для пропускной способности информационного канала связи (Schneider, 1991). Прямые измерения показали, что для EcoRI эффективность самоорганизации составляет около 70%. Следует подчеркнуть, что это очень большая величина, которая близка к теоретическому пределу пропускной способности информационного канала связи, превышаю-



**Рис. 6.** Динамика параметра  $R_{50}$  (мера упорядоченности) в онтогенезе черепа *Vulpes lagopus* (а: I – *V. l. lagopus*, II – *V. l. beringianus*), *Bison bonasus* (б), *Castor fiber* (в) и *Spalax microphthalmus* (г): jv, sad, ad – возрастные группы молодых, полувзрослых и половозрелых животных, соответственно. 1 – среднее, 95% доверительный интервал, 2 – медиана, 3 – морфопространства разнообразия размеров черепа, 4 – морфопространства разнообразия формы черепа.

шая на порядок таковую у передающих сигнал электронных приборов, созданных человеком. Близкие величины эффективности были получены и для ряда других белков (RerA, родопсин, фотоактивный желтый протеин). Результаты оценки эффективности самоорганизации на молекулярном уровне имеют фундаментальный характер, так как в конечном итоге, именно молекулярные механизмы лежат в основе тех величин, которые измеряются, например, при исследовании морфологического разнообразия. Эффективность передачи информации в длинных информационных цепочках сопряженных реакций от ДНК до дифференцирующихся клеток и формирующихся морфологических структур должна снижаться за счет накопления суммы диссипированной энергии. Следовательно, можно предполагать и снижение в этом ряду эффективности работы регуляторных механизмов.

Количественные данные об эффективности процессов самоорганизации современных ОСС на надорганизменном уровне практически отсут-

ствуют. На “экосистемном уровне” ОСС представляют собой слабо интегрированные системы, элементы которых – популяции обладают высоким потенциальным разнообразием отношений, как между собой, так и с окружающей средой. В соответствии с гипотезой, предполагающей снижение эффективности регуляции по мере увеличения иерархического уровня и сопутствующего ему росту сложности организации живой материи, можно ожидать, что индекс самоорганизации у надорганизменных ОСС должен быть в среднем ниже, чем у сильно интегрированных организменных ОСС, таких как череп.

Нами были определены индексы самоорганизации для ископаемых комплексов млекопитающих (Puzachenko, 2019; Puzachenko, Markova, 2020) Здесь индекс самоорганизации связан с распределением видов в пространстве, т.е. пропорционален распределению видов по величине площади их ареалов. По мере приближения  $R$  к 0, относительные размеры ареалов выравниваются между собой в границах исследуемого географи-

ческого региона. Если  $R$  стремится 1, то распределение размеров ареалов становится резко асимметричным. В этом случае, немногие виды имеют широкие ареалы, и имеется длинный “хвост” распределения из редко встречающихся видов.

Для второй половины плейстоцена и первой половины голоцена медиана  $R$  была равна 0.13, а диапазон варьирования параметра составил 0.05–0.19. Для горных территорий, медиана  $R$  равнялась 0.11, при диапазоне варьирования от 0.03 до 0.17. Эти результаты не противоречат гипотезе об отрицательной связи между структурно-функциональной сложностью систем и их способностью к самоорганизации. Динамика  $R$  во времени имеет отчетливую биогеографическую интерпретацию. В интервале изотопно-кислородных стадий MIS3 – MIS1 отмечено устойчивое снижение величины  $R$ , отражающее упрощение пространственного паттерна видовых ареалов: рост доминирования широкоареальных и интразональных видов при переходе от плейстоцена к голоцену. Для горных комплексов млекопитающих, наряду с уменьшением  $R$  в конце плейстоцена, отмечен его устойчивый рост в интервале 57–29 (14) тыс. календарных лет назад, после его глобального снижения до минимальных значений в интервале 71–57 тыс. календарных лет назад (MIS4). Падение индекса самоорганизации в MIS4 коррелирует с падением видового богатства палеокомплексов млекопитающих и было обусловлено, вероятно, сильным развитием в это время горных оледенений (Doughty *et al.*, 2021).

Используя элементы выше изложенной теории, удастся получить теоретическое обоснование для эмпирической пороговой величины  $R \sim 0.31$ . Нами показана непротиворечивая связь между индексом самоорганизации, рассчитанным для морфологических систем, и потенциальным внутренним разнообразием/пропускной способностью абстрактного морфорегулятора Эшби. При прочих равных, эта связь носит обратный характер, т.е. чем выше индекс самоорганизации или, другими словами, ниже энтропия морфосистемы, тем выше должна быть энтропия/пропускная способность ее регулятора и эффективность регулирования. Критическая величина индекса самоорганизации, вероятно, является инвариантной как для черепа, так и для посткраниального скелета млекопитающих. Она маркирует верхнюю границу интервала значений параметра, внутри которого наиболее вероятна реализация стационарного состояния морфосистем. Существенно, что эта область расположена за границей, где регуляция носит детерминированный характер, что предполагает очень высокую пропускную способность регулятора Эшби. Таким образом, в наблюдаемом диапазоне значений  $R$ , сам гипотетический регулятор относится к классу вероятностно-детерминированных/квазидетерминированных систем.

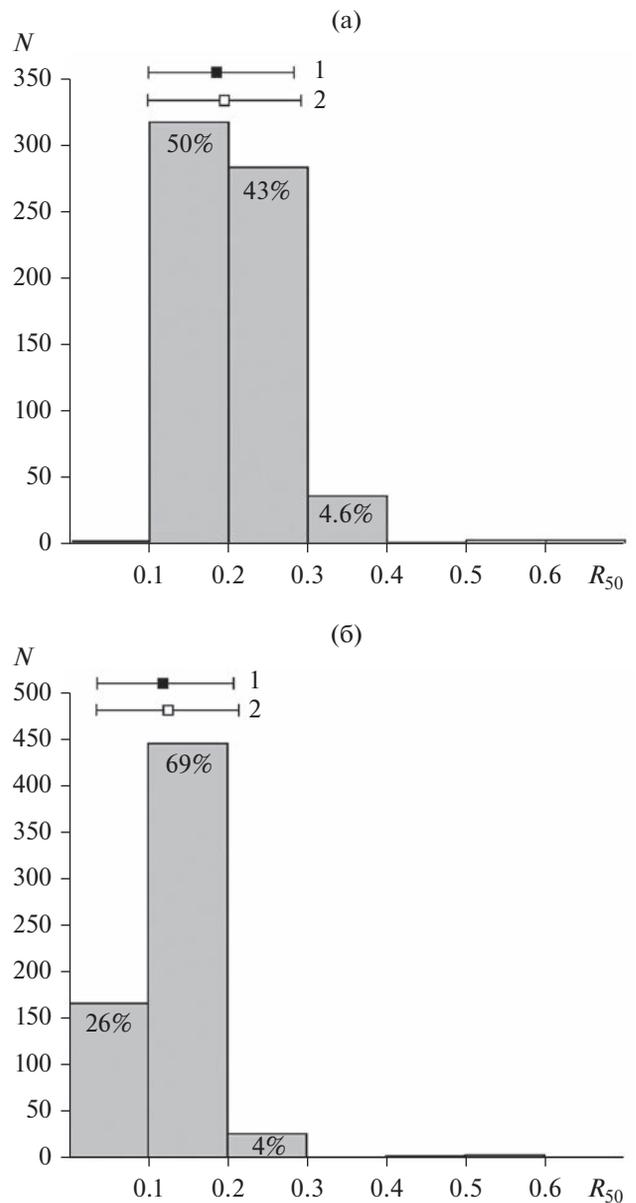


Рис. 7. Распределения индекса самоорганизации ( $R_{50}$ ) размеров (а) и пропорций (б) костных структур скелета млекопитающих. 1 – медиана и межквартильный интервал, 2 – среднее, 95% интервал прогнозирования,  $N$  – число наблюдений.

Для исследованных ОСС, реализованное разнообразие  $H(R)$ , вероятно, предполагает его соответствие оптимальному отношению между разнообразием возмущений, поступающих из “среды” ( $H(D)$ ), и величиной результирующего разнообразия системы ( $H(Z)$ ), при котором система остается в стационарном режиме функционирования.

Фундаментальные ограничения регуляции, связанные с пропускной способностью и дополнительные “издержки” такие, как избыточность информационных кодов, дублирование систем

управления, иерархическая организация регулятора (Aulin, 1979) и информационных потоков, соответствующие энергетические затраты и т.п., компенсируются потенциальной возможностью поддерживать не только стационарное состояние в случайно варьирующей среде, но и поддерживать адаптивный и эволюционный потенциал ОСС.

Снижение эффективности регулирования по мере усложнения внутренней организации ОСС должно, хотя бы отчасти, быть компенсировано относительным (удельным) снижением диссипируемой энергии. В противном случае ОСС не могли бы самопроизвольно (в физическом смысле этого понятия) эволюционировать по пути усложнения. При фиксированном уровне теплового шума внутри ОСС и скоростей потоков вещества и энергии на ее границе с окружающей средой, эволюция эффективности регулятора Эшби должна быть направлена не на увеличение детерминизма (точности) регулирования, а на снижение величины диссипируемой энергии на акт информационного “выбора” конкретного состояния регулятора из всего множества допустимых для него состояний (*possible outcomes*) (в единицах дж/бит). Другими словами, необходимым условием самопроизвольности эволюционного процесса является снижение энергетической стоимости синтеза информации регулятором между последовательными иерархическими уровнями сложности организации живого вещества (в единицах бит/дж). Таким образом, эволюция сложности ОСС соответствует условию аксиомы о ее самопроизвольности (Пузаченко, 2016) и является закономерным продолжением эволюции неживой формы стандартной материи.

Пропускная способность регулятора Эшби, как информационного канала, формально ограничена фундаментальной теоремой Шеннона–Хартли. Следовательно, можно ожидать, что выявленные ограничения регуляции/самоорганизации ОСС, на примере морфологических и других ОСС, имеют фундаментальный характер. Имеющиеся, пока еще крайне немногочисленные, оценки индекса самоорганизации на суборганизменном и надорганизменном уровнях организации живой материи не противоречат этому утверждению.

Проблемы регулирования и его ограничений для ОСС непосредственно связаны проблемами поиска оптимального управления и политической организации в социальных системах. Мы предполагаем, что возможности самоорганизации (допустимые пределы самоупорядочивания как в одну, так и в другую сторону) и эволюции социальных систем ограничены теми же фундаментальными законами, которые действуют и в отношении прочих ОСС стандартной материи.

Из развиваемой нами теории, по-видимому, следует, что часто встречающееся в истории стрем-

ление социальных ОСС к “стабильности” на основе гиперрегуляции социальных/политических и экономических отношений уже в среднесрочной исторической перспективе приводит к росту внутренней “нестабильности” в условиях неизбежно изменяющейся как внутренней, так и внешней политической и социально-экономической “среды”. Неустойчивость развивается вопреки заявленным целям регулирования, как естественное следствие ограничений возможностей ОСС к эволюционной адаптации и снижения эффективности управления в целом.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдаемое морфологическое разнообразие элементов скелета млекопитающих является одним из аспектов проявления более общего явления – биологического разнообразия, которое в свою очередь, рассматривается нами, как частный случай феномена разнообразия материальных систем, в которых участвует живое вещество и относящихся к специфическому классу ОСС. Это определяет актуальность изучения базовых закономерностей реализации разнообразия для улучшения понимания параметров регуляции и самоорганизации подобных систем.

Основа предлагаемого теоретико-методологического подхода восходит к идеям В.И. Вернадского и базируется на нескольких аксиоматических утверждениях. Основное утверждение постулирует казуальное единство эволюции неживой материи и живого вещества на Земле. Следствием этого единства является всеобщность фундаментальных законов (ограничений) самоорганизации в эволюции материальных систем внутри стандартной материи.

На примерах высоко интегрированных ОСС организменного уровня (череп, элементы посткраниального скелета) и слабо интегрированных систем надорганизменного уровня (палеокомплексы млекопитающих), мы проверили гипотезу о существовании ограничения их самоорганизации и эффективности регулирования их разнообразия. Представленные в работе эмпирические данные не позволяют отвергнуть эту гипотезу.

На основании имеющихся данных об эффективности регулирования ОСС мы предполагаем, что степень детерминизма в работе абстрактных регуляторов ОСС снижается в последовательном ряду иерархических уровней организации живого вещества – от субклеточного уровня до уровня биосферы в целом.

Возможное теоретическое объяснение наблюдаемой изменчивости индекса самоорганизации ОСС содержится в теореме/законе Шеннона–Хартли. Если сводить модель ОСС к модели ее абстрактного регулятора Эшби, теорема определяет

предел возможности роста пропускной способности (энтропии) регулятора и, соответственно, предел эффективности регуляции. Полученный результат имеет признаки научной фундаментальности, так как следствия теоремы Шеннона–Хартли инвариантны относительно природы систем и семантики информационных сигналов.

Несмотря на очевидную ограниченность классической кибернетики и теории информации закрытыми системами, основные результаты этих наук могут и должны использоваться как упрощенные модели и тесты для открытых ОСС. Теоретико-вероятностная трактовка многомерной описательной модели и интерпретация ее координат, как независимых информационных каналов, применимо к широкому классу ОСС.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по программе Государственного задания Института географии РАН № 0148-2019-0007, АААА-А19-119021990093-8 “Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев К.К., Глушков В.А., Дормидонтов А.В., Нестеренко А.Г. Теория электрической связи: учебное пособие. Ульяновск: УлГТУ, 2008. 452 с.
- Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
- Гершунин С.А., Алов, А.А. Революция в физике начала XX в.: единство философских идей и научных теорий // Экономические и социально-гуманитарные исследования. 2019. № 3(23). С. 82–90.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 7. С. 839–851.
- Майнцер К. Сложносистемное мышление: Материя, разум, человечество. Новый синтез. Москва: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”, 2009. 464 с.
- Пузаченко А.Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, не возрастная изменчивость самцов // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 3. С. 1–15.
- Пузаченко А.Ю. Закон Шеннона–Хартли и предел внутренней упорядоченности биологических систем // Принципы экологии. 2020. Т. 3. С. 28–44.
- Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих). Дис. ... д-ра. биол. наук. М., 2013. 417 с.
- Пузаченко А.Ю. Информационные переменные морфометрического разнообразия млекопитающих. Териофауна Россия и сопредельных территориях: Материалы Междунар. совещ. (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. С. 384.
- Пузаченко А.Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2016. Т. 54 / Павлинов, И.Я., Калякин, М.В., Сысоев, А.В., ред. М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 229–268.
- Пузаченко А.Ю. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры морфологической изменчивости. Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Агаджанян А.К., Орлова В.Н. ред. М.: РАСХН. 2000. С. 137–140.
- Пузаченко А.Ю. Энтропия как мера морфологического разнообразия. Териологические исследования. Вып III / Голенищев Ф.Н., Баранова Г.И. СПб. 2003. С. 60–81.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование. Проблемы устойчивости биологических систем. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 1982. С. 5–32.
- Пузаченко Ю.Г. Семантические аспекты информатики. Экоинформатика. Теория. Практика. Методы и системы / Соколов, В.Е. ред. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. 1992. С. 7–84.
- Урсул А.Д. Темная материя и универсальная эволюция. Универсальная и глобальная история. Эволюция вселенной, земли, жизни и общества. Волгоград: “Учитель”, 2012. С. 208–231.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Y. Species Co-Existence and Morphological Divergence in West Siberian Mustelids (Carnivora, Mustelidae) // Mam. Study. 2012. V. 37. № 3. P. 255–259.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Y. Species co-existence and morphological divergence in West Siberian mustelids (Carnivora, Mustelidae) // Mam. Stud. 2012. V. 37. P. 255–259.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Y., Wiig, Ø. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia // Zool. J. the Linn. Soc. 200. V. 157. P. 433–450.
- Ashby W.R. An introduction to cybernetics. London: Chapman & Hall. 1956. 306 p.
- Ashby W.R. Principles of the self-organizing dynamic system // J. Gen. Psych. 1947. V. 37. P. 125–128.
- Ashby W.R. Principles of the self-organizing system. Principles of Self-organization: Transactions of the University of Illinois Symposium / Foerster H. von G., Zopf W., Jr. eds. UK. London: Pergamon Press. 1962. P. 255–278.
- Ashby W.R. Requisite variety and its implications for the control of complex systems // Cybernetica. 1958. V. 1. № 2. P. 83–99.
- Atlan H. Sources of Information in Biological Systems // IFAC Proc. Vol. 1977. V. 10. № 12. P. 177–184.

- Aulin A.Y.* The law of requisite hierarchy // *Kybernetes*. 1979. V. 8. P. 259–266.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y.* Morphometry of lower cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) with the general remarks on the cheek teeth variability. *Boreas*. 2020. V. 49, 562–593.
- Beer S.* Cybernetics and Management, London: English Universities Press. 1959. 214 p.
- Bertalanffy L. von.* General System Theory – A Critical Review // *General Systems*. 1962. V. VII. P. 1–20.
- Bohórquez Arévalo L.E., Espinosa, A.* Theoretical approaches to managing complexity in organisations: a comparative analysis // *Estud. Gerenciales*, 2015. V. 31. P. 20–29.
- Brillouin L.* Science and Information Theory. N.Y.: Academic Press Inc., 1962. Second ed. 320 p.
- Cilliers P.* Complexity and Postmodernism. Understanding Complex Systems. London: Routledge. 1998. 154 p.
- Collier J.* Information in Biological Systems. Handbook of Philosophy of Science, V. 8. Philosophy of Information / Adriaans P., Benthem J. van eds. Amsterdam: Elsevier. 2008. P. 763–787.
- Conant R.C., Ashby R.W.* Every good regulator of a system must be a model of that system // *Int. J. Sys. Sci.* 1970. V. 1. № 2. P. 89–97.
- Davison M.L., Jones L.E.* Special issue: multidimensional scaling and its applications // *Appl. Psych. Meas.* 1983. V. 7. P. 373–514.
- Di Marzo Serugendo G., Foukia N., Hassas S., Karageorgos A., Most'efaoui S.K., Rana O.F., Ulieru M., Valckenaers P., Aart C. van* Self-organisation: Paradigms and applications. Lecture Notes in Artificial Intelligence / Di Marzo Serugendo G., Karageorgos A., Rana O.F., Zambonelli F. eds. Eng. Self-Org. Syst., ESOA. 2003, LNICS. V. 2977, 2004, Berlin, Heidelberg: Springer. P. 1–19.
- Doughty A.M., Kaplan M.R., Peltier C., Barker S.* A maximum in global glacier extent during MIS 4 // *Quat. Sci. Rev.* 2021. V. 261. P. 106948.
- Foerster H. von.* On Self-Organizing Systems and Their Environments // *Self-Org. Sys.* 1960. V. 50. P. 31–50.
- Foote M.* Nearest-Neighbor Analysis of Trilobite Morphospace // *Syst. Zool.* 1990. V. 39. № 4. P. 371–382.
- Foote M.* The evolution of morphological diversity // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997. V. 28. P. 129–152.
- Gershenson C., Polani D., Martius G.* Editorial: complexity and self-organization // *Front. Robot.* 2021. V. AI 8: 668305.
- Green D.G., Sadedin S., Leishman T.G.* Self-organization. Encyclopedia of Ecology 1. Elsevier B.V. 2008. P. 628–636.
- Haken H.* Information and Self-Organization. A Macroscopic Approach to Complex Systems. Springer Series in Synergetics. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2006. 258 p.
- Hawking S.* The Theory of Everything: The Origin and Fate of the Universe. California, Beverly Hills: New Millennium Press, 2002. 176 p.
- Heylighen, F.* The growth of structural and functional complexity during evolution. The evolution of complexity / Heylighen F., Bollen J., and Riegler A. eds., Dordrecht: Kluwer Academic/Plenum Publishers. 1999. P. 17–44.
- Holden, L.M.* Complex adaptive systems: concept analysis // *J. Adv. Nurs.* 2005. V. 52. P. 651–657.
- Kendall M.G.* Rank Correlation Methods. 4th ed. London: Charles Griffin and Co. 1975. 202 p.
- Kruskal B.* Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis // *Psychometrika*. 1964. V. 29. P. 1–27.
- Ladyman J., Lambert J., Wiesner K.* What is a complex system? // *Eur. J. Philos.*, 2013. V. 3. P. 33–67.
- Ma'ayan A.,* Complex systems biology // *J. R. Soc. Interface*. 2017. V. 14. P. 20170391.
- McCowan B., Hanser S.F., Doyle L.R.* Using information theory to assess the diversity, complexity, and development of communicative repertoires // *J. Comp. Psychol.* 2002. V. 116. № 2. P. 166–172.
- McGhee G.R. Jr.* The Geometry of Evolution Adaptive Landscapes and Theoretical Morphospaces. U.K.: Cambridge University Press. 2007. 200 p.
- McGhee G.R. Jr.* Theoretical morphology: The concept and its applications. Analytical Paleobiology / Glinsky N.L., Signor P.W. eds. 1991. P. 87–102.
- Nicolis J.S.* Dynamics of Hierarchical Systems. An Evolutionary Approach. Springer Series in Synergetics. 1986. V. 25. Berlin, Heidelberg, N.Y., Tokyo: Springer-Verlag. 412 p.
- Pavlinov I.Ya.* Morphological Disparity: An Attempt to Widen and to Formalize the Concept / Research in Biodiversity – Models and Applications, *Pavlinov I.Ya.* ed., London: IntechOpen. 2011. P. 341–364.
- Puzachenko A.* Diversity of regional complexes of mammals in Europe at the boundary between Pleistocene and Holocene // *Principy èkologii*. 2019. № 3. P. 74–100.
- Puzachenko A.Y., Abramov A.V., Rozhnov V.V.* Cranial variation and taxonomic content of the marbled polecat *Vormela peregusna* (Mustelidae, Carnivora) // *Mam. Biol.* 2017. V. 83. P. 10–20.
- Puzachenko A.Y., Korablev N.P.* Morphological diversity in the postnatal skull development in representatives of two families of rodents (Spalacidae, Castoridae, Rodentia) // *Rus. J. Dev. Biol.* 2014. V. 45. № 3. P. 149–162.
- Puzachenko A.Y., Markova A.K.* Evolution of Mammalian Diversity in the Late Pleistocene–Middle Holocene of the Mountainous Regions of Northern Eurasia: Between Two Interglacials // *Biol. Bull.* 2020. V. 47. № 2. P. 153–171.
- Puzachenko A.Y., Markova A.K.* Using multidimensional analysis and information functions for macro description of European natural complexes in the second part of the Late Pleistocene and the Holocene // *Dokl. Earth Sc.* 2011. V. 437. № 1. P. 380–382.
- Puzachenko J.G.* Information and information flows in the biosphere. Encyclopedia of Ecology / Jørgensen S.E., Fath B.D. eds. B.V. P. Oxford: Elsevier. 2008. P. 108–110.
- Raup D.M.* Geometric analysis of shell coiling: General problems // *J. Paleontol.* V. 40. P. 1178–1190.
- Romer A.S., Parsons T.S.* The vertebrate body. 6th ed. Philadelphia: Saunders College Pub. 1986. 679 p.
- Schneider T.D.* 70% efficiency of bistate molecular machines explained by information theory, high dimen-

- sional geometry and evolutionary convergence // Nucl. Acid. Res. 2010. V. 38. № 18. P. 5995–6006.
- Schneider T.D.* Evolution of biological information // Nucleic Acids Res. 2000. V. 28. № 14. P. 2794–2799.
- Schneider T.D.* Theory of molecular machines. I. Channel capacity of molecular machines // J. Theor. Biol. 1991. V. 148. P. 83–123.
- Schrödinger E.* What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. N.Y.: Cambridge University Press. 2012. 90 p.
- Shannon C.E.* A Mathematical Theory of Communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. V. 27. P. 379–423, 623–656.
- Shannon C.E.* Communication in the Presence of Noise // Proc. IRE. 1949. V. 37. № 1. P. 10–21.
- Shannon C.E., Weaver W.* The mathematical theory of communication. IL, Urbana and Chicago: University of Illinois Press. 1949. 35 p.
- Shepard B.N.* The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // Psychometrika. 1962. V. 27. № 2. P. 125–140.
- Simpson G.G.* Tempo and mode in evolution. N.Y.: Columbia University Press. 1944. 237 p.
- Tanner J.M.* Regulation of growth in size in mammals // Nature. 1963. V. 899. P. 845–850.
- Tkačik G., Bialek W.* Information Processing in Living Systems // An. Rev. Cond. Mat. Phys. 2016. V. 7. № 1. P. 89–117.
- Wiener N.* Cybernetics: or Control and Communication in the Animal and the Machine. Cambridge, Mass.: The M.I.T. Press. 1961. Second ed. 212 p.

## Basic Limitations of Self-Organisation on Examples of High- and Low-Integrated Very Complex Systems (Mammalian Skeleton Elements and Mammalian Fossil Assemblages): from Empirical Evidences to the Theory

A. Yu. Puzachenko<sup>#</sup>

*Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetny per., 29, Moscow, 119017 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: puzak@igras.ru*

A high variety is a characteristic attribute of any material phenomena and processes involving living matter, i.e., very complex systems (VCC). We verified the presence of fundamental constraints on size/shape diversity and self-organization on the example of a mammalian skeleton in four orders (41 species.) The properties of more than 4700 multidimensional descriptive models of VCC were studied. A self-organization index  $R$  ( $0 \leq R \leq 1$ ) was calculated for each model, its range of variability was mainly limited to the interval from  $\sim 0.10$  to  $\sim 0.30$ . The concepts of an abstract Ashby' regulator and the Shannon–Hartley theorem were used to explain the variation in the empirical data. It was concluded that there are significant constraints on a quality of morphological diversity regulation and the possible level of self-organization of VCCs for steady states.

*Keywords:* very complex system, entropy, Ashby regulator, Shannon–Hartley theorem, morphological diversity, mammals, skeleton, self-organization index

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПОПУЛЯЦИЯ

УДК 574.34:574.36

### ТРОФО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2023 г. М.-Р. Д. Магомедов<sup>@</sup>

*Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук (ПИБР ДФИЦ РАН), ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, Республика Дагестан, 367000 Россия*

*@E-mail: mmrd@mail.ru*

Поступила в редакцию 27.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

На примере различных групп растительноядных млекопитающих показано, что пространственная, сезонная и многолетняя динамика энергетических ресурсов прямо отражается на уровне их потребления животными, определяет изменения интенсивности процессов размножения, смертности и миграций, и, в конечном итоге, состояние и устойчивость популяций. Поступление питательных веществ и энергии изначально ограничено, что определяет те или иные формы экологических процессов согласно иерархии компонентов энергетического бюджета. Энергетический баланс организма выступает в качестве универсального интегрального показателя эффективности адаптационных возможностей организма к средовым факторам в каждый момент его жизненного цикла.

*Ключевые слова:* растительноядные млекопитающие, питание, энергетический баланс, состояние особей, смертность, размножение, устойчивость популяции

**DOI:** 10.31857/S1026347023600188, **EDN:** VGNTTQ

#### ВВЕДЕНИЕ

Одной из ключевых проблем популяционной экологии является проблема изменений численности и ее регуляции. Ключевую роль при этом играют механизмы регуляции, которые обеспечивают стабилизацию численности относительно некоторого стационарного значения. Последнее способствует пониманию особенностей функционирования и относительной устойчивости естественных популяций и, в целом, позволяют выявить механизмы формирования и поддержания целостности и устойчивости природных систем различного уровня организации.

Известно, что устойчивое состояние популяций животных возможно лишь при положительном балансе вещества и энергии, т.е. при соответствии потребностей организма в веществах и энергии их потреблению в течение годичного или жизненного цикла. Изучение организмов с позиции биоэнергетики, как базовой основы устойчивости, затрагивает фундаментальные законы природы и дает представление о причинах динамики и механизмах функционирования популяционных систем (Brody, 1945; Калабухов, 1946; Gorecki, 1968; Шварц, 1969, 1971; Grodzinski, Wunder, 1975; Шмидт–Нильсен, 1976, 1982; Дольник, 1980, 1982).

Энергетическая составляющая выступает в качестве универсального инструмента, связывающего взаимодействие средовых факторов с внутривидовыми процессами: пространственно-временная, количественная и качественная неоднородность ресурсов, динамика вещественно-энергетического обеспечения популяции, физиологическое состояние особей, изменение процессов размножения, смертности и миграций, определяющих, в конечном итоге, состояние и устойчивость популяций различных групп растительноядных млекопитающих (Лэк, 1957; Абатуров, 1984; Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1995; Магомедов, Омаров, 2000; Магомедов и др., 2001a; Щипанов, 2000).

Экологическая физиология исходила из того, что расход и приход энергии в организме сбалансированы и организмы в реальной среде в достаточной мере обеспечены энергетическими ресурсами (кормами) для удовлетворения своих жизненных функций. Отсюда, уровень поступления энергии в организм считался относительно постоянной величиной, которая определяется, главным образом, потребностями самого организма. Такой подход конкретизировал представление об энергетическом балансе, связанное с его поддержанием в

пределах конкретной формы жизни (клетки и организма), и привел к фундаментальным теоретическим обобщениям в области энергетики и терморегуляции животных.

Однако, с точки зрения экологии проблема энергетического баланса уже не сводится только к расчетам потребности и поступления, а связывается с возможностями организма в реальной природной среде поддерживать положительный энергетический баланс в течение жизненного цикла. Если комплекс адаптаций не может обеспечить потребности данной формы метаболизма, то нельзя говорить об устойчивом существовании организма или популяции (Межжерин, 1987). В то же время, если животные все же живут на данной территории в данный период жизненного цикла, то эффективность их адаптаций не вызывает сомнений и определяет необходимость оценки механизмов таких адаптаций, обеспечивающих их выживание. Данная работа посвящена экологическому аспекту энергетического баланса растительноядных млекопитающих (на уровне организма, популяции) в реальных условиях окружающей среды, поддержание которого является основой адаптации, обеспечивающей устойчивое существование.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Были изучено около 30 видов млекопитающих различных экологических (зимоспящие и круглогодично активные виды, зайцеобразные, копытные) и ландшафтных групп животных, различных природно-климатических зон, среди них: малый суслик (*Spermophilus pygmaeus*), хомяк Радде (*Mesocricetus radde*), тарбаганчик (*Pygeretmus pumilio*), большой тушканчик (*Allactaga juculus*), малый тушканчик (*A. elater*), гребенщикова песчанка (*Meriones tamariscinus*), полуденная песчанка (*M. meridianus*), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti*), серебристая полевка (*Alticola argentatus*), общественная полевка (*Microtus socialis*), дагестанский тур (*Capra cylindricornis*), безоаровый козел (*C. aegagrus*), ряд африканских видов копытных – дзерен (*Gazella gutturosa*), зебра (*Equus burchelli boebmi*), харбист (*Alcelaphus buselaphus*), газель Грандта (*Gazella granti*). Все исследования были проведены в ландшафтах, которые можно назвать открытыми пастбищными экосистемами. Под открытыми пастбищными экосистемами нами понимаются территории, в которых в качестве автотрофного продуцента представлена травянистая растительность, сходная по морфологическим и функциональным параметрам с одной из форм луговых, степных, пустынных или переходных между ними формаций, используемая домашними или дикими животными.

Методические приемы, использованные в работе, представлены в публикациях, касающихся

тех или иных аспектов питания и энергетики животных (Магомедов, 1981, 1987, 1989, 1993; Абатуров, Магомедов, 1982, 1988; Магомедов, Субботин, 1985; Лопатин, Магомедов, 1986; Магомедов, Таракановский, 1988; Магомедов, Ахтаев, 1990, 1993; Магомедов, Гимбатов, 1991; Магомедов, Омаров, 1994, 2001; Магомедов, Хашаева, 1996; Абатуров и др., 1996; Магомедов, Яровенко, 1997, 1998; Магомедов, Магомедов, 2008; Магомедов и др., 2014, 2015).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

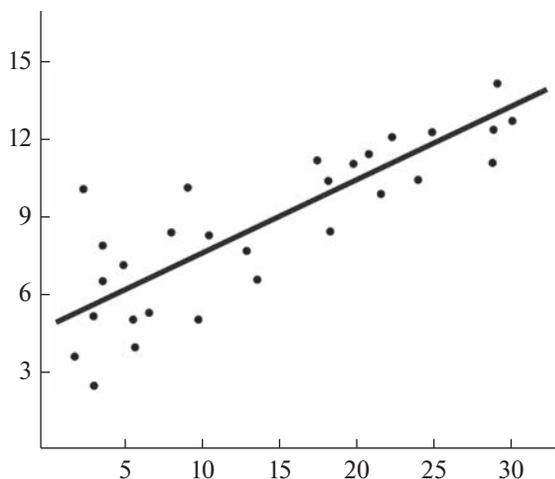
Среди главных особенностей среды – непостоянство ресурсов, пространственная, сезонная и многолетняя динамика доступности, качества и количества поставляемых энергетических ресурсов. Если говорить о кормовых ресурсах растительноядных млекопитающих, то это сезонные, годовые и многолетние колебания урожая растений в природе (Kalela, 1962; Базилевич, Титлянова, 1978; Лархер, 1978; Горышина, 1979; Зайкова, 1980; Crawley, 1983; Keith, 1983; Perrin, Swane-poel, 1987; Laine, 1988), что определяет различный уровень их доступности в различные периоды жизни растительноядных животных (Batzli *et al.*, 1981; Crawley, 1983; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Омаров, 1995; Магомедов, Яровенко, 1998; Магомедов, Муртазалиев, 2001; Магомедов и др., 2005; Абатуров, 2005, 2021; Абатуров, Скопин, 2019).

Хорошо известен экспоненциальный характер зависимости уровня потребления пищи от ее плотности в окружающей среде, так называемый функциональный отклик, согласно которому скорость потребления пищи при увеличении ее плотности нарастает до достижения насыщения (Ивлев, 1944, 1955; Holling, 1959, 1965; Сушеня, 1975; Свирежев, Логофет, 1978; Ханин и др., 1978; Бигон и др., 1989). Во всех наших исследованиях в соответствии с изменением продукции кормовой растительности отмечалось пропорциональное изменение уровня их потребления в природе (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989; Магомедов и др., 2004) (рис. 1).

Кормовые ресурсы среды и уровень их потребления обнаруживают синхронные колебания по годам и сезонам (Магомедов, Ахтаев, 1993) (рис. 2).

Синхронность колебаний кормовых ресурсов и уровня их потребления говорит о том, что в естественных условиях уровень потребления, как правило, не достигает насыщения и любое изменение запаса кормов в природе в ту или иную сторону вызывает соответствующее изменение интенсивности их потребления.

Уровень потребления кормов, или носителей энергии, в природе зависит не только от количества, но и от качественных параметров. Животные, специализированные к питанию различны-



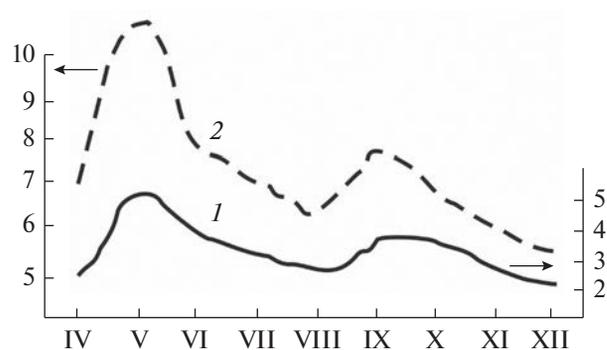
**Рис. 1.** Зависимость массы содержимого желудков от валового урожая растений у малого суслика ( $Y = 4.62 + 0.288x$ ;  $r = 0.796$ ;  $P < 0.05$ ).  $Y$  – масса содержимого желудков, г/сух. массы;  $X$  – урожай растений, ц/га сух. массы.

ми типами кормов (зеленояды, семянояды и др.), оказываются неравномерно обеспеченными ими в течение годового цикла вегетации растений. В зависимости от наличия в природе тех или иных кормов для видов с разной специализацией уровень потребления пищи может существенно меняться. Так, у типичного семяноядного вида малого тушканчика (*Allactaga elater*) уровень суточного потребления пищи достигает пиковых величин только в период максимума семенного корма в природе – он постепенно возрастает от весны к лету и снижается поздней осенью, после обсыпания семян. И наоборот, зеленоядный вид тарбаганчик (*Pygeretmus pumilio*) начинает питаться с начала ранней вегетации эфемеров и другой зеленой растительности и закономерно снижает уровень потребления пищи, начиная с середины лета, после начала плодоношения и высыхания растительности (Магомедов, Субботин, 1985; Магомедов, 1989).

На объем потребляемого сухого вещества корма существенное влияние оказывает и влажность съеденной растительной массы (Магомедов, Субботин, 1985; Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1990; Магомедов, Омаров, 1994; Абатуров, 2021) (рис. 3).

Как слишком сухой корм, так и избыточно влажный вызывает почти 2–3-х кратное замедление переработки корма и падение уровня потребления (рис. 3).

Одним из главных факторов, определяющих питательную ценность корма для растительноядных млекопитающих, является уровень их переваримости, которая в зависимости от состава, состояния кормовых ресурсов, физиологической специализации животных колеблется в очень



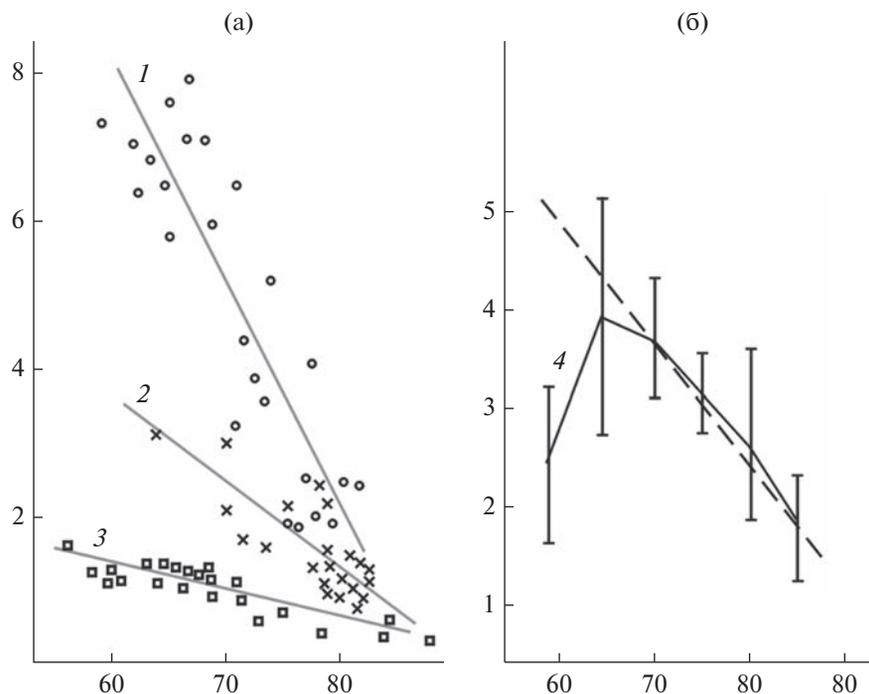
**Рис. 2.** Сезонная динамика массы содержимого желудка у гребенщиковой песчанки (1) и сезонная динамика урожая растений (2).  $Y$ : 1 – масса содержимого желудков, г/сух. массы; 2 – валовый урожай растений, ц/га сух. массы.  $X$  – сроки взятия проб, мес.

больших пределах. Уже давно известно, что независимо от типа кормов у всех видов растительноядных животных обнаруживается четкая отрицательная связь переваримости с содержанием клетчатки в кормовой растительности (Абатуров и др., 1982; Магомедов, 1988; Магомедов, Таракановский, 1988; Магомедов, Ахтаев, 1990; Абатуров, 1999) (рис. 4).

Содержание клетчатки, как и других питательных веществ, существенно меняется в кормовых растениях в течение сезона и, в конечном счете, определяет ее общую питательность (Абатуров, Магомедов, 1988). Известны пороговые уровни переваримости растительных кормов на пастбищах, позволяющие сделать однозначные выводы о том, что для полноценного функционирования популяции копытных, к примеру, переваримость растительных кормов в периоды выкармливания приплода, роста или накопления жировых запасов должна быть не менее 54–68%, а содержание протеина не ниже 14% (Абатуров и др., 1996; Абатуров, 2021).

Питательность потребляемого корма оказывается варьирующей величиной, зависящей, прежде всего, от состояния кормов – сезонной динамики питательности кормовой растительности. Сезонная изменчивость содержания различных по энергоемкости питательных веществ в корме определяет и сезонную динамику содержания в нем энергии и уровень потребления растительноядными животными (рис. 5).

Характерная для практически всех растительноядов высокая избирательность питания (максимальная у мелких и слабо выраженная у крупных млекопитающих), заключающаяся в потреблении более питательных кормов из естественного состава растительности, позволяет им в природной обстановке существенно увеличить поступление питательных веществ и энергии с кормом. Такая



**Рис. 3.** Зависимость массы содержимого желудков тушканчиков (а) и гребеншиковой песчанки (б) от влажности кормов в естественных условиях в период их максимального наполнения: 1 – большого тушканчика (*Allactaga major*) ( $Y = 25.04 - 0.283x$ ,  $r = -0.87$ ;  $p < 0.001$ ), 2 – тарбаганчика (*Pygeretmus pumilio*) ( $Y = 10.04 - 0.108x$ ,  $r = -0.85$ ;  $p < 0.001$ ), 3 – малого тушканчика (*Allactaga elater*) ( $Y = 3.352 - 0.033x$ ,  $r = -0.86$ ;  $p < 0.001$ ), 4 – гребеншиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) ( $Y = 11.1 - 1.106x$ ,  $r = -0.978$ ;  $p < 0.05$ ).  $Y$  – масса содержимого желудков, г/сух. массы;  $X$  – влажность потребленного корма, ц/га сух. массы.

избирательность более выражена у мелких и слабее у крупных животных (табл. 1).

Таким образом, для растительноядных млекопитающих в природе характерны значительные сезонные изменения как уровня потребления корма, так и уровня поступления необходимых питательных веществ и энергии с кормом, связанные с сезонными изменениями урожая и энергии в кормовой растительности.

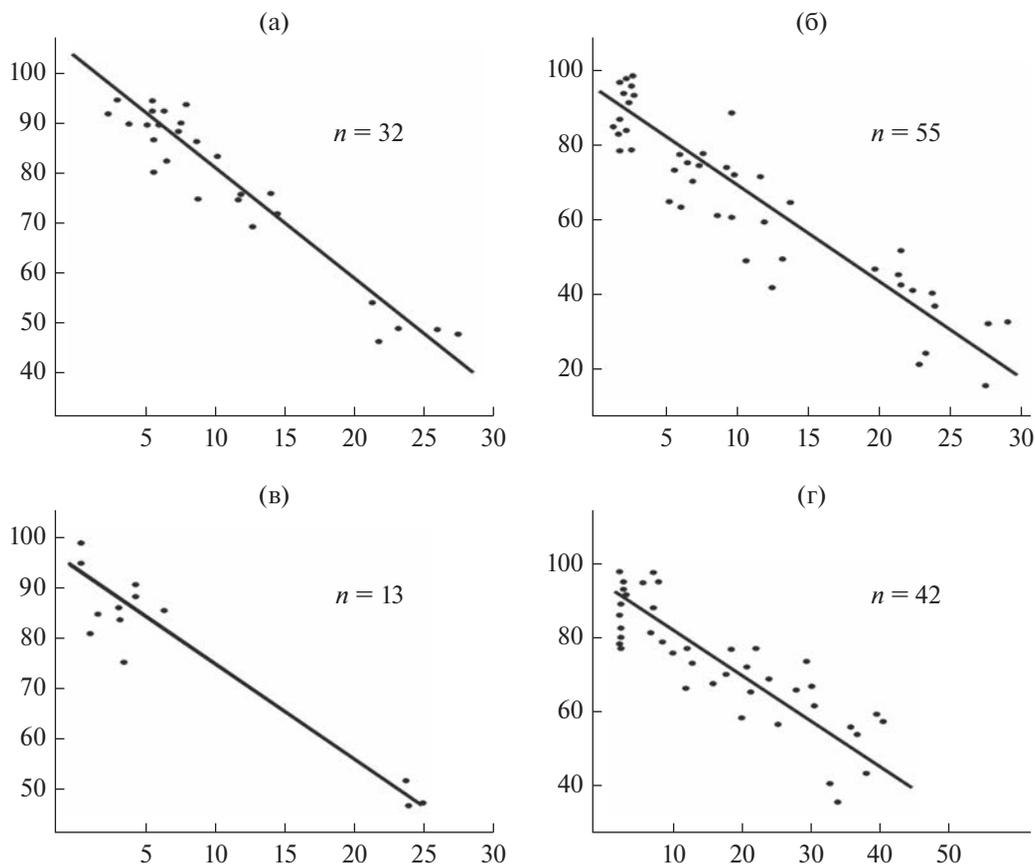
Динамика абсолютного потребления корма и динамика потребления содержащейся в нем энергии четко отражается на массе тела, которая может служить важным индикатором состояния особей и

популяции в целом (Магомедов, 1981, 1988; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Омаров, 1995). Зависимость между абсолютным потреблением корма, содержанием в нем энергии, потреблением энергии в процессе питания и динамикой массы тела животных в неволе показана на рис. 6.

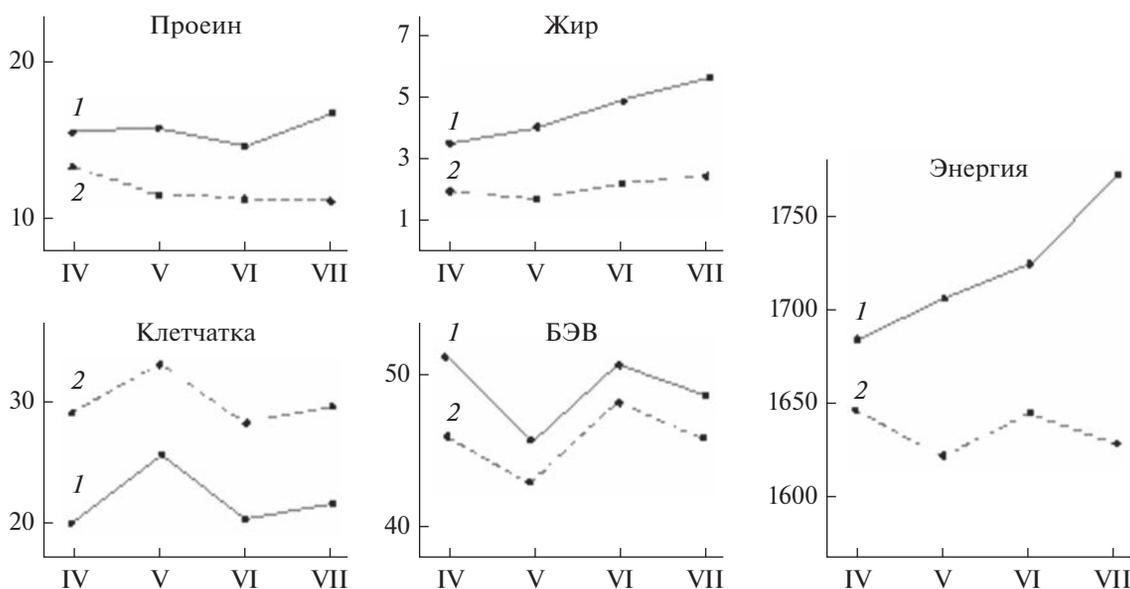
Можно предположить, что и в природе, где количество и питательная ценность кормов подвержены значительным сезонным и многолетним колебаниям, поступление питательных веществ и энергии их потребителям, а также связанные с ними масса и состояние особей, будут в такой же

**Таблица 1.** Питательная ценность валовой пастбищной растительности и потребленного корма различными видами травоядных при их совместной пастьбе на одном и том же пастбище (% от сухой массы)

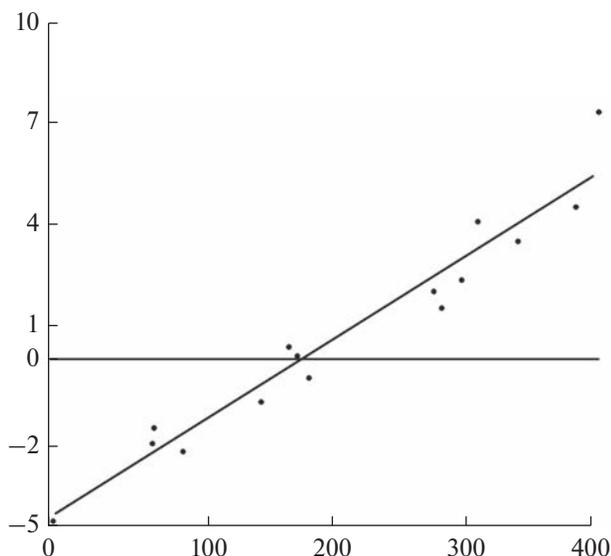
Вид животного	Масса тела, г	Протеин	Жир	Клетчатка	БЭВ
Пастбищная растительность		10.7	3.1	23.4	44.7
Овцы	20000	12.1	4.8	20.4	42.2
Зяц-русак	4000	11.0	3.1	30.8	49.4
Малый суслик	350	28.4	4.1	15.4	37.3
Гребеншиковая песчанка	250	26.2	8.8	12.77	41.5
Большой тушканчик	200	25.6	6.9	17.6	45.5
Малый тушканчик	50	26.2	6.7	18.2	46.4



**Рис. 4.** Зависимость уровня переваримости корма от содержания в ней клетчатки: а – гребенщиковой песчанки (*Meriones meridianus*), б – полевки Бранта (*Lasiopodomys brandtii*), в – нутрии (*Myocastor coypus*) и г – серебристой полевки (*Altiticola argentatus*). Y – переваримость корма (%), X – содержание клетчатки в корме (%).



**Рис. 5.** Сезонная динамика питательной ценности травостоя пастбища и съеденного корма (из содержимых желудков) у малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*). Y – содержание питательных веществ и энергии на 100 г сух. в-ва; X – сроки взятия проб, мес.



**Рис. 6.** Зависимость изменения массы тела взрослых особей малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*) от количества усвоенной энергии.  $Y$  – изменение массы тела, г/ос. сутки;  $X$  – количество усвоенной энергии, кДж/ос./сутки.

степени непостоянными и зависимыми от состояния кормовых ресурсов.

Не вызывает сомнений, что в естественных условиях суточная величина получаемой организмом энергии складывается из энергетической стоимости (калорийности) потребленного корма и реальной величины (массы) его суточного потребления (Абатуров, Магомедов, 1988; Магомедов, 1989; Магомедов, Ахтаев, 1993; Магомедов, Яровенко, 1998). Обе эти величины подвержены значительным сезонным и многолетним колебаниям и определяют сезонную динамику состояния отдельных особей и популяции в целом (рис. 7).

Сопоставление этих данных с величиной суточного потребления энергии видами в природе показывает, что в различные периоды жизнедеятельности они существенно различаются. Величина суточного потребления энергии может превосходить суточные потребности организма или получаемая с кормом энергия может не удовлетворять потребностей животных (рис. 7). Эти колебания, как показывают наши данные, отражаются на естественной динамике массы особей популяции и полностью согласуются с ней.

Связь между кормовыми ресурсами и состоянием животных наблюдается у видов, которые большую часть жизни проводят в спячке (рис. 7). В частности, продолжительность активности малого суслика ограничена всего 3–5 мес. и приходится на самый благоприятный в кормовом отношении период. Популяции этих видов весь свой активный период проводят в условиях относительного оби-

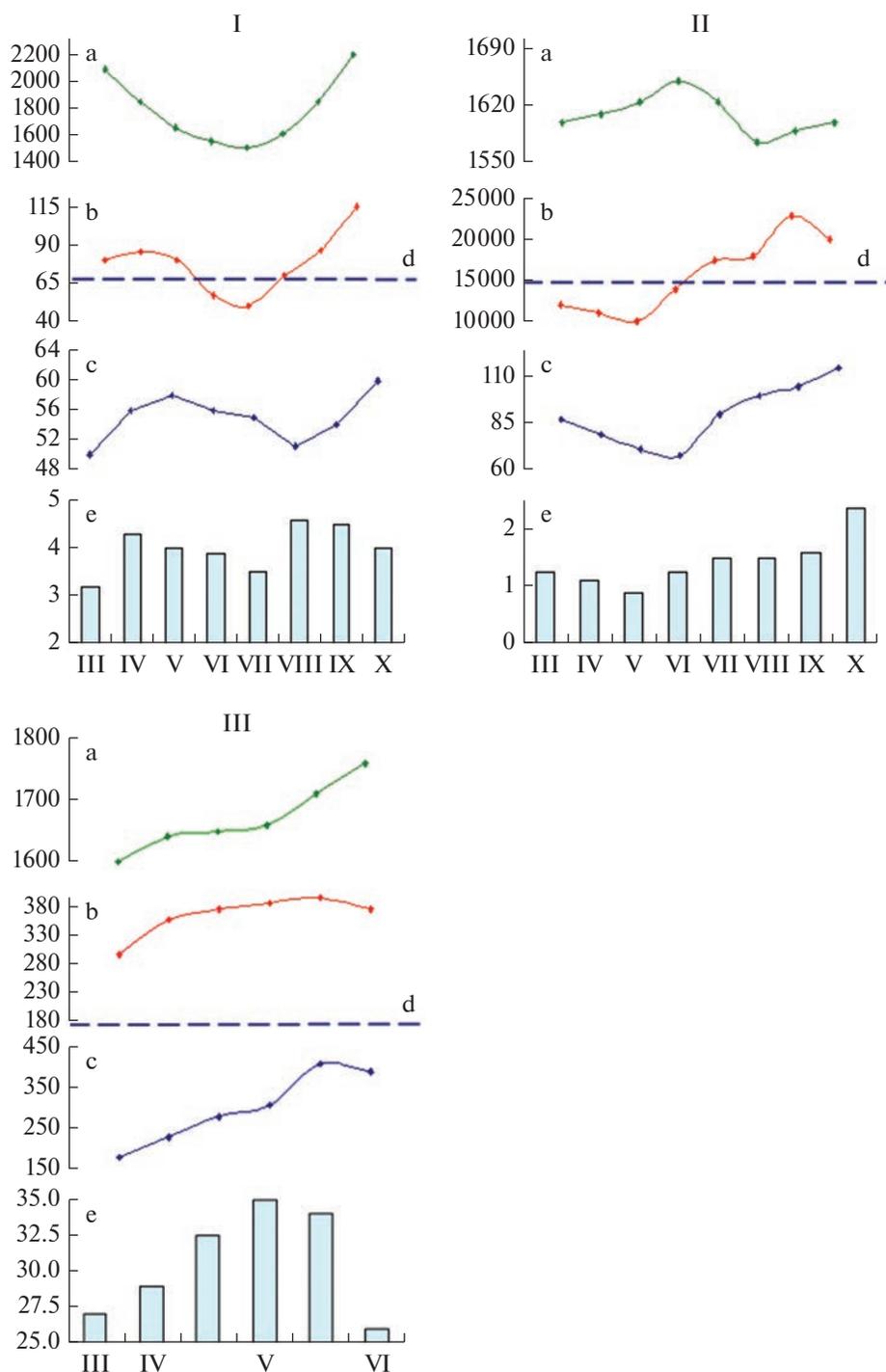
лия кормовых ресурсов. Сравнительный анализ особенностей их питания, баланса энергии и динамики состояния их популяций в естественных условиях представляет значительный интерес. Во все годы суточные величины потребления энергии малым сусликом, несмотря на сезонные и многолетние колебания урожаев, с начала и до конца сезонной активности животных поддерживались на уровне, всегда превышающем их потребности (рис. 7). Постоянное преобладание суточной величины усвоенной энергии над ее потребностями у малого суслика практически всецело определялось высоким относительным (в расчете на массу тела в степени 0.75) и абсолютным уровнем потребления ими корма. Такой уровень потребления корма обеспечивал им наиболее высокие темпы потребления энергии, питательных веществ и, соответственно, прирост массы тела в течение всего активного периода, составляющих в среднем по годам до 3.0 г в сутки, а в отдельные благоприятные периоды (середина мая) и до 6.5 г в сутки.

Для природных популяций растительноядных млекопитающих характерны весьма напряженные пищевые взаимоотношения с кормовой растительностью, в результате чего любые изменения урожая или питательной ценности растительности, несмотря на их кажущееся обилие, сразу же сказываются на потреблении энергии и состоянии особей популяции.

Суточная величина получаемой с кормом энергии в благополучные по кормовым условиям периоды обычно выше потребностей животных, что позволяет им накопить определенный запас питательных веществ и энергии. В неблагополучные по кормовым условиям периоды или в течение спячки животные частично или полностью используют резервы, которые были накоплены в благоприятные периоды года.

Так, малые суслики за время спячки ежедневно теряют в среднем от 0.13 до 0.50% (или 0.23–0.76 г) своей первоначальной массы (Калабухов, 1929; Ипатьева, 1968). Зная продолжительность летней спячки, которая для различных половых и возрастных групп изменяется от 30 до 120 дней, и зимней – около 120 дней, можно с большой долей вероятности рассчитать количество энергетических запасов (жира), необходимых для успешного завершения спячки. Зная массу сусликов без жировых запасов и суточные потери массы тела за указанные периоды спячки, можно определить минимальную массу животных, достаточную для успешного завершения спячки (табл. 2).

Анализ массы залегающих в спячку сусликов показывает, что лишь часть особей разных половых и возрастных групп (17–62%) достигает массы, необходимого для успешного завершения спячки (табл. 2), остальные, особи погибают от



**Рис. 7.** Сезонная динамика содержания энергии в потребленном корме (a), абсолютного потребления энергии (b), абсолютного потребления корма (e) и массы тела (c) у малого тушканчика (*Allactaga elater*) (I), дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) (II) и малого сулика (*Spermophilus pygmaeus*) (III) в естественных условиях. Горизонтальная прерывистая линия (d) – суточные потребности в энергии взрослых не размножающихся животных (кДж/ос./сутки). Y: a – содержание энергии в потребляемом корме (кДж/100 г сух. массы); b – абсолютное потребление энергии (кДж/ос./сутки); e – абсолютный уровень потребления корма (г – для I и II, кг – для III /сух. массы в сутки); c – динамика изменения массы тела (г – для I и II, кг – для III). X – сроки взятия проб, мес.

недостатка жировых ресурсов. Действительно, расчетная смертность – 58–65%, почти полностью совпала с фактической – 53–60%. Близкими

оказались расчетные и фактические величины численности вышедших из спячки суликов (табл. 2).

**Таблица 2.** Расчетный минимум массы тела, необходимый для зимней спячки, и фактические показатели массы тела перед спячкой у малого суслика (Абатуров, Магомедов, 1982)

Участки	Масса тела перед спячкой, г						Количество особей с необходимым минимумом массы тела, %			Смертность в спячке, %		Численность после спячки, %	
	фактический			расчетный минимум			Adultus ♂♂	Adultus ♀♀	Juvenis ♂♀	расчетная	фактическая	расчетная	фактическая
	Adultus ♂♂	Adultus ♀♀	Juvenis ♂♀	Adultus ♂♂	Adultus ♀♀	Juvenis ♂♀							
1	411 ± 14.4	276 ± 12.8	236 ± 11.9	380	309	261	62	53	35	59	58	140	143 ± 8.0
2	407 ± 18.8	294 ± 11.0	255 ± 8.7	392	309	261	50	51	36	61	53	80	96 ± 7.6
3	378 ± 31.1	273 ± 19.1	197 ± 7.5	363	298	256	44	39	39	58	55	28	30 ± 1.2
4	372 ± 11.4	310 ± 12.0	–	364	318	–	50	20	–	65	57	50	62 ± 5.2
5	354 ± 12.6	322 ± 6.5	–	362	318	–	45	29	–	64	60	36	42 ± 3.7
6	381 ± 12.4	251 ± 3.8	185 ± 6.9	356	311	261	45	17	40	63	60	23	25 ± 2.5

На уровне популяции годичный уровень запасенной энергии чаще всего оказывается очень близким или даже ниже годового уровня потребностей сусликов для их выживания. При равном распределении ресурсов между особями, обеспечивающем одинаковое накопление жира, большая часть особей популяции должна была бы погибнуть в период спячки. Это говорит и о том, что фактическая плотность популяции превышает реальную кормовую емкость местообитаний и такая ситуация характерна и для других популяций растительноядных млекопитающих.

Важнейшее регулирующее значение, обеспечивающее стабильность и устойчивость популяции растительноядных млекопитающих, имеет социальная разнокачественность особей, ее структурно-функциональная организация, обеспечивающая использование пространства и исключающая массовую гибель животных в условиях нехватки кормовых ресурсов. Иерархическая (этологическая) структура популяции обеспечивает перераспределение энергии внутри популяции – популяция поддерживает свой энергетический баланс путем дифференцированного использования энергии различными возрастными, половыми и генетическими группами (Абатуров, Магомедов, 1982, 1988; Магомедов, 1987; Магомедов и др., 2001б).

Широкий диапазон размеров индивидуальных участков, при высоких плотностях разделяется на две выраженные группы, одна из которых обладает крупными участками, другая мелкими (рис. 8). Можно предположить, что у особей, обладающих большими размерами участков или более продук-

тивными участками, наблюдаются и более высокие уровни питания.

Сопоставление распределения по размерам участков с распределением особей по массе тела показало, что к периоду максимального жиронакопления кривая распределения особей по массе полностью повторяет кривую распределения размера участков (рис. 9 I). Особи, находящиеся в левой части кривой от вертикальной сплошной линии не обеспечены необходимым для спячки количеством жира и, по-видимому, определяют процент гибели (указанный в табл. 2). Это подтверждается также и тем, что вышедшие из спячки особи не сохраняют прежнего распределения по массе и образуют уже единую группировку (рис. 9). В условиях низкой численности, выживают те особи, которые способны освоить и защитить более крупный участок или те, которые захватили более богатые по кормовым запасам участки.

Таким образом, социальная разнокачественность популяции – необходимое условие для поддержания стабильности популяции. Отсутствие такой дифференциации особей в популяции или низкий уровень ее развития должны сопровождаться значительными флуктуациями численности (полевки, лемминги и др.).

Благодаря таким и подобным им механизмам, плотность населения растительноядных млекопитающих всегда обнаруживает высокую степень корреляции с динамикой кормовых (энергетических) ресурсов в период их максимального развития. Так, численность сусликов практически линейно связана с урожаем их кормовой растительности ( $r = 0.932$ ;  $Y = -10.6 + 5.6x$ ;  $P < 0.001$ );

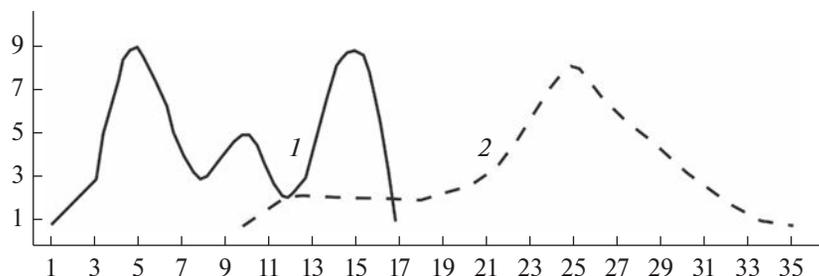


Рис. 8. Распределение суликов по размерам их индивидуальных участков в условиях высокой (1) и низкой плотности (2).  $Y$  – число особей;  $X$  – радиус участков, м.

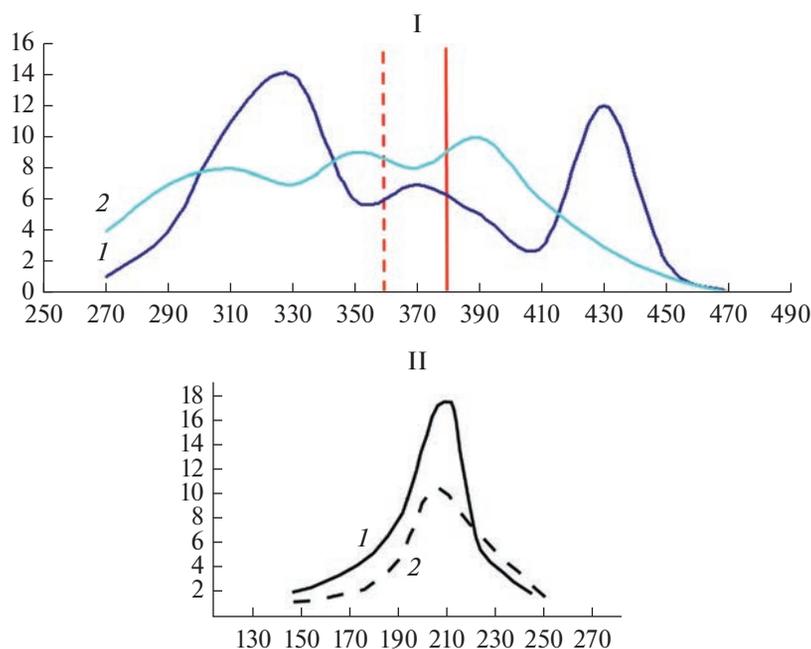


Рис. 9. Распределение самцов суликов по массе тела перед залеганием в спячку (I) в условиях высокой (1) и низкой плотности (2). Вертикальная штриховая линия показывает минимальный расчетный уровень массы, необходимый для успешного завершения спячки; вертикальная сплошная линия – фактический уровень, обеспечивающий выживание в спячке. Взрослые самцы после выхода из спячки (II).  $Y$  – число особей;  $X$  – масса особей, г.

плотность населения тарбаганчиков ( $r = 0.94$ ;  $Y = -6.28 + 1.31x$ ;  $P < 0.01$ ), большого ( $r = 0.89$ ;  $Y = -0.08 + 1.16x$ ;  $P < 0.01$ ) и малого тушканчика ( $r = 0.81$ ;  $Y = -2.97 + 1.144x$ ;  $P < 0.01$ ) в период их выхода из спячки также тесно коррелирует с урожаем кормов перед их залеганием в спячку; весенняя плотность гребенщиковой песчанки связана с валовым урожаем растений в осенне-зимний период ( $r = 0.79$ ;  $Y = 19.08 + 2.08x$ ;  $P < 0.09$ ); весенняя плотность хомяка Радде практически линейно связана ( $r = 0.998$ ;  $Y = 3.08 + 2.18x$ ;  $P < 0.001$ ) с долей (площадью) межевка склонов, где происходит основная нажировка животных после сбора зерновых на полях; абсолютная плотность отдельных половозрастных групп дагестанских туров в условиях Восточного Кавказа зависит от динамики площади южных склонов, основных зимних пастбищ

( $r = 0.80-0.96$ ;  $P < 0.01-0.001$ ) (Абатуров, Магомедов, 1982, 1988; Магомедов, Омаров, 2000; Магомедов, Ахмедов, 2000; Магомедов и др., 2001а).

В целом, зимняя смертность – один из важнейших процессов корректировки численности и адаптивной структурной перестройки популяции к условиям кормовой обеспеченности, но не единственный механизм регуляции численности и сохранения устойчивости популяций.

Для всех рассматриваемых нами видов известны три периода, в которые уровень смертности всегда скачкообразно возрастает и практически целиком определяется характером их энергетического обеспечения: зимний период для всех половозрастных групп, периоды молочного питания и перехода молодняка на самостоятельное питание.

**Таблица 3.** Смертность молодых особей гребенщиковой песчанки 1-го помета за летний период

Годы	Плотность населения, ос/га			Смертность, %		
	эмбрионов	вышло из нор	после перехода на самостоятельное питание	в период молочного питания	в период перехода на самостоятельное питание	всего от новорожденных
Межбарханные депрессии						
1987	28.7 ± 2.3	30.4 ± 3.5	23.2 ± 1.1	0	<b>23.7</b>	23.7
1988	53.0 ± 3.4	20.0 ± 3.4	8.4 ± 0.4	62.3	<b>58.0</b>	83.2
1989	37.6 ± 2.6	33.5 ± 1.1	17.4 ± 1.2	10.9	<b>48.1</b>	53.7
1990	32.0 ± 2.5	20.5 ± 3.3	8.8 ± 0.4	35.9	<b>57.0</b>	72.5
Песчаная степь						
1987	19.0 ± 1.2	18.4 ± 3.3	11.3 ± 0.7	3.2	<b>38.6</b>	40.5
1988	38.0 ± 2.7	11.2 ± 2.1	3.8 ± 0.2	70.5	<b>66.1</b>	90.0
1989	18.4 ± 1.6	10.7 ± 2.9	4.8 ± 0.3	41.8	<b>55.1</b>	73.9
1990	26.2 ± 2.0	13.3 ± 2.9	5.9 ± 0.3	49.2	<b>55.6</b>	77.4

О высоком уровне зимней смертности, связанной с недостатком кормов или в период молочного питания, связанного с нарушением лактации при недостатках кормов в природе, хорошо известно. До настоящего времени остается мало изученной смертность в период перехода молодняка на самостоятельное питание и ее роль в регуляции численности.

Оказалось, что важнейшее регулирующее значение в динамике численности растительноядных млекопитающих имеет смертность молодняка в период их непосредственного перехода на самостоятельное питание. Высокий уровень гибели животных на данной короткой жизненной стадии, обнаруженный нами практически для всех исследованных видов, говорит о чрезвычайной важности этого периода жизни для популяций растительноядов (табл. 3) (Магомедов, 1995).

Показано, что в отличие от хищных, переход с высокопитательной молочной диеты на растительную (отличающаяся низкой перевариваемостью, питательностью, меньшей скоростью прохождения через пищеварительный тракт и т.д.) при относительно высоких потребностях в энергетических и пластических материалах молодых животных связан со значительным обострением проблем их энергетического баланса.

Как показали наши исследования, на примере различных видов растительноядов, в частности тушканчиков, именно качественный состав диеты в этот период обнаруживает высокий уровень связи с интенсивностью смертности молодых в период перехода их на самостоятельное питание ( $r = 0.944-0.987$ ;  $y = 431.0 - 0.87x$ ;  $P < 0.01-0.001$ ).

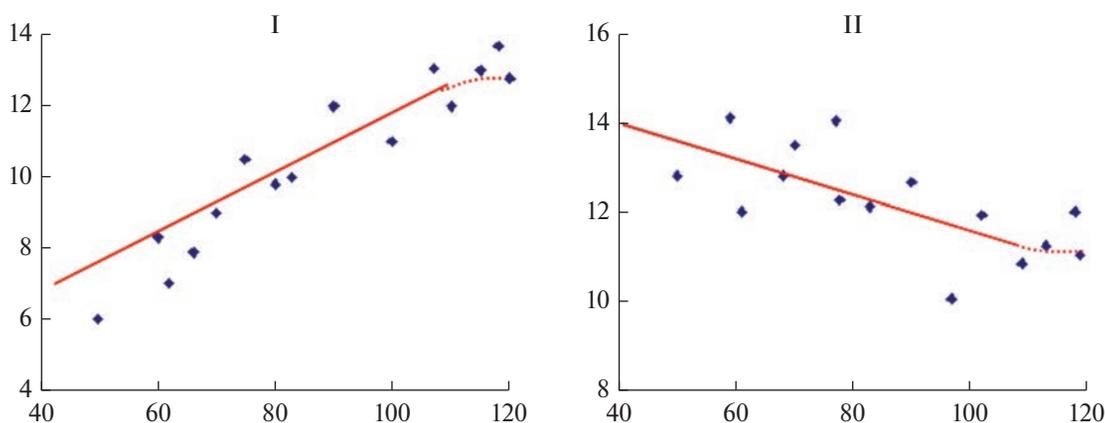
Так, у большого тушканчика, при изменении питательности потребляемого корма с 475 до 400 кДж/100 г сух. массы, интенсивность смерт-

ности молодых возрастает от 18 до 80% и у малого тушканчика, при изменении питательности корма с 520 до 375 кДж/100 г сух. массы, интенсивность смертности молодых возрастает от 5% до 63% (Магомедов, 1995).

Это хорошо прослеживается не только у грызунов, но и у копытных. Так, смертность молодняка горных баранов (*Ovis dallii dallii*, *O. canadensis*) в возрасте от 6 мес. до 1 года составляет от 19.9 до 90.0%, тогда как смертность взрослых в течение 9 последующих лет не превышает 4.66% (Deevey, 1947, Festa-Bianchet, 1988), соответственно, у тара (*Hemitragus Jemlahicus*) соотношение смертности от 6 мес. и до 1 года и от 1 года до 9 лет составляет от 53.2 к 22.2% (Caugley, 1966), у архаров (*Ovis ammon*) – от 71.0 к 39.2% (Коршунов, 1988), у лосей (*Alces alces*) – от 30.5 до 52.3% против 13.0–15.0 (Росоловский и др., 1988; Лопатин, Росоловский, 1988), у дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) – от 38.9 до 20.3% (Магомедов и др., 2001в) и у безоарового козла (*Capra aegagrus turcomenica*, *C. aegagrus caucasica*) – от 32–60% против 15–32% (Коршунов, 1988; Магомедов и др., 2014).

Механизмы этого явления кроются в разной реакции различных возрастных групп животных на различные по качеству корма. Так, к примеру, максимальная величина потребления одного и того же вида корма у песчанок в условиях его избытка закономерно возрастает с увеличением массы тела (возраста) и в диапазоне 50–100 г носит прямолинейный характер (рис. 10).

Дальнейшее увеличение массы тела (выше 100 г) не ведет к существенному росту потребления и связано, очевидно, с завершением линейного роста желудочно-кишечного тракта у взрослых животных. Абсолютная величина потребления корма у взрослых особей в 1.5–2.0 раза выше, чем у моло-



**Рис. 10.** Зависимость интенсивности потребления корма от массы тела ( $X$ ): I – абсолютное потребление, граммов сухого вещества на 1 особь в сутки ( $r = 0.921$ ;  $P < 0.001$ ;  $Y = 2.68 + 0.089x$ ); II – относительное потребление, г/сух. вещества на 100 г массы тела в сутки ( $r = -0.65$ ;  $P < 0.05$ ;  $Y = 15.5 - 0.037x$ ).

дых, а относительный уровень потребления (на 100 г массы тела) при этом у взрослых животных оказывается в 1.1–1.3 раза ниже, чем у молодых животных (рис. 10).

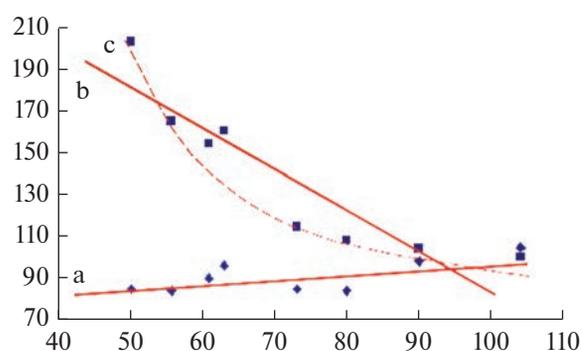
Представляет интерес выяснение вопроса о соотношении величины потребления энергии с их потребностями у песчанок. Наши исследования показали, что абсолютные потребности в энергии, соответствующие общим энергетическим тратам организма у молодых особей (масса тела 50–60 г) и у взрослых особей (масса тела 80–100 г), практически не отличаются: затраты энергии на поддержание постоянной массы тела (при температуре 19°) у тех и других оказались практически одинаковыми и изменялись в пределах 96–105 кДж в сутки на одну особь (рис. 11а).

Из этого следует, что абсолютная величина потребления корма молодыми особями должна не только не уступать таковой у взрослых особей, но даже существенно превышать ее, так как у молодых часть энергии и пластических веществ тратится на рост тела. Между тем интенсивность их питания в расчете на особь уступает взрослым. При меньшей интенсивности питания относительные потребности в энергии (на 100 г массы тела) у молодых животных оказываются в 1.5–2.0 раза выше, чем у взрослых (рис. 11б, 11с). Эта разница в относительно большей потребности в энергии у молодых не компенсируется за счет более высокого уровня их питания, который лишь в 1.1–1.3 раза превышает таковой у взрослых (рис. 10).

Расчеты показывают, что у молодых величина получаемой с кормом энергии, затрачиваемой только на поддержание постоянной массы тела (без учета использования части пластических веществ на рост), должна быть в этом случае хотя бы в 1.4–1.7 раз (или на 40–70%) выше, чем у взрослых животных. Поскольку уровень потребления корма – величина ограниченная, более высокие

потребности молодых могут быть удовлетворены только за счет потребления более высококачественного корма. Как показали наши опыты, положительные привесы тела молодых особей (50–60 г) отмечаются только при содержании их на высококалорийных рационах, в состав которых, помимо зерна, включены сочные или зеленые корма. Для более старших возрастных групп (70–80 г) этих ограничений меньше, а у взрослых зверьков (90–110 г) положительные привесы отмечаются практически на всех рационах.

Из этих данных следует, что более низкие абсолютные величины потребления корма молодыми животными по сравнению со взрослыми при их одинаковых потребностях в энергии обуславливают более высокие требования молодых к качеству (питательности) потребляемого корма, даже если этот корм находится в избытке. Очевидно, в природе, где качество кормов чаще всего не



**Рис. 11.** Зависимость потребности в энергии ( $Y$ ) от массы тела ( $X$ ) у гребеншиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*): а – абсолютные потребности (кДж/ос./сутки); б – относительные потребности (кДж/на 100 г массы тела в сутки) ( $r = -0.964$ ,  $y = 283 - 1.83x$ ;  $P < 0.001$ ); в – то же в кДж/ $M^{0.75}$  ( $y = 9134.82 M^{-0.977}$ ).

**Таблица 4.** Обеспеченность пищей, поток энергии и размножение тарбаганчика на различных опытных участках в летний период

Годы исследования по 2-м комплексам	Плотность популяции, ос/га	Запас кормов на 1 особь, кг	Суточное потребление энергии, кДж/особь	Суточные потребности в энергии, adultus кДж/особь	Доля размножающихся самок, %	
					Adultus	Juvenis
1982	8.4 ± 1.6	95.0	64.6	63.0 ± 3.7	66.6	13.3
1983	11.3 ± 3.7	37.0	50.4		41.7	0.0
1984	10.7 ± 1.9	63.0	68.7		72.4	20.0
1985	4.6 ± 0.42	235.0	70.4		85.0	50.0
1986	2.7 ± 0.54	22.0	52.4		30.3	13.7
1982	49.0 ± 6.25	34.0	55.5	63.0 ± 3.7	35.3	20.5
1983	65.7 ± 10.6	10.0	51.4		12.5	0.0
1984	16.0 ± 1.15	34.0	60.6		50.0	25.0
1985	8.0 ± 0.43	168.0	68.3		77.0	35.0
1986	6.3 ± 0.37	103.0	66.5		65.0	30.0

достигает затребованных молодыми организмами необходимых значений, что во многом определяет их выживаемость в период перехода на самостоятельное питание.

Адаптацией к зимнему дефициту кормов и энергии, в крайнем ее выражении является зимняя спячка. Хорошо известно также явление снижения интенсивности питания и общего метаболизма зимой у копытных, позволяющее им в значительной степени снизить экономическую зависимость в период зимнего дефицита кормов. Это хорошо прослеживалось у взрослых туров и безоаровых козлов, слабее для неполовозрелых особей и совсем не наблюдалось у молодых животных – годоводок (Магомедов, Яровенко, 1997; Магомедов и др., 2014). Очевидно, у молодых животных, такие адаптации, связанные со снижением уровня зимнего метаболизма, проявляются только со второго года жизни. Последнее имеет важнейшее значение в регуляции плотности их населения, т. к. в зависимости от дефицита зимних кормов, в первую очередь, гибнут молодые животные и тем больше, чем выше дефицит кормов.

Весьма важно напомнить, что рассмотренные зависимости между потоком энергии и ее потреблением в природе определяются не общим количеством кормов на единице площади пастбища, а его долей, приходящейся на каждую особь и, таким образом, оказывается тесно связанной с плотностью населения животных. Отсюда адекватное кормовым ресурсам изменение числа животных на единице территории является важнейшим механизмом поддержания устойчивости популяций.

В настоящее время накоплено достаточное количество данных, свидетельствующих о том, что плодовитость животных во многом определяется условиями их питания и упитанностью. Такая зависимость хорошо известна в природе и обнаруживается практически для всех видов позвоночных и беспозвоночных животных. Такая связь размножения с количеством потребляемой энергии у земляного зайчика (*Pygeretmus pumilio*) демонстрирует табл. 4 (Магомедов, Гимбатов, 1991).

Как видно из таблицы, средние величины потребления энергии, складывающиеся из суточного количества потребленного корма и его энергетической ценности, колебались в различные годы и на различных участках в период, предшествующий размножению от 50.42 до 70.42 кДж в сутки на одну особь и отклонялись в ту или иную сторону от их суточных потребностей, составляющих, по нашим оценкам, около 63 кДж в сутки на одну особь.

Как показывает табл. 4, средние величины потребления энергии на уровне популяции в неблагоприятные годы или при высокой исходной численности животных, практически всегда были ниже их суточных потребностей. В этих условиях в размножении участвуют только особи, обитающие или захватывающие более богатые кормовые участки и, благодаря этому, способные стабильно поддерживать необходимый уровень энергетического баланса. Молодые, не имеющие еще социального статуса, часто всего вообще исключались из размножения.

Сопоставление интенсивности размножения тарбаганчиков в летне-осенний период с показа-

телями потребления ими энергии (кДж/особь сутки) в эти же периоды в различные годы и на различных участках обнаруживает высокую степень корреляции этих показателей, как для взрослых, так и для молодых особей ( $r = 0.81-0.94$ ;  $P < 0.01$ ) (Магомедов, Гимбатов, 1991). Показано также, что в летний период, интенсивность размножения не связана с упитанностью животных, как это отмечалось при выходе их из спячки, что объясняется тем, что поступающая в организм энергия в летний период направляется на размножение, а не на накопление (Кряжмский, 1988; Gurnell, 1975; Pettigo, Bronson, 1983).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, трофическими отношениями пронизаны все стороны функционирования особей и популяции в целом и определяется это, в первую очередь, тем, что кормовые ресурсы и энергетическая обеспеченность животных в природе оказываются всегда ограниченными и их энергетический баланс в природе носит весьма напряженный характер. Скорость поступления корма, питательных веществ и энергии в популяциях растительных ограничена и определяется динамикой условий среды и в соответствии с реальным ее потоком в популяцию распределяется на те или иные формы экологических процессов согласно иерархии компонентов энергетического бюджета (основной обмен, терморегуляция, активность, размножение, создание резервов, выживаемость, и т.д.).

Особенностью энергетического фактора необходимо считать непрерывность его действия во времени, что связано с необходимостью поддержания положительного энергетического баланса в каждый определенный промежуток жизненного цикла, независимо от интенсивности действия других факторов. Это выдвигает энергетическую составляющую, через трофические отношения, в число важнейших регулирующих факторов среды.

О важности кормового фактора говорит и наибольшее число адаптаций самого разного уровня, связанных с трофо-энергетической обеспеченностью и необходимостью поддержания положительного энергетического баланса у животных: это и лабильность различных форм суточной активности, ведущей из которых является пищевая активность; различная специализация и избирательность питания видов и в то же время ее высокая пластичность; разнообразие морфофункционального устройства пищеварительного аппарата и наличие различных типов внутренних цепей питания, во многом объясняющих саму возможность существования растительных на клетчатковых кормах; различные формы запасаания кормов и переживание неблагоприятных по кормовым параметрам периодов жизни в спячке; защита

кормовых участков и пространственно-функциональная структурированность, кормовые миграции и др. Именно энергетические адаптации на тканевом уровне, возникающие на фоне постоянного дефицита корма в природе, имеют определяющее значение в видообразовании.

Перераспределение ресурсов во многом смягчает или даже исключает отрицательное влияние постоянного дефицита кормовых ресурсов, чаще всего наблюдающегося в природе. За счет этого виды всегда имеют дополнительный ресурс кормов и в этом смысле страхуются от резких изменений кормовых условий. За счет такого механизма достигается максимальное использование имеющихся запасов корма, и оптимизируется величина смертности в популяции.

Трофо-энергетический подход и принципы экологического энергетического баланса в исследованиях популяций и биоценозов необходимо использовать в качестве одного из ведущих, позволяющих связать основные популяционные параметры и процессы, определяющие динамику, с конкретными экологическими условиями. Именно энергетический баланс организма выступает в качестве универсального интегрального показателя эффективности адаптационных возможностей организма к средовым факторам в каждый момент его жизненного цикла.

В естественных условиях кормовые ресурсы среды чаще всего ограничены, и за счет самых разнообразных механизмов регуляции смертности, плодовитости и миграционной активности плотность популяции животных, как правило, обнаруживает строгое соответствие с величиной этих кормовых ресурсов и их многолетней динамикой. От степени развитости этих механизмов и пределов естественных колебаний уровня кормовых ресурсов во многом зависит динамика популяции.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 285 с.
- Абатуров Б.Д. Критические параметры качества растительных кормов для сайгаков (*Saiga tatarica*) на естественном пастбище в полупустыне // Зоол. журн. 1999. Т. 78. Вып. 8. С. 999–1010.
- Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84. Вып. 10. С. 1251–1271.
- Абатуров Б.Д. Питание и кормовые ресурсы диких растительных млекопитающих в степных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 208 с.
- Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В., Магомедов М.-Р.Д., Петелин Д.А., Фекаду Кассе. Оценка кормовой обеспеченности диких копытных в сухой сезон на луго-

- вых пастбищах Эфиопии // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 3. С. 439–450.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д. Зависимость смертности малых сусликов от плотности популяции и обеспеченности кормом // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 6. С. 890–900.
- Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 2. С. 223–233.
- Абатуров Б.Д., Скопин А.Е. Злаки и разнотравье на степных пастбищах, их токсические свойства и сравнительная роль в питании растительноядных млекопитающих // Журн. общей биол. 2019. Т. 80. № 3. С. 226–237.
- Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е. Интенсивность питания и переваримость кормов у сайгаков // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 12. 1982. С. 1870–1881.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Особенности функционирования травяных экосистем (некоторые итоги работ МБП в СССР и других странах) // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 1. С. 34–52.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. 470 с.
- Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш.шк. 1979. 368 с.
- Дольник В.Р. Поток энергии в организме и энергетическая модель гомойотермных животных // Экология. 1980. № 6. С. 5–14.
- Дольник В.Р. Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц. В кн.: Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л.: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1982. Вып. 113. С. 3–37.
- Зайкова В.А. Динамика луговых сообществ. Л.: Наука, 1980. 216 с.
- Ивлев В.С. Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // Зоол. журн. 1944. Т. 23. Вып. 4. С. 139–145.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 1955. 252 с.
- Ипатьева Н.В. Факторы, влияющие на выживаемость сусликов в период спячки и на их размножение. Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1968. 21 с.
- Калабухов Н.И. Летняя спячка сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall и *C. fulvus* Licht) // Тр. лабор. exper. биол. Моск. зоопарка. 1929. Т.5. С.163–177.
- Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. Вып. 6. С. 417–434.
- Коришонов В.М. Структура стада горных копытных Центрального Копетдага и ее динамика. М.: Наука, 1988. С. 79–95.
- Крәжымский Ф.Б. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 5–32.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 185 с.
- Лопатин В.Н., Магомедов М.-Р.Д. Математического моделирование динамики популяции малого суслика в полупустыне // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 5. С. 702–711.
- Лопатин В.Н., Росоловский С.В. Демографический анализ и его использование для оценки состояния популяции // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 24–39.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Иностранная литература, 1957. 404 с.
- Магомедов М.-Р.Д. Изучение интенсивности питания малого суслика // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 12. С. 1813–1817.
- Магомедов М.-Р.Д. Половая структура популяций некоторых зимоспящих видов грызунов // Экология. 1987. № 2. С. 13–20.
- Магомедов М.-Р.Д. Интенсивность питания и переваримость кормов у серебристой полевки // Сб. “VII Всесоюзн.совещ. по грызунам”. Нальчик, 1988. С. 76–77.
- Магомедов М.-Р.Д. Зависимость питания и состояния популяций тушканчиков от динамики кормовых ресурсов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 6. С. 824–835.
- Магомедов М.-Р.Д. Зависимость смертности от обеспеченности кормом и естественные механизмы регуляции численности в популяциях тарбаганчиков // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 3. С. 124–132
- Магомедов М.-Р.Д. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих. Дис. докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1995. 427 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г. Закономерности формирования демографической структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blyth) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 4. С. 461–470.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Е.Г., Яровенко Ю.А. Дагестанский тур (популяционные и трофические аспекты). М.: Наука, 2001а. 138 с.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р. Интенсивность питания и потребности в кормах и энергии у гребеншиковой песчанки // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 3. С. 96–104.
- Магомедов М.-Р.Д., Ахтаев М.-Х.Р. Зависимость питания и состояния популяции гребеншиковой песчанки от динамики кормовых ресурсов // Зоол. журн. 1993. Т. 72. Вып. 2. С. 101–111.
- Магомедов М.-Р.Д., Гасанова С.М., Хашаева М.Г. Зависимость качественного состава содержимого желудка и фекалий растительноядных млекопитающих от качества их кормовых // Экология. 1996. № 5. С. 355–360.
- Магомедов М.-Р.Д., Гимбатов Г.Б. Зависимость интенсивности размножения тарбаганчиков (*Allactagulus pygmaeus*) от условия питания // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 3. С. 119–127.
- Магомедов М.-Р.Д., Магомедов М.Ш. Сравнительная оценка интенсивности питания лесной сони (*Dryomys nitedula*) и желтобрюхой мыши (*Apodemus fulvipectus*) в связи с особенностями их сезонной ак-

- тивности // Зоол. журн. 2008. Т. 87. Вып. 6. С. 748–753.
- Магомедов М.-Р.Д., Муртазалиев Р.А. Влияние выпаса на продуктивность и структуру растительности пастбищных экосистем Терско-Кумской низменности // Аридные экосистемы. 2001. Т. 7. № 14–15. С. 39–47.
- Магомедов М.-Р.Д., Муртазалиев Р.А., Яровенко Ю.А., Ахмедов Э.Г., Омаров К.З., Насрулаев Н.И. Структура и динамика важнейших компонентов ресурсных сообществ высокогорных экосистем Восточного Кавказа // Сборник статей “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”, М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 69–86.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. № 4. С. 39–45.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus Raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 3. С. 123–133.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus Raddei* (Rodentia, Cricetidae). Сообщение 1. Использование пространства в летний период // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 12. С. 1457–1464.
- Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З., Гасанова С.М. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus Raddei* (Rodentia, Cricetidae). Сообщение 2. Регуляция зимней смертности // Зоол. журн. 2001б. Т. 80. № 1. С. 90–96.
- Магомедов М.-Р.Д., Субботин А.Е. Изучение интенсивности питания тушканчиков // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 5. С. 731–737.
- Магомедов М.-Р.Д., Таракановский А.А. Интенсивность потребления пищи и поедание фекалий полевой Брандта // Сб. “VII Всесоюз. совещ. по грызунам”. Нальчик, 1988. С. 75.
- Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blyth) в неволе // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 2. С. 243–250.
- Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А. Трофо-энергетические связи дагестанского тура *Capra cylindricornis* (Artiodactyla, Bovidae) с пастбищными экосистемами высокогорий Восточного Кавказа // Зоол. журн. 1998. Т. 77. Вып. 4. С. 465–474.
- Магомедов М.-Р.Д., Яровенко Ю.А., Насрулаев Н.И. Качественная и количественная характеристика питания безоарового козла (*Capra aegagrus*) на Восточном Кавказе // Зоол. журн. 2015. Том 94. Вып. 3. С. 345–351.
- Межжерин В.А. Концепция энергетического баланса в современной экологии // Экология. № 5. 1987. С. 15–22.
- Россоловский С.В., Попова Т.В., Приклонский С.Г., Зыков К.Д., Пузаченко Ю.Г. Статистический анализ структуры и динамики популяции лося в Окском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 40–62.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Сушеня Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 206 с.
- Шварц С.С. Популяционная структура биоценоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1971. № 4. С. 485–495.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса // Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. филиала АН СССР. 1969. Т. 65. С. 5–198.
- Шмидт–Ниельсен К. Как работает организм животного. М.: Мир, 1976. 141 с.
- Шмидт–Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Т. I, II. 785 с.
- Щупанов Н.А. Некоторые аспекты устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. № 1. С. 73–87.
- Ханин М.А., Дорфман Н.Л., Бухаров И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука, 1978. 256 с.
- Batzli G.O., Jung H.G., Guntenspergen G. Nutritional ecology of microtine rodents: linear forage-rate curves for brown lemmings // Oikos. 1981. 37. P. 112–116.
- Brody S. Bioenergetics and growth. N.Y.: Reinold, 1945. 1023 p.
- Caughley G. Mortality patterns in mammals // Ecology. 1966. Vol. 47. P. 206–218.
- Crawley M.J. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions // Studies in ecology. Blackwell scientific publications, L., 1983. V. 10. 437 p.
- Deevey E.S. Life tables for natural populations of animals // Quart. Rev. Biol. 1947. V. 22. P. 283–314.
- Kalela O. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. 1962. V. 4. № 66. P. 1–38.
- Keith L.B. Role of food in hare population cycles // Oikos. 1983. 40. № 3. P. 385–395.
- Festa–Bianchet M. Birthdate and survival in bighorn lambs // J. Zool. 1988. № 4. P. 653–661.
- Gorecki A. Metabolic rate and energy budgets in the bank vole // Acta Theriol. 1968. V. 13. № 25. P. 341–365.
- Grodziński W., Wunder B.A. Ecological energetics of small mammals. In: Small mammals: their productivity and population dynamics / Ed. Golley F.B., Petruszewicz K., Ryszkowski L. Cambridge; L.; N.Y.; Melbourne, 1975. P. 173–204.
- Gurnell J. Notes on the activity of wild wood mice, *Apodemus sylvaticus*, in artificial enclosures // J. Zool. 1975. V. 175. № 2. P. 23–33.
- Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // Canadian Entom. 1959. V. 91. P. 385–398.

- Holling C.S.* The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Mem. Entomol. Soc. Canada, 1965. № 45. P. 1–60.
- Laine K.* Long-term Variations in Plant Quality and Quantity in Relation to Cyclic Microtine Rodents at Kilpisjärvi, Finnish Lapland // Acta Univ. Oulu. 1988. A. № 198. P. 1–33.
- Perrigo G., Bronson F.H.* Foraging effort, food intake, fat deposition and puberty in female mice // Biol. Reprod. 1983. V. 29(2). P. 455–463.
- Perrin M.R., Swanepoel P.* Breeding biology of the bushveld gerbil *Tatera leucogaster* in relation to diet, rainfall and life history theory // S. Afr. J. Zool. 1987. V. 22. № 3. P. 218–227.

## **Trophic-Energetic Bases of Functioning and Stability of Natural Populations of Herbivorous Mammals**

**M.-R. D. Magomedov<sup>#</sup>**

*Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, M.-Gadzhiev str., 45, Makhachkala, Daghestan, 367000 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: mmrd@mail.ru*

Using the example of various groups of herbivorous mammals, it is shown that the spatial, seasonal and long-term dynamics of energy resources directly affects the level of their consumption by animals, determines changes in the intensity of reproduction, mortality and migration processes, and, ultimately, the state and stability of populations. The supply of nutrients and energy is initially limited, that determines certain forms of ecological processes according to the hierarchy of components of the energy budget. The energy balance of the organism acts as a universal integral indicator of the effectiveness of the adaptation capabilities of the organism to environmental factors at every moment of its life cycle.

*Keywords:* herbivorous mammals, nutrition, energy balance, condition of individuals, mortality, reproduction, population stability

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ПОПУЛЯЦИЯ

УДК 574.38(574.91)

### МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ САМЫХ ОПАСНЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ ТОП-100 РОССИИ: ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ КОНСЕРВАТИЗМА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

© 2023 г. В. Г. Петросян\*, @, Ф. А. Осипов\*, И. Ю. Фенева\*, Н. Н. Дергунова\*, Л. А. Хляп\*

\* Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: petrosyan@sevin.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Концепция экологических ниш играет важную роль для предсказания потенциального распространения видов в инвазионном ареале и разработки стратегий управления инвазионным процессом. Для проверки гипотезы консерватизма ниш мы использовали математические модели экологических ниш 100 самых опасных инвазионных видов России. Показано, что положение ниши в пространстве предикторных (климатических) переменных в инвазионной и нативной частях ареала сходно для большинства видов, в новом регионе наблюдается очень ограниченное расширение ниши. Ключевые механизмы, определяющие сохранение ниш увеличивают нашу уверенность в пригодности предложенных моделей для прогноза реакции видов на глобальные изменения климата.

*Ключевые слова:* консерватизм ниш, инвазионные виды, модели экологических ниш, изменения климата

DOI: 10.31857/S102634702360022X, EDN: VHADJX

#### ВВЕДЕНИЕ

Проблема биологических инвазий является одной из острых экологических проблем во многих странах мира. Она признана глобальной угрозой биоразнообразию, функционированию экосистем и экономическому развитию (Elliott, 2003; Kovac *et al.*, 2010; Bradshaw *et al.*, 2016; Seebens *et al.*, 2018). Глобализация, продолжающиеся изменения климата, увеличение транспортных потоков ускорили темпы вселения инвазионных видов (ИВ) до беспрецедентных величин и позволили им преодолеть фундаментальные биогеографические барьеры (Seebens *et al.*, 2017). Вселение чужеродных видов оказывает отрицательное влияние на среду – реципиента, где ИВ могут конкурировать с аборигенными видами и/или способны их вытеснять, участвовать в процессах гибридизации, существенно воздействовать на структуры и функции наземных и водных экосистем, причиняя существенный урон биоразнообразию (Самые опасные..., 2018). ИВ также оказывают существенное влияние на здоровье населения и на различные аспекты экономики (гидроэнергетику, сельское, лесное, рыбное и охотничье хозяйство и др.) (Самые опасные..., 2018). Признавая эти воздействия, страны мира взяли на себя обязательство разрабатывать и внедрять научно-обоснованные

политики и стратегии биобезопасности (Wittenberg, Cock, 2001; Clout, Williams, 2009).

В 2018 г. группа российских специалистов подготовила перечень 100 самых опасных ИВ России. Информация об этих видах, представляющих наибольшую опасность для экосистем и здоровья населения России, обобщена в коллективной монографии (Самые опасные..., 2018). В перечень включены 100 ИВ из 6 царств современной биоты: Bacteria, Chromista, Fungi, Plantae (сосудистые растения), Protozoa (альвеоляты), Animalia (гребневики, нематоды, моллюски, членистоногие – ракообразные и насекомые, хордовые – асцидии, лучеперые рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие). Для каждого вида приведен очерк с описанием систематического положения и основных синонимов названия вида, нативной (исторической) и инвазионной частей ареала, местообитаний, особенностей биологии, основных воздействий на аборигенные виды, экосистемы и человека, методов контроля; созданы оригинальные географические карты, отражающие основные черты инвазионного процесса. В зависимости от имеющихся данных, на картах показано распространение вида (весь ареал, Евразийская часть или только Российская часть).

Внедряясь в новые регионы и осваивая порой обширные новые пространства, инвазионные ви-

ды оказались уникальной моделью для изучения и решения одного из актуальных биологических вопросов – консерватизма экологических ниш – фокуса многих современных экологических и эволюционных исследований (Sax *et al.*, 2013; Guisan *et al.*, 2014; Sexton *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2020a). Широкое использование концепции экологических ниш связано с ключевой ролью этой концепции для выявления ряда сложных механизмов на стыке различных научных направлений. Например, оценка видовых ниш может помочь выявить закономерности распределения видов на локальном, региональном и глобальном уровнях (Wiens, Graham, 2005; Rolland *et al.*, 2018), темпы видообразования и исчезновения (Sexton *et al.*, 2017; Warren *et al.*, 2008), механизмы, лежащие в основе симпатрического и аллопатрического видообразования (Peterson *et al.*, 1999; Peterson, Holt, 2003), адаптаций видов к различным условиям окружающей среды (Wiens *et al.*, 2009; Tingley *et al.*, 2014), проверки гипотезы географического партеногенеза в сетчатой эволюции (Petrosyan *et al.*, 2019a; Petrosyan *et al.*, 2020b) и др.

В теории биологических инвазий концепция экологических ниш может играть важную роль для разработки методов и инструментов для сохранения биоразнообразия, и стратегий управления инвазионным процессом (Sax *et al.*, 2013, Самые опасные..., 2018). Центральное место в этой области занимают модели, в основе которых лежит учение об экологических нишах (ecological niche models, ENM, и species distribution model, SDM). Такие модели широко используются для прогнозирования потенциальных рисков инвазии или будущих темпов вымирания (Wiens *et al.*, 2009; Guisan *et al.*, 2014). При этом успешность и обоснованность результатов моделирования зависят от выполнения ограничений (предположений), которые заложены в основу этих моделей. Одно из ключевых предположений для примененных моделей ENM и SDM заключается в том, что виды сохраняют или очень медленно изменяют экологические ниши в пространстве и времени (т.е. выполняются условия гипотезы консерватизма ниш). Это означает, что в новых географических регионах и периодах времени виды выбирают те же условия окружающей среды, что и ранее (Pearman *et al.*, 2008; Petitpierre *et al.*, 2012). Хотя в литературе существуют споры относительно выводов о консерватизме и закономерностях динамики ниш, тем не менее, последние обобщающие исследования (Liu *et al.*, 2020a), проведенные на основе эмпирических данных для 434 ИВ, позволили утверждать, что существует очень ограниченное расширение инвазионных ниш видов по сравнению с нативными. Эти результаты подтверждают гипотезу консервативности ниши в целом. Известны случаи сдвига ниш и отклонения от гипотезы консерватизма с использованием

общей концепции (Liu *et al.*, 2020a) для ряда видов островных эндемиков рептилий и амфибий (Stroud, 2020; Liu *et al.*, 2020b).

Общее утверждение о том, что консервативность ниш в целом выполняется (Liu *et al.*, 2020a), потребует проверку гипотезы в каждом отдельном случае для каждого инвазионного вида в отдельности. Знание характера изменения ниш имеет решающее значение для разработки эффективных стратегий сохранения биоразнообразия, а данные о размещении видов в нативной и инвазионной частях ареалов совместно с климатическими данными предоставляют уникальную возможность для ответа на вопрос: сохраняют ли виды ниши и как реагируют на изменения климата? Важность проверки консерватизма в каждом конкретном случае объясняется влиянием огромного количества абиотических и биотических (конкуренции, хищников, паразитов) факторов при вселении вида в новую географическую среду. В процессе вселения и натурализации вида в новой среде инвазивные виды либо сохраняют, либо расширяют, либо сужают пространство своей ниши в результате изменений реализованной ниши под влиянием вышеуказанных факторов (Pearman *et al.*, 2008). Кроме этих факторов на реализованную нишу также могут оказывать влияние существующие ограничения по распространению (например, географический барьер или фрагментация среды обитания). Различные аспекты истории инвазии видов, такие как срок давности вселения и динамика размножения, также могут оказывать влияние на формирование реализованных ниш (Pili *et al.*, 2020). В этой работе мы сосредотачиваемся на реализованных нишах, потому что все точки находок вида, выявленные в инвазионной и нативной частях ареала, уже учитывают влияние различных факторов и позволяют проверить гипотезу консерватизма. С этой точки зрения, накопленные нами наборы данных для ИВ (ТОП-100 России) могут внести существенный вклад в понимание и выполнение проверки ключевой гипотезы экологических и эволюционных исследований – консерватизма видовых ниш.

В нашем исследовании рассматривается ключевой вопрос – сохраняют ли виды в инвазионных частях их ареала ту же климатическую нишу, что и в нативной части. В качестве модельных видов использовали все виды из списка ТОП-100 России. Для достижения цели решались следующие задачи: 1) создание векторных данных точек находок изучаемых видов в нативной и инвазионной частях ареала; 2) создание растровых данных слоев климатических переменных, и дополнительно переменных морской среды, в нативной и инвазионной частях ареалов наземных, пресноводных и морских видов; 3) создание моделей экологических ниш для оценки перекрытия, сходства, сдвига, расширения и ширины ниш ИВ.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения анализа был использован комплексный подход, состоящий из 3 этапов: (1) подготовка набора векторных данных точек находок и растровых данных предикторных переменных среды обитания наземных и водных видов; (2) построение моделей экологических ниш (ENM) в пространстве главных компонент (РСА) и оценка основных метрик экологических ниш; (3) проверка гипотезы консерватизма климатических ниш на основе сравнительного анализа экологических ниш в инвазионной и нативной частях ареала.

### Подготовка набора точек находок (ТН) инвазионных видов и растровых слоев предикторных переменных

Для создания векторной базы данных (ВБД) в среде ArcGIS Desktop 10.6.1 ТН видов использовали собственные полевые наблюдения, а также музейные и литературные данные: локалитеты музейных образцов из Зоологического музея Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), музея Зоологического института Российской Академии наук (РАН), Гербария МГУ им. Д.П. Сырейщикова, Депозитария живых систем “Ноев ковчег” МГУ, Гербария Ботанического института РАН. Точки находок за пределами России ИВ из списка ТОП-100 на территории стран Северной и Южной Америки, Новой Зеландии, Европы и Азии получены из международных центров коллективного пользования – GBIF ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)), CABI ([www.cabi.org](http://www.cabi.org)), OBIS ([obis.org](http://obis.org)), IUCN ([www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)), AquaMap ([www.aquamaps.org](http://www.aquamaps.org)), Early detection and distribution mapping system ([www.eddmaps.org](http://www.eddmaps.org)). В набор данных ТН были включены записи местонахождений трех типов. Первый тип объединяет записи, которые были представлены географическими координатами ТН в литературных статьях и международных источниках открытого доступа. Для этого типа данных был использован фильтр для точности представления ТН и названия вида. Все записи, которые имели точность привязки более 5 км и описание вида (подвида), не входящего в ТОП-100 были исключены. Второй тип характеризуется тем, что в литературе ТН были приведены только на картах без указания координат. Для этого типа данных географические координаты были определены после георегистрации и привязки этих карт к базовым векторным картам России с выбором из не менее 30 опорных точек в среде Arc GIS Desktop 10.6.1. Базовые карты были получены из открытого ресурса Open Street Map (<http://beryllium.gis-lab.info/project/osmshp/>). В третий тип данных входили те точки находок, описание которых позволяло определять географические

координаты с помощью GoogleEarth с точностью до 5 км.

В целом, после объединения трех типов записей и исключения дублирующих записей о местонахождениях видов были получены окончательные наборы ТН. Для каждого набора имелись данные, накопленные за последние двадцать лет (для некоторых видов, например полевой мыши *Apodemus agrarius* более 80 лет) с установленной видовой принадлежностью и точными географическими координатами. Набор данных для комплексного анализа включал 169679 записей, из них 100613 записей касаются локаций ИВ в нативной части ареала и 69066 – в инвазионной (Petrosyan *et al.*, 2023).

Пространственные биоклиматические переменные (BIOCLIM) с номерами 1–19 (Bio1–Bio19) были взяты из набора данных, охватывающего земной шар: WorldClim 2.1 (<http://worldclim.org/version2>) с разрешением 2.5 arc min (~5000 м) (Fick, Hijmans, 2017) для текущего климата. Необходимость использования данных в глобальном масштабе связана с тем, что нативные ареалы ИВ (ТОП-100 России) лежат во всех частях света и омывающих их водах. При таком способе организации базовых слоев предикторных переменных значительно упрощается и ускоряется процесс анализа экологических ниш в нативной и инвазионной частях ареала. Например, если добавляется или удаляется точка находки, то меняется только файл маски, который ограничивает область анализа без изменения базовых слоев. Переменные BIOCLIM представляют собой ежегодные тенденции, сезонность и диапазон изменения температуры и осадков, которые, как известно, влияют на распределение видов (Root *et al.*, 2003; Bellard *et al.*, 2013). В случае пресноводных видов многие исследования выявили сильную корреляцию между пространственными структурами и климатическими переменными (Josque *et al.*, 2010), в основном температурой и доступностью воды, и переменные BIOCLIM успешно использовали для построения моделей для разных околводных и пресноводных видов (Drake, Bossenbroek, 2004; McNyset, 2005; Bellard *et al.*, 2013; Banha *et al.*, 2017).

Дополнительно были созданы растровые слои предикторных переменных в морской среде на основе баз данных MARSPEC (Ocean climate layers for marine spatial ecology) (Sbrocco, Barber, 2013). Они предназначены для построения моделей распределения видов и сравнения экологических ниш морских видов. База данных MARSPEC объединяет информацию, относящуюся к топографической сложности морского дна, с биоклиматическими измерениями температуры поверхности моря и солёности. Все растровые слои предикторных переменных BIOCLIM и MARSPEC были подготовлены для анализа с разрешением 2.5 arc min в форматах \*.asc и \*.geotif.

Для проверки пространственной автокорреляции переменных среды использовали двухшаговую процедуру: 1) Выбор переменных для построения экологических моделей с помощью R-пакета ENMtools (Warren *et al.*, 2010). Те переменные, между которыми попарный коэффициент корреляции Спирмена был больше 0.75 по абсолютной величине, были исключены. 2) Оценка мультиколлинеарности с помощью VIF (Variation Inflation Factor) с использованием R-пакета Usdm (Naimi *et al.*, 2014). Переменная среды считалась мультиколлинеарной и исключалась из модели, если  $VIF > 5$  (Guisan *et al.*, 2017).

Эта двухэтапная процедура позволила нам выбрать шесть предикторных переменных из набора данных BIOCLIM (Fick, Hijmans, 2017) и MARSPEC (Sbrocco, Barber, 2013) соответственно. Эти переменные BIOCLIM и MARSPEC в дальнейшем использовали для построения ENM для наземных (наземных и пресноводных) и морских видов соответственно. Переменные окружающей среды из набора BIOCLIM включали Bio1 (среднегодовая температура), Bio5 (максимальная температура самого теплого месяца), Bio11 (средняя температура самого холодного квартала), Bio12 (годовое количество осадков), Bio13 (осадки самого влажного месяца), Bio14 (осадки самого засушливого месяца). Переменные окружающей среды, выбранные из набора данных MARSPEC, включали батиметрию (глубина морского дна), Biogeo05 (расстояние до берега), Biogeo08 (среднегодовая соленость поверхности моря), Biogeo11 (годовой диапазон солености поверхности моря), Biogeo13 (среднегодовая температура поверхности моря) и Biogeo16 (годовой диапазон температуры поверхности моря).

#### Построение моделей экологических ниш инвазивных видов (ENM)

Модели ENM были построены с использованием общей концепции COUE (унифицированная терминология, принятая для обозначения анализа сдвига центра, перекрытия, неиспользования и расширения ниш, т.е. первые буквы: Centroid shift, Overlap, Unfilling и Expansion niche) (Broennimann *et al.*, 2012; Petitpierre *et al.*, 2012). Эта концепция, по мнению ряда ученых, стала золотым стандартом для оценки метрик экологических ниш (Pili *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020a). В рамках этой концепции модель реализованной экологической ниши вида представляется в пространстве предикторных переменных среды обитания, изображенном на плоскости первых двух осей главных компонент (PCA). В рамках этой концепции экологически важные характеристики окружающей среды в нативной и инвазивной частях ареала вида привязаны к сетке главных компонент, а данные присутствия видов

были преобразованы в плотности с использованием функции ядра для сглаживания распределения плотностей. Вся окружающая среда, т.е. показатели всех доступных для обитания вида мест в районах исследования, также преобразуются в плотности. Таким образом, все доступные условия для вида оцениваются с учетом его плотности присутствия и плотностей показателей окружающей среды (Petitpierre *et al.*, 2012; Cola *et al.*, 2017). Оценка перекрытия ниш видов в рамках концепции COUE реализуется на основе метода, описанного в работах (Warren *et al.*, 2008; Broennimann *et al.*, 2012) с использованием индекса Шонера (Schoener's) D. Этот индекс отражает меру пересечения ниш в экологическом пространстве и колеблется между 0 (отсутствие перекрытия) и 1 (полное перекрытие). Тест на сходство ниш в рамках концепции COUE реализован с помощью пакета EcoSpat, который определяет: является ли ниша, занимаемая видом в одном ареале, более похожей на занимаемую нишу в другом ареале по сравнению со случайным распределением (Cola *et al.*, 2017).

#### Проверка гипотезы консерватизма климатических ниш инвазивных видов в рамках концепций COUE и ECOUE

Проверку гипотезы консерватизма ниш видов в нативной и инвазивной частях ареалов проводили в два этапа. На первом этапе основные метрики (S, E, U) ниш определялись в рамках концепции COUE. Индекс стабильности (S) — это доля использования ниш в инвазивной части ареала вида, которая в многомерном экологическом пространстве пересекается с областями, заселенными видом в нативной части ареала. Индекс расширения (E) — это доля ниш, освоенных в инвазивной части ареала, но не использованная видом в нативной части ареала. Индекс незаполнения (U) — это доля ниш, не занятых видом в инвазивной части ареала, но которые освоены в нативной части ареала. Поскольку эти индексы оцениваются в пространстве важнейших переменных, определяющих характер распределения видов, то индекс расширения E характеризует сдвиги ниш в инвазивной части ареала. Индексы, количественно определяющие эти три метрики оценивали в пакете EcoSpat (Cola *et al.*, 2017).

На втором этапе метрики ниш были расширены дополнительными метриками — шириной  $B_n$  (нативной),  $B_i$  (инвазивной) и сходством  $Sim$  ниш, представленными в работе (Liu *et al.*, 2020a). Далее описанное расширение метрик обозначается ECOUE. В рамках схемы COUE величины E и U оцениваются относительно плотности встречаемости вида в инвазивном и нативном ареалах соответственно. Несмотря на то, что S характеризует перекрытие между нативными и инвазивными

нишами, его величина оценивается относительно плотности встречаемости вида в инвазионном ареале и непосредственно рассчитывается как дополнение расширению ниш, т.е.  $S = 1 - E$ . Чтобы преобразовать значения индекса в тот же масштаб, в концепции ECOUE величину  $U$  оценивают относительно плотности встречаемости в инвазионном ареале с помощью формулы  $U^T = (S/(1 - U))/U$ . Поскольку индексы  $E$ ,  $S$ ,  $U^T$  определены в одном масштабе, то новые модифицирование метрики  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$  определяются как  $E_m = E/(E + S + U^T)$ ,  $S_m = S/(E + S + U^T)$  и  $U_m = U^T/(E + S + U^T)$ . В концепции ECOUE метрики  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$  используются для определения ширины нативной и инвазионной частей ареала с помощью формул  $B_n = S_m + U_m$  и  $B_i = S_m + E_m$ . Для удобства интерпретации результатов в концепции ECOUE и сравнительного анализа ниш используется  $\ln$  отношения ширины ниш (breadth ratio, BR), т.е.  $BR = \ln(B_n/B_i)$ . Из этой формулы видно, что если ширина ниш в нативной и инвазионной частях ареала равна  $B_n = B_i$ , то  $BR = 0$ . Если  $B_n > B_i$ , то BR принимает положительные значения, в противном случае – отрицательные значения. В ECOUE относительное положение ниши в двухмерном PCA – пространстве окружающей среды характеризуется как сходство нативной и инвазионной ниш, а не как расстояние между центроидами ниш. Сходство ниш (Sim) количественно оценивается с помощью Sørensen's similarity index (Baselga 2017), т.е.  $Sim = 2S_m/(B_n + B_i)$ . Метрика Sim варьируется от 0 до 1. Это крайние случаи, когда две ниши не перекрываются или перекрываются полностью в пространстве предикторных переменных окружающей среды, соответственно. Если две ниши занимают более сходные позиции (т.е. похожие ниши), то  $Sim > 0.5$ , в противном случае, когда две ниши занимают разные позиции,  $Sim < 0.5$ . Важно заметить, что сходство ниш в концепции ECOUE отличается от теста на сходство ниш в рамках концепции COUE. В концепции ECOUE принимается важное условие по использованию пороговых значений BR и Sim для индикации сохранения или сдвига ниш. Ниши считаются законсервированными, если а) ниша расширялась медленно, т.е. нативная ниша была больше, чем инвазионная ниша (Pearman *et al.*, 2008), б) положение ниши менялось медленно, т.е. нативная и инвазионная ниши занимали аналогичные позиции в пространстве окружающей среды (Woenmann *et al.*, 2007).

Для интерпретации результатов проверки гипотезы консерватизма климатических ниш виды ТОП-100 были разделены на пять групп: 1) мелкие свободноживущие и паразитические организмы, далее условно “микроорганизмы” (бактерии, хромисты, грибы, нематоды, альвеолы), 2) растения, 3) наземные животные эндотермы (птицы и

млекопитающие), 4) наземные животные эктотермы (земноводные, рептилии, насекомые) и 5) водные животные (асцидии, гребневики, моллюски, ракообразные, лучеперые рыбы).

Мы построили ENM с использованием базовых пакетов языка R (R-версия 3.6.2 2019) и специальных R-пакетов Ecospat (Cola *et al.*, 2017), Raster (Hijmans *et al.*, 2022), ENMtools (Warren *et al.*, 2010), Usdm (Naimi *et al.*, 2014) в среде STUDIO v. 1.4.1106 (RStudio, 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Общая характеристика базы данных о местах находок опасных ТОП-100 инвазионных видов России

В составе ИВ преобладают 5 таксономических групп: сосудистые растения – 29 видов, насекомые – 15 видов, моллюски – 12, ракообразные – 12 и млекопитающие – 10 видов. Остальные 11 таксономических групп включают от 1 до 5 видов. Созданная нами база данных включает 169709 записей находок в нативной и инвазионной частях ареала видов ТОП-100, в т.ч. бактерий (1117), хромистов (2448), грибов (2350), сосудистых растений (87497), альвеолы (1339), гребневиков (649), нематод (407), моллюсков (12855), ракообразных (11995), насекомых (3780), асцидий (419); лучеперых рыб (15176), амфибий (5197), рептилий (1762), птиц (2269) и млекопитающих (20296).

### Сравнительный анализ климатических ниш в нативной и инвазионных частях ареала в рамках концепции COUE

Оценка сходства и различия ниш ИВ в нативной и инвазионной частях ареалов проводили в рамках концепции COUE (см. методику). Для построения PCA-модели использовались шесть предикторных переменных после их разреживания. Важно отметить, что высокая точность оценок индексов стабильности (S), расширения (E), неиспользования (U) гарантируется тем, что эти оценки базируются на реальных данных ТН в нативной и инвазионной частях ареалов. Все PCA-модели, построенные в рамках концепции COUE, достаточно корректно отражают области, связанные с  $E$ ,  $S$ ,  $U$  метриками в плоскости главных компонент, поскольку первая и вторая компоненты объясняли от 84 до 89% общей вариации предикторных переменных. Мы не включили больше осей, поскольку они объясняют лишь незначительную долю общей вариации. Итоговые оценки трех метрик изменения ниш (стабильности, расширения, неиспользования) и индекс сходства D Schoener's для видов ТОП-100 приведены в табл. 1. Графическое представление экологических ниш видов в плоскости главных компонент дано на рис. 1. Корреляционные круги, отражающие кор-

реляции предикторных переменных с осями главных компонент и экологических ниш видов в нативной части, представлены на рис. 2.

По сходству экологических ниш ИВ в рамках концепции COUE можно разделить на две группы. Для видов первой группы выполняется гипотеза консерватизма ниш, виды второй группы показали сдвиг ниш (табл. 1). К первой группе относятся 28 видов (*Odontella chinensis*, *Ophiostoma novo-ulmi*, *Mnemiopsis leidyi*, *Ashworthius sidemi*, *Arcautula senhousia*, *Corbicula fluminea*, *Dreissena bugensis*, *Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis leucophaea*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Rangia cuneata*, *Rapana venosa*, *Teredo navalis*, *Cercopagis pengoi*, *Dikerogammarus villosus*, *Gammarus tigrinus*, *Monocorophium acherusicum*, *Oithona davisae*, *Platorchestia platensis*, *Pontogammarus robustoides*, *Corythucha ciliata*, *Cydalima perspectalis*, *Harmonia axyridis*, *Gambusia holbrooki*, *Pseudorasbora parva*, *Pelophylax ridibundus*, *Branta canadensis*, *Phasianus colchicus*). Для этих видов тест на сходство в рамках концепции COUE не отклоняется ( $P < 0.05$ ). Ниши остальных 71 вида в нативной и инвазионной частях ареала значительно различаются в концепции COUE. Для первой группы видов средние индексы сходства равны  $D = 0.3 (\pm 0.04)$ , для второй группы видов  $D = 0.09 (\pm 0.01)$ . Для восьми видов индекс стабильности равен 1, т.е. перекрывание составляет 100%. Кроме того, получено, что для 29 видов (грибов – 1, сосудистых растений – 9, альвеолят – 1, моллюсков – 1, ракообразных – 3, насекомых – 8, рыб – 1, рептилий – 1, млекопитающих – 4) перекрывание ниш составляет 100%, однако тест на сходство отклоняется ( $P > 0.05$ ) (табл. 1). Это объясняется высокими показателями индекса незаполнения (U), которое составляет в среднем  $71 (\pm 16)\%$ . Ниши видов условно можно разделить на две группы с наименьшими и наибольшими значениями индекса сходства D (Schoener's) (рис. 1). Наименьшие значения индекса сходства D наблюдаются для 10 видов *Pectobacterium carotovorum* ( $D = 0.09$ ), *Aphanomyces astaci* ( $D = 0.1$ ), *Acer negundo* ( $D = 0.05$ ); *Prorocentrum minimum* ( $D = 0.01$ ), *Globodera rostochiensis* ( $D = 0.1$ ), *Agrilus planipennis* ( $D = 0.01$ ), *Molgula manhattensis* ( $D = 0.02$ ), *Carassius auratus complex* ( $D = 0.01$ ), *Trachemys scripta elegans* ( $D = 0.1$ ) и *Apodemus agrarius* ( $D = 0.02$ ) (рис. 1а, 1б, 1г, 1д, 1ж, 1к, 1л, 1м, 1о, 1р соответственно). Для этих видов нулевая гипотеза о сходстве экологических ниш отклоняется. Другие шесть видов имеют наибольшее значение индексов сходства в диапазоне от 0.22 до 0.52: – *Ophiostoma novo-ulmi* ( $D = 0.34$ ), *Mnemiopsis leidyi* ( $D = 0.31$ ), *Dreissena polymorpha* ( $D = 0.35$ ), *Dikerogammarus villosus* ( $D = 0.22$ ), *Pelophylax ridibundus* ( $D = 0.43$ ), *Phasianus colchicus* ( $D = 0.52$ ) (рис. 1в, 1е, 1з, 1и, 1н, 1п соответственно). Для этих шести видов выявляется значимое сходство ниш ( $P \leq 0.05$ ). Нативные и инвазионные ниши этих видов также характеризуются относи-

тельно наименьшими сдвигами центроидов ниш, т.е. наименьшими дистанциями между центроидами.

Сравнительный анализ индексов S, U в рамках концепции COUE показал, что наблюдаются как высокие индексы стабильности S, которые варьируются в диапазоне от 0.85 до 0.92 (растения –  $S = 0.92 (\pm 0.03)$ , моллюски –  $S = 0.85 (\pm 0.07)$ , ракообразные –  $S = 0.92 (\pm 0.04)$ , насекомые –  $S = 0.82 (\pm 0.07)$ , млекопитающие –  $S = 0.92 (\pm 0.05)$ ), а также высокие индексы незаполнения U от 0.5 до 0.72 (растения –  $U = 0.64 (\pm 0.03)$ , моллюски –  $U = 0.65 (\pm 0.05)$ , ракообразные –  $U = 0.5 (\pm 0.09)$ , насекомые –  $U = 0.68 (\pm 0.05)$ , млекопитающие  $U = 0.72 (\pm 0.06)$ ) (табл. 1). Относительно низкие показатели индекса стабильности S наблюдаются только для 7 видов: двух видов растений *Galinsoga parviflora* ( $S = 0.74$ ), *Echinocystis lobata* ( $S = 0.74$ ), двух видов моллюсков *Rangia cuneata* ( $S = 0.48$ ), *Rapana venosa* ( $S = 0.65$ ) и трех видов насекомых *Cameraria ohridella* ( $S = 0.1$ ), *Harmonia axyridis* ( $S = 0.66$ ), *Viteus vitifoliae* ( $S = 0.45$ ). Однако для всех этих 7 видов индекс незаполнения U принимает высокие значения *Galinsoga parviflora* ( $U = 0.82$ ), *Echinocystis lobata* ( $U = 0.59$ ), *Rangia cuneata* ( $U = 0.71$ ), *Rapana venosa* ( $U = 0.62$ ), *Cameraria ohridella* ( $U = 0.62$ ), *Harmonia axyridis* ( $U = 0.67$ ), *Viteus vitifoliae* ( $U = 0.64$ ).

Таким образом, в рамках концепции COUE можно отметить, что для всех изученных нами видов наблюдается достаточно высокое среднее значение как индекса стабильности S ( $0.89 \pm 0.18$ ), так и индекса незаполнения U ( $0.63 \pm 0.24$ ). Из этого следует, что вывод о невыполнении консерватизма ниш для 71 вида требует дополнительной проверки в рамках расширенной концепции (ECOUE). Из этих оценок также следует, что в будущем имеется потенциальная возможность расширения ниш в инвазионной части у большинства ИВ.

### Сравнение ниш в рамках концепции ECOUE

Модифицированные значения пяти метрик  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$ , BR и Sim в рамках концепции ECOUE представлены на рис. 3 и 4. Мы обнаружили, что для большинства видов (93) ширина ниши  $V_n$  в нативной части ареала больше, чем в инвазионной части  $V_i$  (рис. 3а). Для этих видов метрика BR равна  $1.25 (\pm 0.09)$ . Наибольшие значения BR наблюдаются для “микроорганизмов” и наземных эндотермов  $1.55 (\pm 0.38)$  и  $1.43 (\pm 0.28)$  (рис. 3б, 3д) соответственно. Для наземных эктотермов, растений и водных организмов средние значения BR составляют  $1.12 (\pm 0.26)$ ,  $1.09 (\pm 0.11)$ ,  $1.05 (\pm 0.17)$  соответственно (рис. 3в, 3г, 3е). Для двух видов водных организмов (*Cercopagis pengoi*, *Pontogammarus robustoides*) BR равен нулю, т.е. ширины ниш в обеих частях ареала не отличаются друг от друга.

**Таблица 1.** Оценка трех метрик экологической ниши видов из списка ТОП-100 в рамках концепции COUE

№ п/п	Вид	D-Sim	P-value	E	S	U
<b>Бактерии</b>						
1	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	0.05	0.20	0.56	0.44	0.98
2	<i>Pectobacterium carotovorum</i>	0.09	0.13	0.06	0.94	0.74
<b>Хромисты</b>						
3	<i>Aphanomyces astaci</i>	0.10	0.07	0.2	0.8	0.85
4	<i>Odontella chinensis</i>	0.04	0.03	0.00	1.00	0.74
5	<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i>	0.12	0.09	0.01	0.99	0.38
<b>Грибы</b>						
6	<i>Batrachochytrium dendrobatidis</i>	0.01	0.07	0.00	1.00	0.94
7	<i>Melampsorium hiratsukanum</i>	0.09	0.15	0.01	0.99	0.57
8	<i>Ophiostoma novo-ulmi</i>	0.34	0.02	0.01	0.99	0.17
<b>Сосудистые растения</b>						
9	<i>Acer negundo</i>	0.05	0.18	0.00	1.00	0.65
10	<i>Amaranthus retroflexus</i>	0.05	0.23	0.06	0.94	0.72
11	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0.05	0.26	0.07	0.93	0.74
12	<i>Ambrosia psilostachya</i>	0.03	0.24	0.01	0.99	0.80
13	<i>Ambrosia trifida</i>	0.00	0.32	0.04	0.96	0.96
14	<i>Amelanchier spicata</i>	0.04	0.20	0.21	0.79	0.63
15	<i>Bidens frondosa</i>	0.07	0.22	0.02	0.98	0.69
16	<i>Cyclachaena xanthifolia</i>	0.25	0.14	0.09	0.91	0.27
17	<i>Echinocystis lobata</i>	0.08	0.22	0.26	0.74	0.59
18	<i>Elodea canadensis</i>	0.06	0.18	0.01	0.99	0.60
19	<i>Epilobium adenocaulon</i>	0.06	0.17	0.00	1.00	0.56
20	<i>Erigeron annuus</i>	0.14	0.10	0.09	0.91	0.63
21	<i>Erigeron canadensis</i>	0.04	0.26	0.00	1.00	0.64
22	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	0.06	0.20	0.00	1.00	0.67
23	<i>Galinsoga parviflora</i>	0.02	0.34	0.26	0.74	0.82
24	<i>Galinsoga quadriradiata</i>	0.01	0.26	0.01	0.99	0.84
25	<i>Heracleum sosnowskyi</i>	0.01	0.19	0.07	0.93	0.83
26	<i>Hordeum jubatum</i>	0.32	0.17	0.15	0.85	0.13
27	<i>Impatiens glandulifera</i>	0.03	0.17	0.00	1.00	0.70
28	<i>Impatiens parviflora</i>	0.05	0.35	0.00	1.00	0.61
29	<i>Lupinus polyphyllus</i>	0.03	0.21	0.02	0.98	0.64
30	<i>Oenothera biennis</i>	0.07	0.14	0.04	0.96	0.66
31	<i>Parthenocissus vitacea</i>	0.23	0.12	0.01	0.99	0.43
32	<i>Reynoutria × bogemica</i>	0.03	0.14	0.17	0.83	0.80
33	<i>Rosa rugosa</i>	0.23	0.18	0.00	1.00	0.34
34	<i>Solidago canadensis</i>	0.03	0.14	0.00	1.00	0.71
35	<i>Solidago gigantea</i>	0.11	0.14	0.00	1.00	0.52
36	<i>Symphotrichum × salignum</i>	0.05	0.10	0.13	0.87	0.69
37	<i>Xanthoxalis stricta</i>	0.03	0.23	0.07	0.93	0.77
<b>Альвеоляты</b>						
38	<i>Prorocentrum minimum</i>	0.01	0.23	0.00	1.00	0.98
<b>Гребневники</b>						
39	<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0.31	0.02	0.17	0.83	0.03

Таблица 1. Продолжение

№ п/п	Вид	D-Sim	P-value	E	S	U
<b>Нематоды</b>						
40	<i>Ashworthius sidemi</i>	0.42	0.03	0.01	0.99	0.43
41	<i>Globodera rostochiensis</i>	0.10	0.12	0.61	0.39	0.84
<b>Моллюски</b>						
42	<i>Anadara kagoshimensis</i>	0.04	0.08	0.00	1.00	0.64
43	<i>Arcuatula senhousia</i>	0.21	0.05	0.00	1.00	0.47
44	<i>Corbicula fluminea</i>	0.15	0.05	0.06	0.94	0.76
45	<i>Dreissena bugensis</i>	0.18	0.05	0.00	1.00	0.82
46	<i>Dreissena polymorpha</i>	0.35	0.02	0.00	1.00	0.24
47	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	0.27	0.07	0.16	0.84	0.65
48	<i>Magallana gigas</i>	0.15	0.16	0.19	0.81	0.68
49	<i>Mytilopsis leucophaeata</i>	0.17	0.04	0.00	1.00	0.76
50	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	0.21	0.04	0.13	0.87	0.58
51	<i>Rangia cuneata</i>	0.19	0.02	0.52	0.48	0.71
52	<i>Rapana venosa</i>	0.17	0.03	0.35	0.65	0.62
53	<i>Teredo navalis</i>	0.05	0.04	0.02	0.98	0.90
<b>Ракообразные</b>						
54	<i>Acartia tonsa</i>	0.21	0.24	0.15	0.85	0.75
55	<i>Amphibalanus improvisus</i>	0.37	0.06	0.00	1.00	0.41
56	<i>Cercopagis pengoi</i>	0.62	0.01	0.05	0.95	0.05
57	<i>Dikerogammarus villosus</i>	0.22	0.04	0.01	0.99	0.70
58	<i>Eriocheir sinensis</i>	0.02	0.08	0.14	0.86	0.97
59	<i>Gammarus tigrinus</i>	0.09	0.02	0.00	1.00	0.63
60	<i>Monocorophium acherusicum</i>	0.61	0.01	0.04	0.96	0.11
61	<i>Oithona davisae</i>	0.19	0.04	0.10	0.90	0.75
62	<i>Paralithodes camtschaticus</i>	0.11	0.09	0.00	1.00	0.59
63	<i>Platorchestia platensis</i>	0.60	0.01	0.00	1.00	0.22
64	<i>Pontogammarus robustoides</i>	0.61	0.01	0.05	0.95	0.05
65	<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	0.16	0.06	0.00	1.00	0.72
<b>Насекомые</b>						
66	<i>Aedes albopictus</i>	0.03	0.06	0.00	1.00	0.69
67	<i>Agrilus planipennis</i>	0.01	0.20	0.00	1.00	0.90
68	<i>Aproceros leucopoda</i>	0.10	0.17	0.24	0.76	0.48
69	<i>Cameraria ohridella</i>	0.14	0.10	0.90	0.10	0.62
70	<i>Corythucha ciliata</i>	0.44	0.02	0.19	0.81	0.23
71	<i>Cydalima perspectalis</i>	0.29	0.02	0.09	0.91	0.30
72	<i>Diabrotica virgifera</i>	0.01	0.08	0.00	1.00	0.96
73	<i>Diaspidiotus perniciosus</i>	0.01	0.15	0.00	1.00	0.84
74	<i>Harmonia axyridis</i>	0.40	0.04	0.34	0.66	0.67
75	<i>Hyphantria cunea</i>	0.12	0.18	0.02	0.98	0.71
76	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	0.06	0.25	0.00	1.00	0.77
77	<i>Phthorimaea operculella</i>	0.01	0.06	0.00	1.00	0.86
78	<i>Phyllonorycter issikii</i>	0.01	0.19	0.00	1.00	0.80
79	<i>Polygraphus proximus</i>	0.01	0.32	0.00	1.00	0.73
80	<i>Viteus vitifoliae</i>	0.15	0.08	0.55	0.45	0.64

Таблица 1. Окончание

№ п/п	Вид	D-Sim	P-value	E	S	U
<b>Асцидии</b>						
81	<i>Molgula manhattensis</i>	0.02	0.46	0.91	0.09	0.97
<b>Лучеперые рыбы</b>						
82	<i>Carassius auratus complex</i>	0.01	0.49	0.45	0.55	0.99
83	<i>Gambusia holbrooki</i>	0.54	0.02	0.08	0.92	0.09
84	<i>Lepomis gibbosus</i>	0.12	0.07	0.00	1.00	0.75
85	<i>Perccottus glenii</i>	0.18	0.29	0.40	0.60	0.51
86	<i>Pseudorasbora parva</i>	0.04	0.05	0.43	0.57	0.90
<b>Амфибии</b>						
87	<i>Pelophylax ridibundus</i>	0.43	0.05	0.04	0.96	0.09
<b>Рептилии</b>						
88	<i>Trachemys scripta elegans</i>	0.10	0.06	0.00	1.00	0.88
<b>Птицы</b>						
89	<i>Branta canadensis</i>	0.07	0.04	0.00	1.00	0.83
90	<i>Phasianus colchicus</i>	0.52	0.01	0.02	0.98	0.01
<b>Млекопитающие</b>						
91	<i>Apodemus agrarius</i>	0.02	0.29	0.00	1.00	0.68
92	<i>Canis familiaris*</i>					
93	<i>Castor canadensis</i>	0.00	0.20	0.00	1.00	0.94
94	<i>Mus musculus</i>	0.06	0.31	0.13	0.87	0.70
95	<i>Neovison vison</i>	0.02	0.26	0.00	1.00	0.61
96	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	0.00	0.21	0.05	0.95	0.92
97	<i>Ondatra zibethicus</i>	0.07	0.20	0.00	1.00	0.55
98	<i>Procyon lotor</i>	0.34	0.07	0.01	0.99	0.37
99	<i>Rattus norvegicus</i>	0.01	0.28	0.02	0.98	0.76
100	<i>Rattus rattus</i>	0.00	0.19	0.07	0.93	0.95

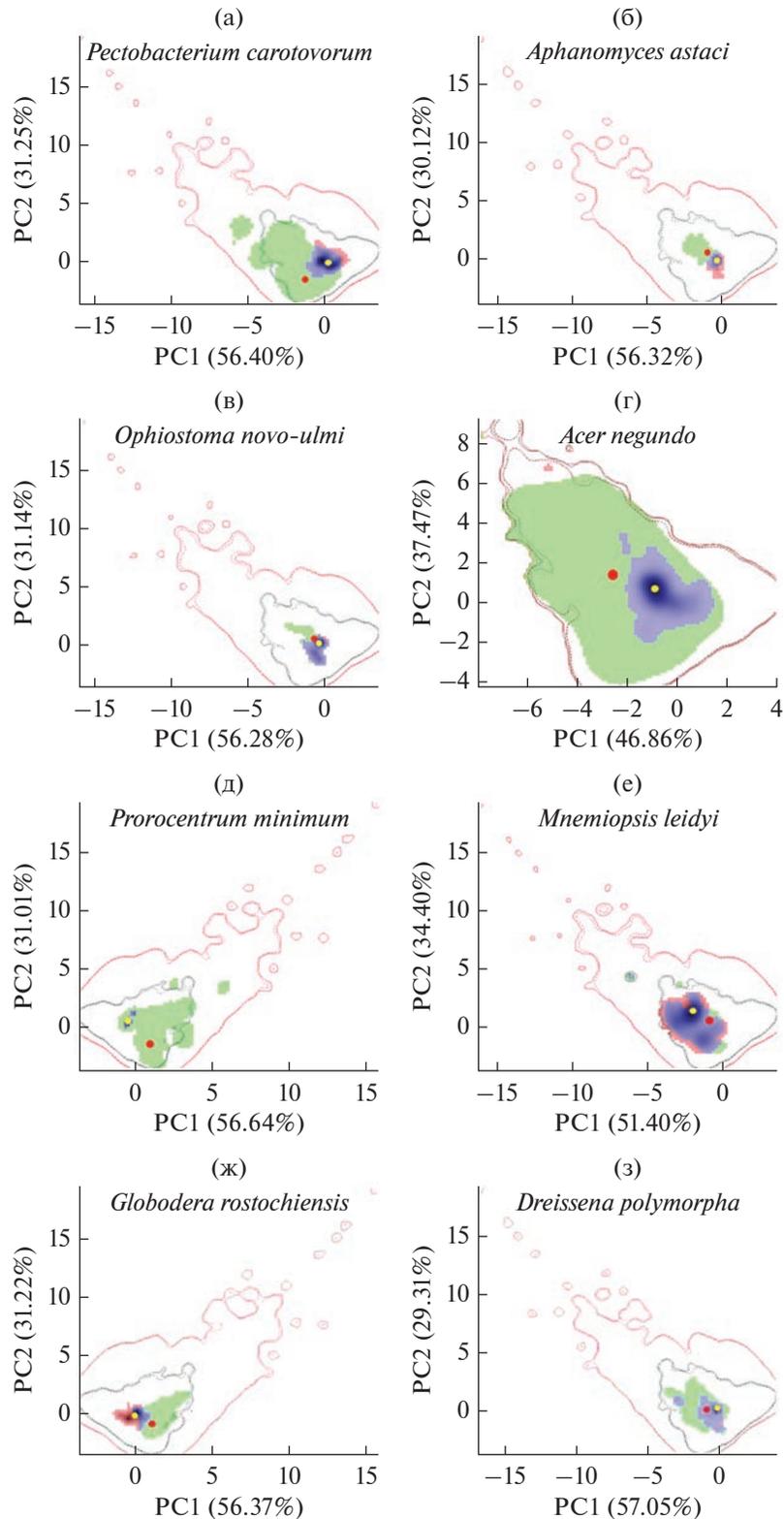
D-Sim – Индекс сходства Шонера D, S – стабильность, E – расширение, U – неиспользование. \* – использованные нами методы нельзя применить для этого вида.

Для четырех видов из каждой группы организмов за исключением “микроорганизмов” (*Cameraria ohridella*, *Mnemiopsis leidyi*, *Hordeum jubatum*, *Phasianus colchicus*) BR меньше нуля, т.е. инвазионная ниша шире нативной.

По метрике индекса сходства Sørensen 42 вида характеризовались высокими значениями Sim = 0.69 (±0.16). Для остальных 57 видов индекс сходства Sørensen составлял Sim = 0.31 (±0.14). Оценки пяти метрик в рамках концепции ECOUE представлены в рис. 4. Сравнительный анализ индексов расширения E<sub>m</sub> в рамках концепции ECOUE показывает, что нет статистически значимых различий между группами (GLM ANOVA: F = 2.15; P = 0.08) (рис. 4).

Наибольшее значение индекса E<sub>m</sub> расширения наблюдается для наземных эктотермов (E<sub>m</sub> = 0.09) и водных организмов (E<sub>m</sub> = 0.05) (рис. 4г, 4в). Для остальных групп (“микроорганизмов”, растений

и наземных эндотермов) E<sub>m</sub> составляет 0.03, 0.02 и 0.007 соответственно (рис. 4а, 4б, 4г). Отсюда следует, что относительно наименьшими значениями E<sub>m</sub> характеризуются наземные эктотермы, а наибольшими – эндотермы. Сравнительный анализ групп организмов по метрике U<sub>m</sub> также показал, что статически значимое различие между группами отсутствует (GLM ANOVA: F = 0.73; P = 0.6). Наибольшими значениями U<sub>m</sub> незаполнения характеризуются “микроорганизмы” (0.67) и наземные эндотермы (0.66) (рис. 4а, 4д). Другие группы живых организмов: растения, водные организмы и наземные эктотермы – характеризуются относительно меньшими значениями U<sub>m</sub> 63%, 0.55 и 0.60 соответственно (рис. 4б–4г). Средний индекс стабильности S<sub>m</sub> для всех групп значительно меньше, чем U<sub>m</sub> и равен 0.34 (t = 7.6; P ≪ 0.01). Из полученных средних оценок трех метрик E<sub>m</sub> (0.04), S<sub>m</sub> (0.34) и U<sub>m</sub> (0.61) следует, что ин-



**Рис. 1.** Перекрытия ниш 16 ИВ в нативной и инвазионной частях ареалов (где сиреневый цвет – S зона стабильности, зеленый цвет – U зона незаполнения, розовый цвет – E зона расширения). Сплошные и пунктирные линии показывают соответственно 100 и 90% области доступной среды в нативной (красные линии) и инвазионной (черные линии) частях ареалов. Красные и желтые точки указывают центры ниш нативной и инвазионной частей ареалов соответственно. Затемненные области показывают высокую плотность точек находок в инвазионной части ареала.

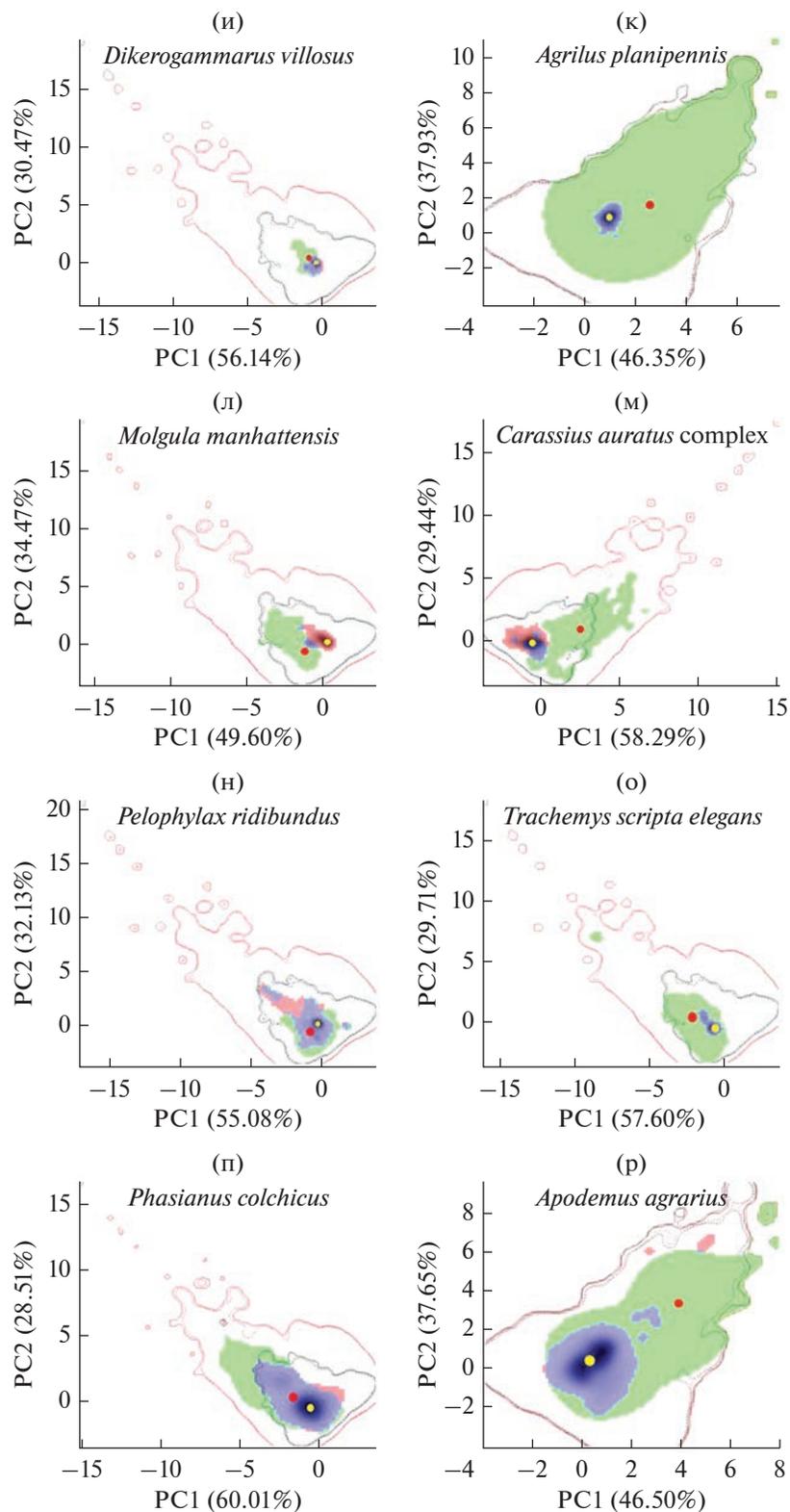
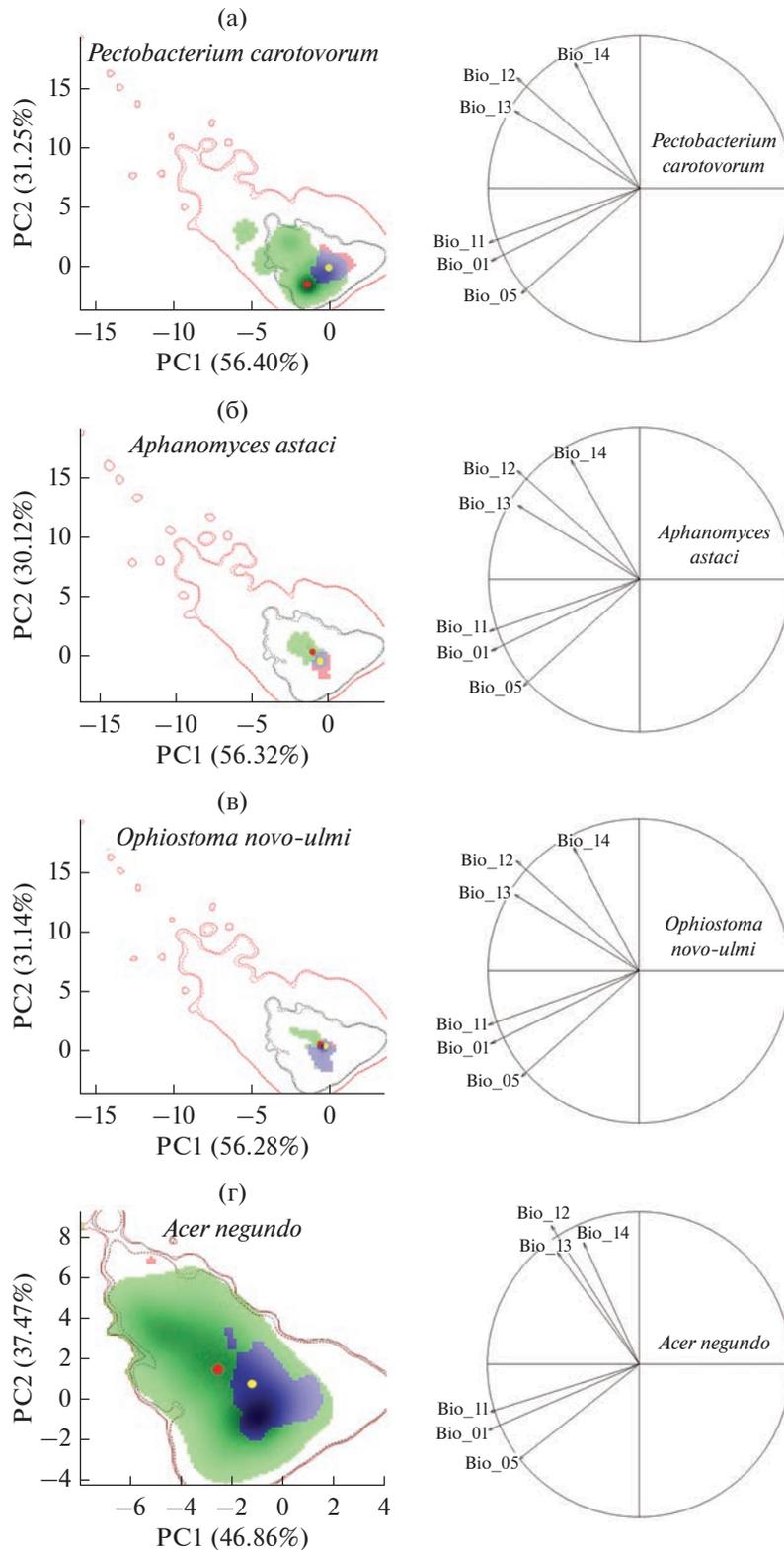


Рис. 1. Окончание.



**Рис. 2.** Перекрывание ниш видов в нативной и инвазионной частях ареалов (слева) и корреляционные круги, показывающие корреляции предикторных переменных с осями главных компонент (справа) (сиреневый цвет – зона стабильности S, зеленый цвет – незаполнения U, розовый цвет – зона расширения E). Сплошные и пунктирные линии показывают 100 и 90% площади доступной среды в нативном (красные линии) и инвазионном (черные линии) ареалах соответственно. Красные и желтые точки обозначают центры ниш в нативном и инвазионном ареалах соответственно. Затемненные области отображают повышенную плотность точек находок ТН в нативной части.

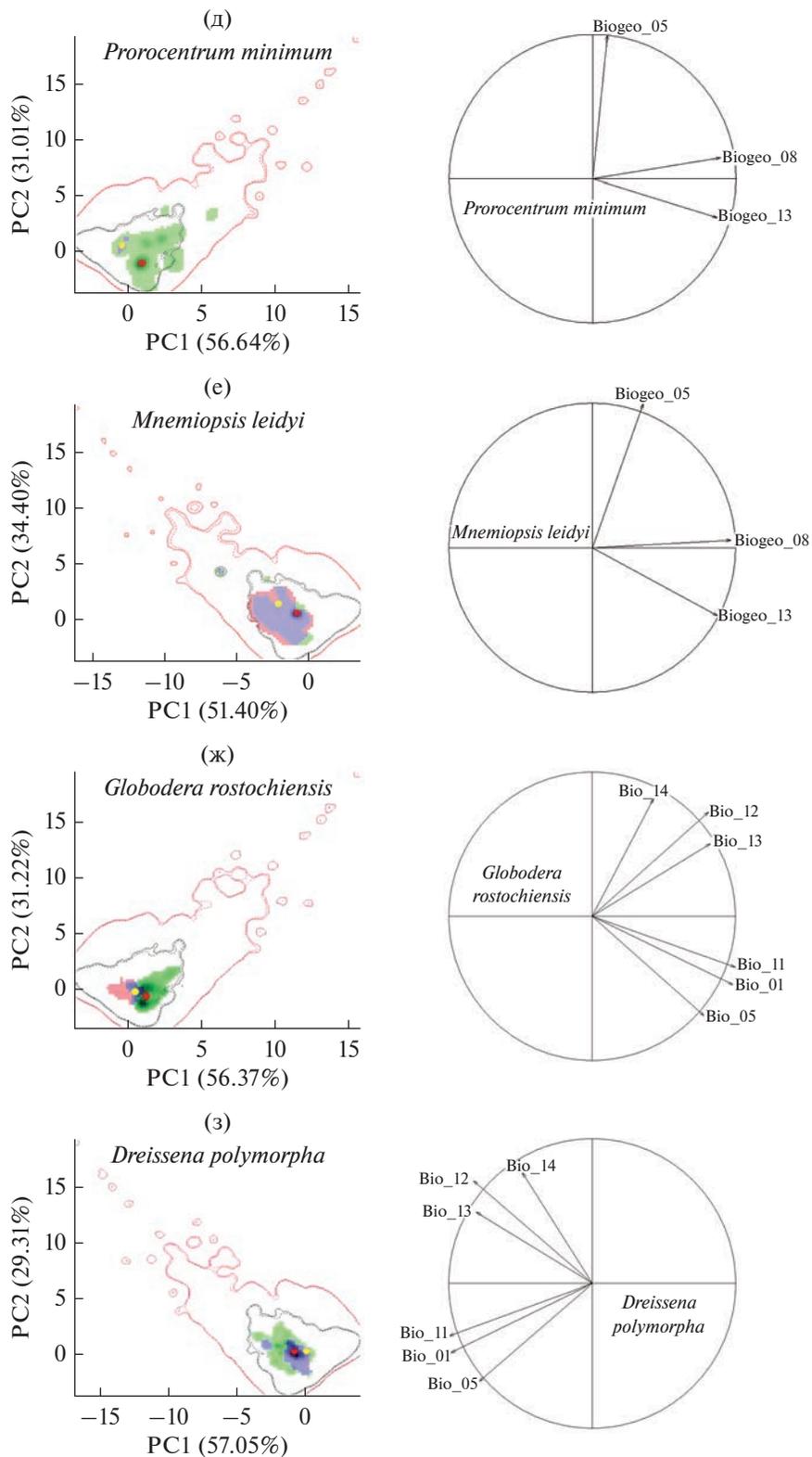


Рис. 2. Продолжение.

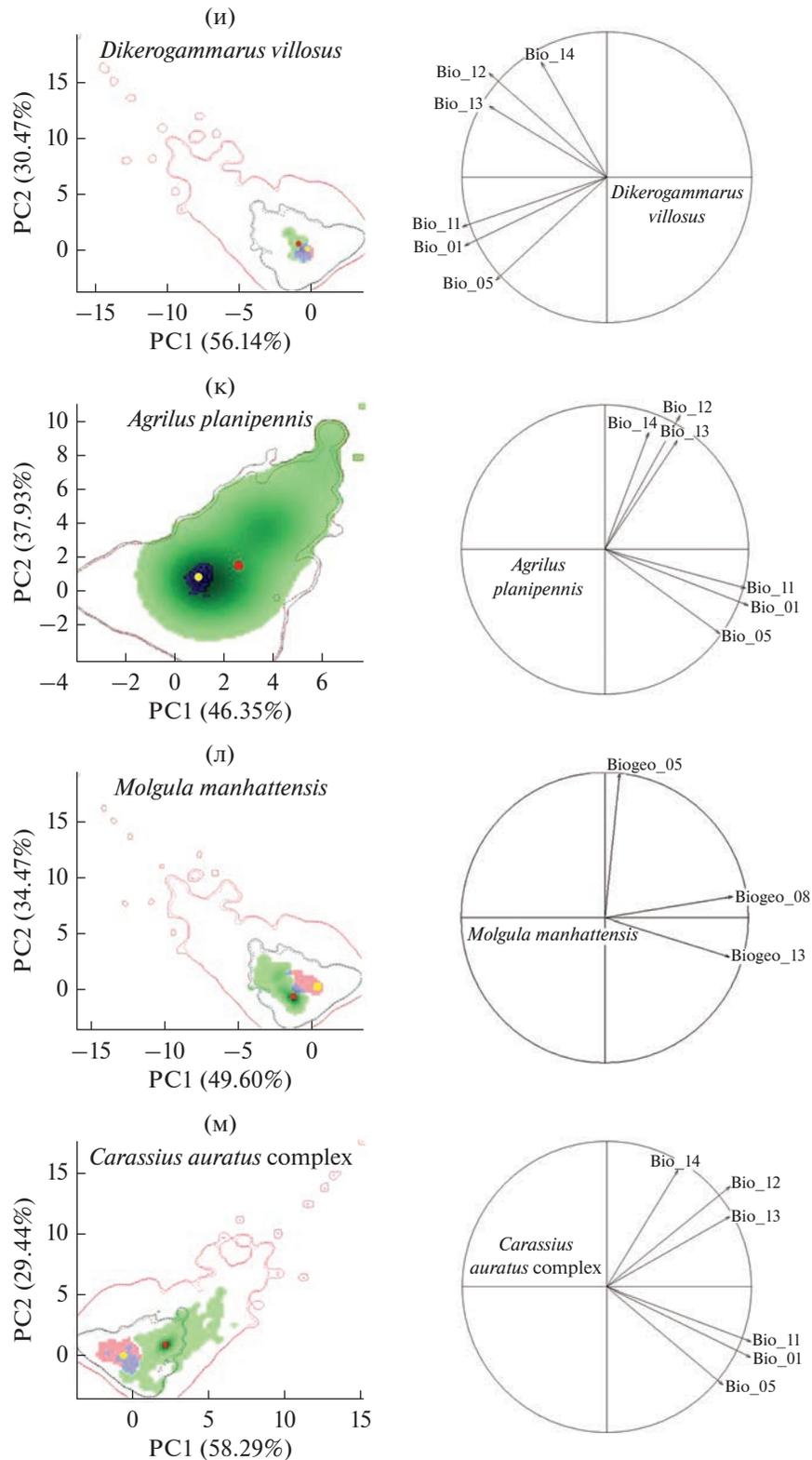


Рис. 2. Продолжение.

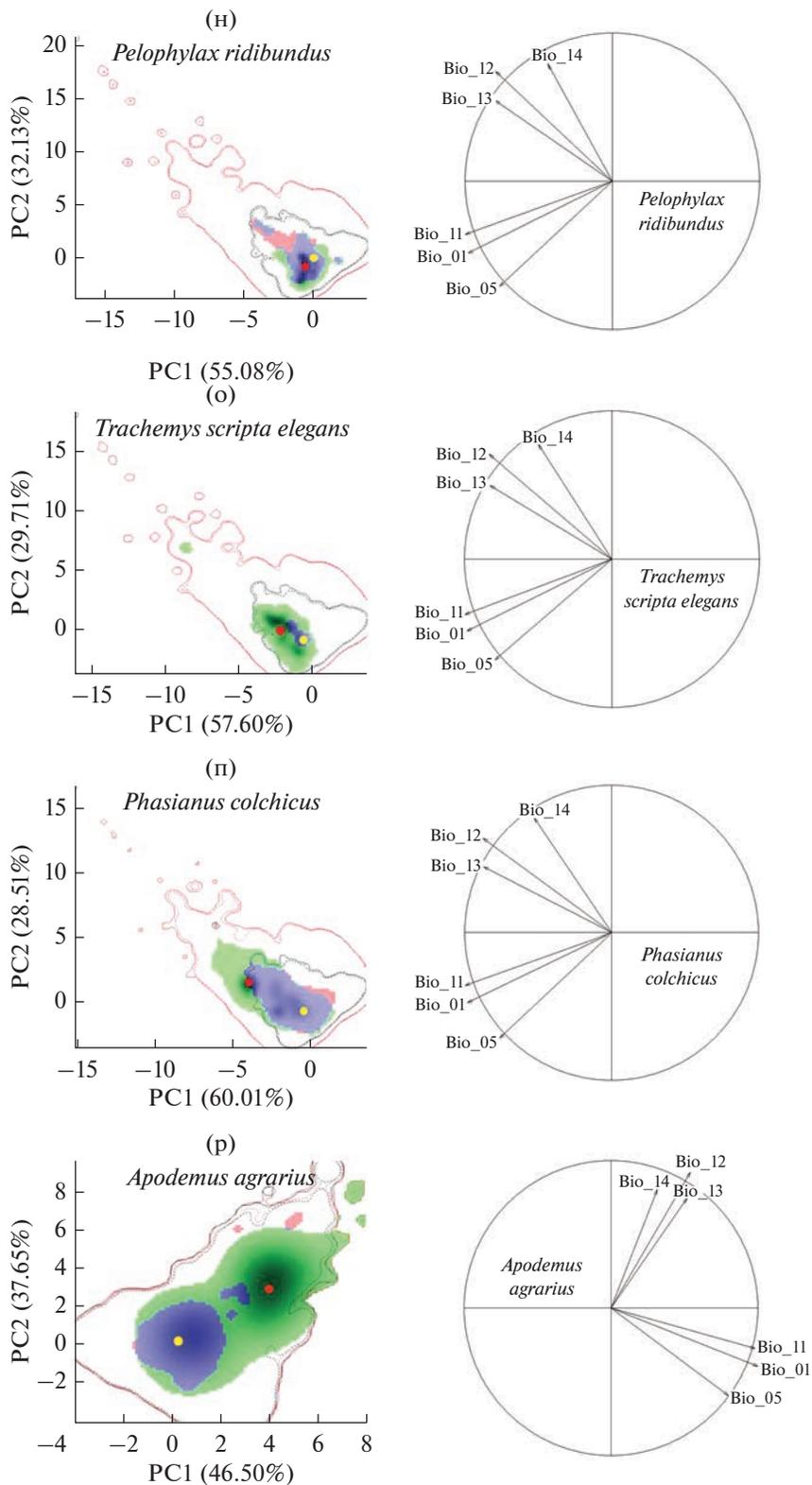
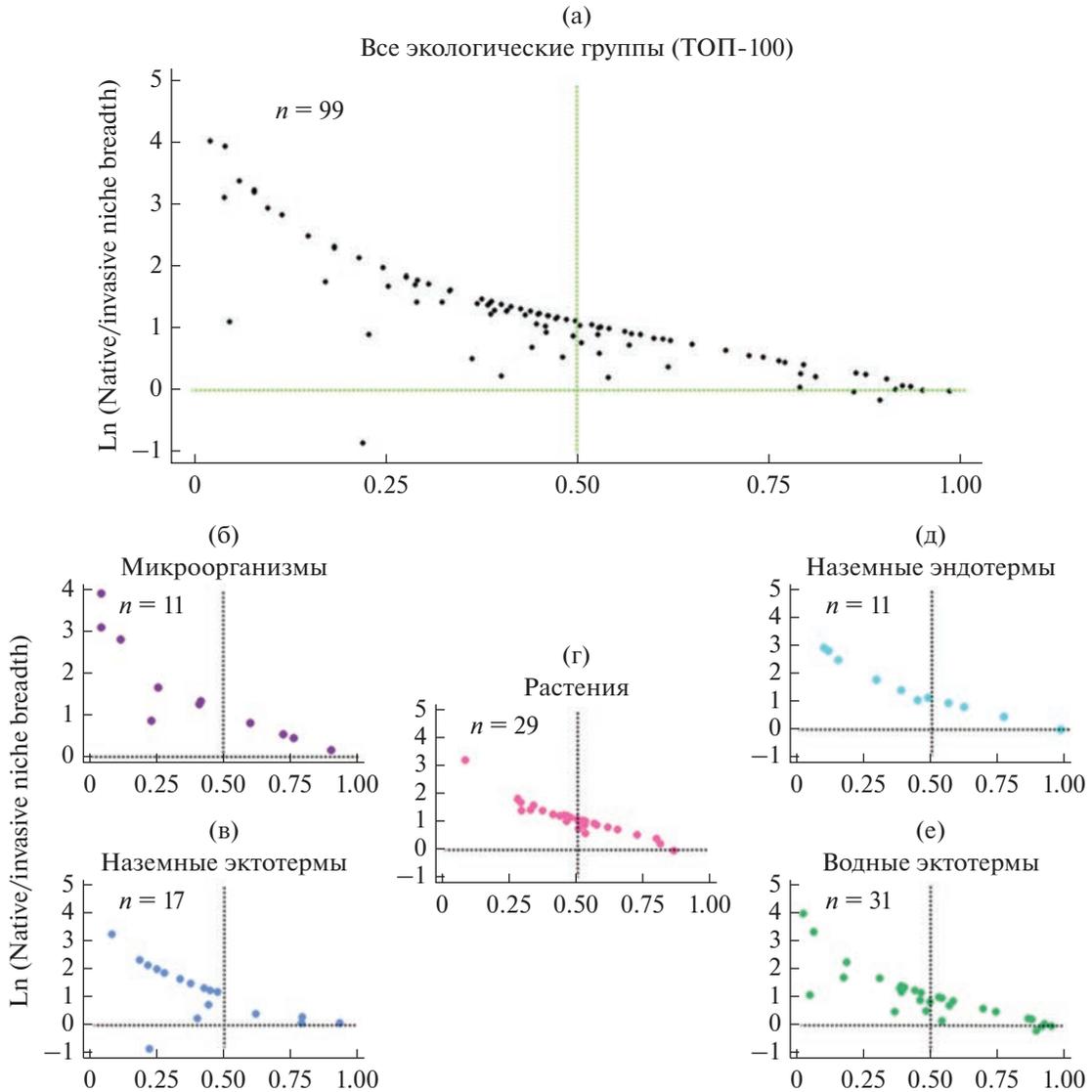


Рис. 2. Окончание.



**Рис. 3.** Взаимосвязь между сходством (ось x) и ln-отношением ширины ниш (ось y) для всех видов (а) и для каждой группы организмов (б–е). Сходство ниш оценивается с помощью индекса Sørensen (Sim), а BR – размеры ниш с помощью ln-трансформации отношения ширины ниш в нативной и инвазионной частях ареала. На каждой панели сходство ниш больше 0.5 указывает на то, что эти две ниши занимают сходное положение в экологическом пространстве, а точки с BR больше 0 указывают на то, что нативная ниша больше инвазионной.

вазионные виды характеризуются наименьшим значением индекса расширения  $E_m$ , умеренным значением индекса стабильности  $S_m$  и наибольшим значением индекса незаполнения  $U_m$ , а это означает, что инвазионные виды имеют большой потенциал для заселения новых местообитаний, а соответственно и новых территорий.

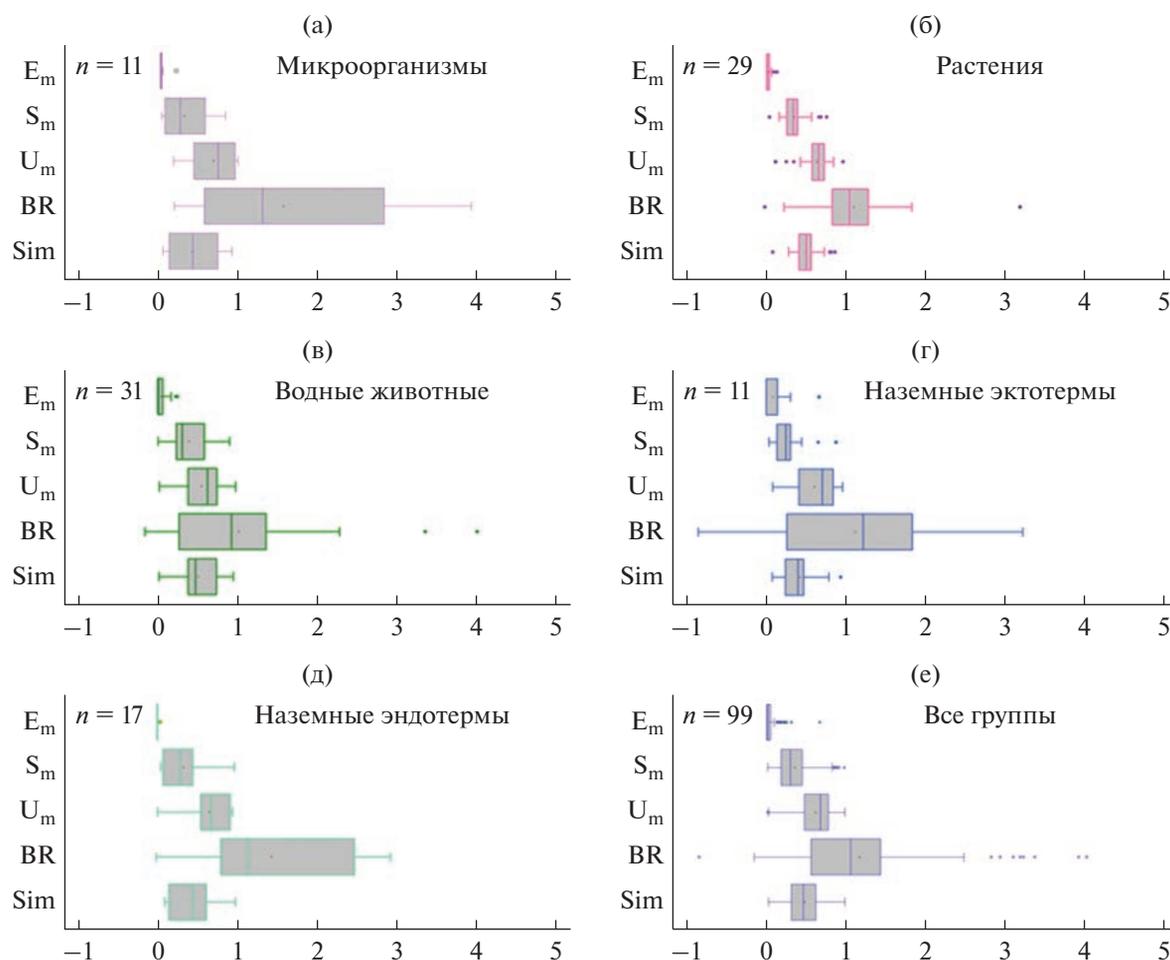
Полученные результаты, позволяют утверждать, что если в рамках концепции COUE гипотеза консерватизма климатических ниш выполнялась для 28 видов, то в рамках модифицированной концепции ECOUE указанная гипотеза выполняется для большинства видов за исключением одного вида *Cameraria ohridella* (каштановая

минирующая моль) (рис. 3в). Для этого вида ширина инвазионной ниши в 2.3 раза больше нативной, а индекс расширения  $E_m$  (0.66) существенно больше  $S_m$  (0.12) и  $U_m$  (0.21).

### ОБСУЖДЕНИЕ

#### Экологические ниши инвазионных видов в нативной и инвазионной частях ареала в рамках двух концепций

Обобщение результатов в рамках проверки гипотезы консерватизма климатических ниш обнаружило, что окончательный вывод о справедливости гипотезы для многих видов зависит от при-



**Рис. 4.** Оценка пяти показателей ниш для каждой группы организмов (а–д) и в целом для всех видов (е). Описание всех метрик представлено в методической части.

нятой концепции и методологии анализа. Если в рамках концепции COUE консерватизм выполняется для 28 видов, то модифицированная концепция ECOUE позволила установить, что гипотеза выполняется для большинства видов за исключением одного. Такое различие выводов объясняется различиями концепций COUE и ECOUE, связанными, в первую очередь, с более точной оценкой ширины и сходства ниш в нативной и инвазионной частях ареала. В частности, если в рамках концепции COUE при незначительных значениях  $E_m$  и больших значениях  $U_m$  гипотеза консерватизма отклоняется для многих видов, то в рамках ECOUE не отклоняется. Например, из рис. 4а, 4б, 4г, 4д, 4и, 4к, 4м, 4о и табл. 1 видно, что средние значения метрик  $E$  (0.08),  $S$  (0.92),  $U$  (0.83) и  $R$ -значения в рамках концепции COUE не позволяют утверждать о выполнении гипотезы консерватизма, несмотря на высокие значения метрик  $S$  и  $U$ . Однако, принимая во внимание непрерывность и незавершенность инвазионного процесса, — об этом можно судить по высокими значе-

ниями  $S$  и  $U$ , и модифицированным значениям  $E_m$ ,  $S_m$ ,  $U_m$ , BR, Sim (рис. 4) — в рамках концепции ECOUE гипотеза консерватизма ниш оказалась для этих видов справедливой. Лю с соавторами (Liu *et al.*, 2020a) провели комплексную проверку гипотезы консерватизма ниши и убедительно показали справедливость этой гипотезы в рамках концепции ECOUE, на примере литературных данных. В этой статье также отмечается, что отклонение этой гипотезы в ранней литературе, вероятно, было артефактом, т. к. для одного и того же вида были получены резко противоположные результаты, оцененные двумя или более исследованиями, или даже в рамках одного исследования, но с использованием разных концепций, методов и разных критериев. В действительности многие исследователи (Radosavljevic, Anderson, 2014; Muscarella *et al.*, 2014; Guisan *et al.*, 2014; Petitpierre *et al.*, 2017; Petrosyan *et al.*, 2019a; Petrosyan *et al.*, 2020b; Liu *et al.*, 2020a) показали, что результаты построения ENM в нативной и инвазионной частях в значительной степени зависят от выполне-

ния ряда важных условий. В этих работах отмечается, что использование пространственно-автокоррелированных точек находок, ограниченный размер набора данных, не учет коррелированности и мультикоррелиарности предикторных переменных, избыточная параметризация модели и применение некорректных критериев оценки пригодности моделей могут приводить к неадекватной оценке сдвига ниш при сравнении их в инвазионной и нативной частях ареала. В нашей работе все эти условия были выполнены и получены приемлемые модели, что подтверждают хорошая точность построения моделей PCA в рамках концепции ECOUE, поскольку первая и вторая компоненты объясняли от 84 до 89% общей вариации предикторных переменных.

#### **Анализ важнейших механизмов и факторов, определяющих консерватизм экологических ниш**

Анализ литературных данных показал, что поддержка гипотезы консерватизма ранее была отмечена у птиц (Strubbe *et al.*, 2013), грибов (Beukema *et al.*, 2018), растений (Petitpierre *et al.*, 2012) и млекопитающих (Strubbe *et al.*, 2015). В литературе ранее также сообщалось о сдвиге ниш у некоторых рептилий (Li *et al.*, 2014), насекомых (Hill *et al.*, 2017), водных беспозвоночных (Torres *et al.*, 2018), пресноводных рыб (Lauzeral *et al.*, 2011) и морских рыб (Pavavicini *et al.*, 2015). Хотя в литературе гипотеза консерватизма климатической ниш имеет дискуссионный характер, тем не менее, в настоящее время имеется ряд исследований, в которых были рассмотрены разные механизмы сохранения ниш у представителей разных таксонов (Wiens, Graham, 2005; Petitpierre *et al.*, 2012; Broennimann *et al.*, 2014; Tingley *et al.*, 2016; Pili *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020a). За сохранение климатической ниши для ИВ часто отвечают два механизма. Во-первых, преадаптация живых организмов к экосистемам инвазионной части ареала является важнейшей предпосылкой успешных инвазий (Petitpierre *et al.*, 2012; Broennimann *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2020a). Виды, интродуцированные в новые географические регионы, характеризующиеся климатическими условиями близкими к нативным, с большей вероятностью создадут самоподдерживающиеся популяции, тем самым уменьшив возможность смены ниши в климате региона инвазии. Второй механизм связан с тем, что вселенцы могут включать не все разнообразие форм, сформировавшихся в нативном ареале, и поэтому в местах вселения способны освоить лишь часть (подмножество) климатических условий нативной ниши. Кроме этого идиосинкратические реакции видов могут препятствовать генетическому смешиванию интродуцированных популяций, не позволяя инвазионным видам расширять свою ни-

шу в новых климатических условиях (Wiens, Graham, 2005; Tingley *et al.*, 2016).

Несмотря на незначительные показатели расширения ниш 10% (табл. 1), некоторые ИВ могут быстро адаптироваться к новым климатическим условиям и заселить новые регионы. В нашем исследовании инвазионный процесс расширения ниш особенно быстро может реализоваться для 38 видов (табл. 1). У них область стабильности полностью перекрывается с нишей нативной части ареала. Однако такое расширение (сдвиг) ниш можно связывать как с быстрой эволюцией фундаментальной ниши (Broennimann *et al.*, 2007; Pearman *et al.*, 2008), так и с тем, что виды занимали подмножество своей фундаментальной ниши в своем нативном ареале из-за ограничений расселения и/или биотических взаимодействий (Simberloff, 2009; Soberon, Arroyo-Pena, 2017).

В литературе существуют наглядные примеры, указывающие на сдвиг ниш, которые связаны с рассмотренными выше двумя механизмами консерватизма ниш. В частности, в ряде исследований сообщается, что ИВ могут быстро эволюционировать, чтобы лучше адаптироваться к различным климатическим условиям в регионе интродукции (Zenni *et al.*, 2014; Rollins *et al.*, 2015; Kooyers, Olsen, 2012). Например, тростниковая жаба (*Rhinella marina*) при интродукции в Австралию из Южной Америки продемонстрировала способность колонизировать как сильно засушливые, так и холодные местообитания. Авторы статьи (Rollins *et al.*, 2015) считают, что одним из важных механизмов успеха колонизации является активация генов, связанных со способностью к расселению и метаболизмом. Имеются наблюдения быстрой адаптивной эволюции интродуцированных популяций белого клевера (*Trifolium repens* L.) в Северной Америке (Kooyers, Olsen, 2012). Кроме этого авторы предполагают, что механизмы, поддерживающие адаптивную изменчивость, могут варьировать в зависимости от популяций вида.

Пластичность двух видов партеногенетических кавказских скальных ящериц, *Darevskia armeniaca* и *D. dahli*, при их интродукции в новую среду показана экспериментально (Petrosyan *et al.*, 2019a; Petrosyan *et al.*, 2020b). Морфологические, экологические, цитологические и генетические исследования показали, что партеногенетический вид *D. armeniaca* в нативной части ареала (Армения, Грузия) образован в результате естественной гибридизации между близкими диплоидными видами *D. mixta* (“материнский” вид) и *D.* (“отцовский” вид), а *D. dahli* образован в результате естественной гибридизации между близкими диплоидными видами *D. mixta* (“материнский” вид) и *D. portschinskii* (“отцовский” вид) (Petrosyan *et al.*, 2020c). В 1963 г. Даревский и Щербак, положили начало эксперименту по ин-

тродукции партеногенетических ящериц из Армении на Украину (Даревский и др., 1967, 1998). Первоначально планировалась только интродукция 126 половозрелых самок *D. armeniaca*. Эти ящерицы были выпущены в каньоне р. Тетерев в 22 км выше г. Житомира. Оказалось, что среди интродуцированных *D. armeniaca*, как минимум, одна особь относилась к *D. dahli* (Доценко и др., 2008–2009). Несмотря на существенную разницу климатических (температуры, влажности) и орграфических условий (высота над уровнем моря), интродукция прошла успешно. Ареал украинской популяции *D. armeniaca* увеличился к 1998 г. примерно в 10 раз, хотя значительная часть вселенцев погибла в первую суровую зиму 1963–1964 гг. (Даревский и др., 1998; Доценко, 2007). Кроме того, в Житомирской области регистрировали две изолированные многочисленные популяции *D. dahli* (Nekrasova, Koistiushyn, 2016), что позволяет утверждать об успешной натурализации двух видов скальных ящериц в новых условиях среды. Проведенные позже исследования по генотипическому разнообразию украинских и армянских популяций партеногенетической ящерицы *D. armeniaca* подтвердили успешность адаптации и показали, что в интродуцированной украинской популяции после интродукции возникли две новые клональные линии (Omelchenko *et al.*, 2016).

Анализ наших и литературных данных показывает, что скорость адаптивной эволюции может быть увеличена за счет улучшенной приспособленности особей к климату региона инвазии (Rollins *et al.*, 2015), хорошего соответствия между генетическим происхождением (адаптированными генотипами) и климатом региона инвазии (Zenni *et al.*, 2014), инвазии гибридных видов (Gaskin, Schaal, 2002; Petrosyan *et al.*, 2020b), множественных и неконтролируемых интродукций ИВ, характеризующихся разнообразием генетического материала (Lavergne, Molofsky, 2007).

Другой способ сдвига климатической ниши согласуется с представлением о том, что в нативном ареале виды занимали подмножество своей фундаментальной ниши, а при их вселении в новую географическую среду ничто не препятствовало им существенно расширить нишу. Например, инвазионные эндемики с островов чаще расширяют ниши в новых регионах, чем континентальные виды (Liu *et al.*, 2020b). Это связано с тем, что на островах эндемичные виды могут занять лишь небольшую часть своей фундаментальной ниши, поскольку острова меньше по размеру и более однородны по экологическим и климатическим параметрам, чем континентальные районы. После интродукции островные эндемики, по крайней мере земноводные и рептилии, расширяли свою реализованную нишу в результате увеличения доступности подходящей среды (Stroud, 2021). Необходимость применения различных моделей расшире-

ния/консерватизма ниши у островных и континентальных видов, вытекающая из исследований (Stroud, 2021; Liu *et al.*, 2020b), обеспечивает теоретическую основу для создания новых тестов гипотезы консерватизма ниши. Поскольку все инвазионные виды, представленные в нашей работе, не являются островными эндемиками, мы полагаем, что консерватизм климатических ниш для большинства исследованных нами видов справедлив. Однако, учет недавнего срока интродукции многих видов (58%) позволяет утверждать, что некоторые из них продемонстрируют большую эволюцию ниши с течением времени.

Сравнительный анализ динамики ниш для разных групп организмов частично объясняет степень различия консерватизма климатических ниш. Растения, водные организмы и наземные эктотермы отличались от других групп и показали наименьшее соотношение ширины, наибольшее сходство ниш и суммы индексов расширения и стабильности. Для них климатические условия считаются важнейшим фактором, определяющим успешность их инвазии. Это означает, что виды из этих групп занимают более сходные климатические условия в разных частях своего ареала. Если выводы для растений и наземных эктотерм согласуются с выводами работ (Liu *et al.*, 2020a, Petitpierre *et al.*, 2012; Bellard *et al.*, 2013), то для водных организмов (Liu *et al.*, 2020a) отмечается, что их более низкая вероятность обнаружения затрудняет сделать окончательные выводы из-за уменьшения наблюдаемого сходства ниш. Выполнение условий консерватизма климатической ниши важно для понимания и прогнозирования реакции видов на будущие климатические изменения (Araújo, Rahbek, 2006). Литературные данные показывают, что темпы эволюции климатических ниш значительно ниже прогнозируемых климатических изменений (Jezkov, Wiens, 2006).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более 100 лет в научной литературе ведутся споры о том, сохраняется ли экологическая ниша видов в пространстве и времени. Гипотеза консерватизма ниш имеет большое практическое значение для сохранения биоразнообразия и анализа инвазионных процессов на региональном, и глобальном уровнях. В этой работе мы создали интегрированную базу данных точек находок и переменных среды обитания видов в наземных и водных экосистемах для проверки этой гипотезы на примере самых опасных инвазионных ТОП-100 видов России. Построенные модели ENM с помощью PCA в рамках двух концепций COUE и ECOUE позволили проверить эту гипотезу. Показано, что если в рамках концепции COUE гипотеза консерватизма климатических ниш выполнялась для 28% видов, то в рамках расширенной

концепции ЕСОUE эта гипотеза выполняется для 98% видов. Наши результаты в целом подтвердили гипотезу, но мы также обнаружили важные случаи отклонения от этой гипотезы. Наши результаты важны не только для прогнозирования пространственного распределения инвазионных видов, но и для прогнозирования реакции видов на изменение окружающей среды в антропоцене.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны международной организации ERSI за предоставление бесплатной лицензии для использования ArcGIS Desktop 10.6.1 по линии Conservation Grant (User customer number – 535452).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор, анализ и подготовка материалов для статьи стали возможными благодаря финансовой поддержке РНФ (21-14-00123).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Даревский И.С., Кан Н.Г., Рябинина Н.Л., Мартиросян И.А., Токарская О.Н., Гречко В.В., Щербак Н.Н., Даниелян Ф.Д., Рысков А.П.* Биологические и молекулярно-генетические характеристики партеногенетического вида ящериц *Lacerta armeniaca* (Mehely), интродуцированного из Армении на Украину // Доклады академии наук. 1998. Т. 363. № 6. С. 846–848.
- Даревский И.С., Щербак Н.Н.* Акклиматизация партеногенетических ящериц на Украине // Природа. 1967. № 3. С. 93–94.
- Доценко И.Б.* Состояние экспериментальной популяции кавказских скальных ящериц рода *Darevskia* в Житомирской области Украины // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. 2007. Вип. 21. С. 14–19.
- Доценко И.Б., Песков В.Н., Миропольская М.В.* Сравнительный анализ внешней морфологии скальных ящериц рода *Darevskia*, обитающих ныне на территории Украины и их видовая принадлежность // Збірник праць Зоологічного музею. 2008–2009. № 40. С. 129–140.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Araújo M.B., Rahbek C.* Ecology. How does climate change affect biodiversity? // Science. 2006. V. 313. P. 1396–1397.  
<https://doi.org/10.1126/science.1131758>
- Banha F., Gama M., Anastácio P.M.* The effect of reproductive occurrences and human descriptors on invasive pet distribution modelling: *Trachemys scripta elegans* in the Iberian Peninsula // Ecological Modelling. 2017. V. 360. P. 45–52.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.06.026>
- Baselga A.* Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: Balanced variation in abundance and abundance gradients // Methods Ecol. Evol. 2017. V. 8. P. 799–808.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>
- Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., Courchamp F.* Will climate change promote future invasions? // Glob Chang Biol. 2013. V. 19(12). P. 3740–3748.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12344>
- Beukema W., Martel A., Nguyen T., Goka K., Schmeller D., Yuan Z., Laking A., Nguyen T., Lin Chun-Fu, Shelton Jennifer M.G., Loyau A., Pasmans F.* Environmental context and differences between native and invasive observed niches of *Batrachochytrium salamandrivorans* affect invasion risk assessments in the Western Palearctic // Divers. Distrib. 2018. V. 24. P. 1788–1801.  
<https://doi.org/10.1111/DDI.12795>
- Bradshaw M., Connolly R.* Russia's natural resources in the world economy: history, review and reassessment // Eurasian Geography and Economics. 2016. V. 57(6). P. 700–726.  
<https://doi.org/10.1080/15387216.2016.1254055>
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B., Petitpierre B., Pellissier L., Yoccoz N.G., Thuiller W., Fortin M.J., Randin C., Zimmermann N.E., Graham C.H., Guisan A.* Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // Global Ecology and Biogeography. 2012. V. 21. P. 481–497.  
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann O., Mráz P., Petitpierre B., Guisan A., Müller-Schärer H.* Contrasting spatio-temporal climatic niche dynamics during the eastern and western invasions of spotted knapweed in North America // J. Biogeogr. 2014. V. 41. P. 1126–1136.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12274>
- Broennimann O., Treier U.A., Muller-Scharer H., Thuiller W., Peterson A.T., Guisan A.* Evidence of climatic niche shift during biological invasion // Ecol. Lett. 2007. V. 10. P. 701–709.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>
- Clout M.N., Williams P.A.* (Eds.) Invasive Species Management: A Handbook of Principles and Techniques. Oxford University Press. 2009. 308 p.  
<https://doi.org/10.1086/656850>
- Cola V.D., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F., D'Amen M., Randin C., Engler R., Pottier J., Pio D., Dubuis A., Pellissier L., Mateo R., Hordijk W., Salamin N., Guisan A.* Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // Ecography. 2017. V. 40. P. 774–787.  
<https://doi.org/10.1111/ECOG.02671>
- Drake J.M., Bossenbroek J.M.* The potential distribution of zebra mussels in the United States // BioScience. 2004. V. 54 P. 931.  
<https://doi.org/10.1641/0006-3568%282004%29054-%5B0931%3ATPDOZM%5D2.0.CO%3B2>
- Elliott M.* Biological pollutants and biological pollution – an increasing cause for concern // Marine Pollution Bulletin. 2003. V. 46(3). P. 275–280.  
[https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00423-X](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00423-X)
- Fick S.E., Hijmans R.J.* WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International J. Climatology. 2017. V. 37(12). P. 4302–4315.

- Gaskin J.F., Schaal B.A.* Hybrid Tamarix widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. V. 99. P. 11256–11259. <https://doi.org/10.1073/pnas.132403299>
- Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C., Kueffer C.* Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions // *Trends Ecol. Evol.* 2014. V. 29. P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E.* Habitat suitability and distribution models. Cambridge University Press. 2017. 496 p. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Hijmans R.J., Eten J.V., Sumner M., Cheng J., Baston D. et al.* Raster: Geographic Data Analysis and Modeling. (2022) Available online: <https://rspatial.org/raster> [accessed on 9 July, 2022]
- Hill M.P., Gallardo B., Terblanche J.S.* A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2017. V. 26. P. 679–689.
- Hill M.P., Gallardo B., Terblanche J.S.* A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions // *Global Ecology and Biogeography*. 2017. V. 26. P. 679–689. <https://doi.org/10.1111/geb.12578>
- Jezkov T., Wiens J.J.* Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change // *Proc. Biol. Sci.* 2016. V. 283. P. 2104. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2104>
- Jocque M., Field R., Brendonck L., De Meester L.* Climatic control of dispersal ecological specialization trade-offs: a metacommunity process at the heart of the latitudinal diversity gradient? // *Global Ecology and Biogeography*. 2010. V. 19. P. 244–252. <https://doi.org/10.1111/J.1466-8238.2009.00510.X>
- Kooyers N.J., Olsen K.M.* Rapid evolution of an adaptive cyanogenesis cline in introduce North American white clover (*Trifolium repens* L.). *Molecular Ecology*. 2012. 21. P. 2455–2468. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05486.x>
- Kovac K.F., Haight R.G., McCullough D.G., Mercader R.J., Siegert N.W., Liebhold A.M.* Cost of potential emerald ash borer damage in U.S. communities, 2009–2019. *Ecological Economics*. 2010. 69(3). P. 569–578. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2009.09.004>
- Lauzeral C., Leprieur F., Beauchard O., Duron Q., Oberdorff T., Brosse S.* Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: A test with non-native freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*. 2011. 20. P. 407–414. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00611.x>
- Lavergne S., Molofsky J.* Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. 104. P. 3883–3888. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607324104>
- Li Y., Liu X., Li X., Petitpierre B., Guisan A.* Residence time, expansion toward the equator in the invaded range and native range size matter to climatic niche shifts in non-native species // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. V. 23. P. 1094–1104.
- Liu C., Wolter C., Xian W., Jeschke J.M.* Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2020a. V. 117(38). P. 23643–23651. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004289117>
- Liu C., Wolter C., Xian W., Jeschke J.M.* Reply to Stroud: Invasive amphibians and reptiles from islands indeed show higher niche expansion than mainland species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2020b. V. 118(1). e2020172118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2020172118>
- McNyset K.M.* Use of ecological niche modelling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. *Ecology of Freshwater Fish*. 2005. 14. P. 243–255. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00101.x>
- Muscarella R., Galante P.J., Soley-Guardia M., Boria R.A., Kass J.M., Uriarte M., Anderson R.P.* ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models // *Methods Ecol. Evol.* 2014. V. 5. P. 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Naimi B., Hamm Na, Groen T.A., Skidmore A.K., Toxopeus A.G.* Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling // *Ecography*. 2014. V. 37. P. 191–203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Nekrasova O.D., Koistiushyn V.A.* Current distribution of the introduced rock lizards of the *Darevskia* (saxicola) complex (Sauria, Lacertidae, Darevskia) in Zhytomyr region (Ukraine) // *Vestnik zoologii*. 2016. V. 50. P. 225–230.
- Omelchenko A.V., Girnyk A.E., Osipov F.A., Petrosyan V.G., Vergun A.A., Ryskov A.P.* Detection of genotypic changes in parthenogenetic lizards (*Darevskia armeniaca* (Mehely)) introduced from Armenia to Ukraine // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. V. 7, № 3. P. 275–282. <https://doi.org/10.1134/S2075111716030085>
- Parravicini V., Azzurro E., Kulbicki M., Belmaker J.* Niche shift can impair the ability to predict invasion risk in the marine realm: an illustration using Mediterranean fish invaders // *Ecological Letter*. 2015. V. 18(3). P. 246–253. <https://doi.org/10.1111/ele.12401>
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O., Randin C.F.* Niche dynamics in space and time // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 23. P. 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>
- Peterson A.T., Holt R.D.* Niche differentiation in Mexican birds: Using point occurrences to detect ecological innovation // *Ecology Letters*. 2003. V. 6. P. 774–782. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00502.x>
- Peterson A.T., Sanchez-Cordero V., Sober N.J.* Conservatism of ecological niches in evolutionary time // *Science*. 1999. V. 285. P. 1265–1267. <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Petitpierre B., Broennimann O., Kueffer C., Daehler C., Guisan A.* Selecting predictors to maximize the transferability of species distribution models: Lessons from cross-continental plant invasions // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2017. V. 26. P. 275–287. <https://doi.org/10.1111/geb.12530>

- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A.* Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. V. 335. P. 1344–1348.  
<https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C., Guisan A.* Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders // *Science*. 2012. V. 335. P. 1344–1348.  
<https://doi.org/10.1126/science.1215933>
- Petrosyan V., Osipov F., Bobrov V., Dergunova N., Omelchenko A., Varshavskiy A., Danielyan F., Arakelyan M.* Species Distribution Models and Niche Partitioning among Unisexual *Darevskia dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*, 2020b. V. 8(8).  
<https://doi.org/10.3390/math8081329>
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Danielyan F.D., Arakelyan M.S.* Analysis of geographical distribution of the parthenogenetic rock lizard *Darevskia armeniaca* and its parental species (*D. mixta*, *D. valentini*) based on ecological modelling // *Salamandra*. 2019a. V. 55. P. 173–190.
- Petrosyan V.G., Osipov F.A., Bobrov V.V., Dergunova N.N., Kropachev I.I., Danielyan F.D., Arakelyan M.S.* New records and geographic distribution of the sympatric zones of unisexual and bisexual rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia and adjacent territories // *Biodiversity Data J.* 2020c. V. 8. e56030.  
<https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e56030>
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A.* The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: danger trends and species distribution modelling // *NeoBiota*. 2023. V.82. P. 23–56.  
<https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>
- Pili A.N., Tingley R., Sy E.Y., Diesmos M.L.L., Diesmos A.C.* Niche shifts and environmental non-equilibrium undermine the usefulness of ecological niche models for invasion risk assessments // *Sci Rep*. 2020. V. 14; 10(1). P. 7972.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64568-2>
- Radosavljevic A., Anderson R.P.* Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation // *J. Biogeogr.* 2014. V. 41. P. 629–643.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Rolland J., Silvestro D., Schluter D., Guisan A., Broennimann O., Salamin N.* The impact of endothermy on the climatic niche evolution and the distribution of vertebrate diversity // *Nature Ecology & Evolution*. 2018. V. 2. P. 459–464.  
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0451-9>
- Rollins L.A., Richardson M.F., Shine R.* A genetic perspective on rapid evolution in cane toads (*Rhinella marina*) // *Mol. Ecol.* 2015. V. 24. P. 2264–2276.  
<https://doi.org/10.1111/mec.13184>
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H.* Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature*. 2003. V. 421. P. 57–60.  
<https://doi.org/10.1038/nature01333>
- RStudio is an Integrated Development Environment (IDE) for R Language. Available online: <https://www.rstudio.com> (accessed on 9 July 2020).
- Sax D.F., Early R., Bellemare J.* Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change // *Trends Ecol. Evol.* 2013. V. 28. P. 517–523.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.010>
- Sbrocco E.J., Barber P.H.* MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology // *Ecology*. 2013. V. 94(4). P. 13.  
<https://doi.org/10.1890/12-1358.1>
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., van Kleunen M., Winter M., Ansong M., Arianoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brockerhoff E.G., Brundu G., Capinha C., Causton C.E., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Economo E.P., Fuentes N., Guénard B., Jäger H., Kartesz J., Kenis M., Kühn I., Lenzner B., Liebhold A.M., Mosena A., Moser D., Nentwig W., Nishino M., Pearman D., Pergl J., Rabitsch W., Rojas-Sandoval J., Roques A., Rorke S., Rossinelli S., Roy H.E., Scalera R., Schindler S., Štajerová K., Tokarska-Guzik B., Walker K., Ward D.F., Yamanaka T., Essl F.* The global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools // *PNAS*. 2018. V. 115(10). P. 1–10.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Pagad S., Pyšek P., Winter M., Arianoutsou M., Bacher S., Blasius B., Brundu G., Capinha C., Celesti-Grapow L., Dawson W., Dullinger S., Fuentes N., Jäger H., Kartesz J., Kenis K., Kreft H., Kühn I., Lenzner B., Liebhold A., Mosena A., Moser D., Nishino M., Pearman D., Pergl J., Rabitsch W., Rojas-Sandoval J., Roques A., Rorke S., Rossinelli S., Roy H.E., Scalera R., Schindler S., Štajerová K., Tokarska-Guzik B., van Kleunen M., Walker K., Weigelt P., Yamanaka T., Essl F.* No saturation in the accumulation of alien species worldwide // *Nature Communications*. 2017. V. 8(1). P. 1–9.  
<https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sexton J.P., Montiel J., Shay J.E., Stephens M.R., Slatyer R.A.* Evolution of ecological niche breadth // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2017. V. 48. P. 183–206.  
<https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-110316-023003>
- Simberloff D.* The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. V. 40. P. 81–102.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Soberon J., Arroyo-Pena B.* Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson // *PLoS One*. 2017. V. 12. e0175138.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175138>
- Stroud J.T.* Island species experience higher niche expansion and lower niche conservatism during invasion // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2021 Jan 5. 118(1). P. e2018949118.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2018949118>
- Strubbe D., Beauchard O., Matthysen E.* Niche conservatism among non-native vertebrates in Europe and North America // *Ecography*. 2015. V. 38. P. 321–329.
- Strubbe D., Broennimann O., Chiron F., Matthysen E.* Niche conservatism in non-native birds in Europe: Niche unfilling rather than niche expansion // *Global Ecology and Biogeography*. 2013. V. 22. P. 962–970.
- Tingley R., Thompson M.B., Hartley S., Chapple D.G.* Patterns of niche filling and expansion across the invaded ranges of an Australian lizard // *Ecography*. 2016. V. 39. P. 270–280.

- Tingley R., Vallinoto M., Sequeira F., Kearney M.R. Realized niche shift during a global biological invasion // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014. V. 111. P. 10233–10238.
- Torres U., Godsoe W., Buckley H., Parry M., Lustig A., Worner S. Using niche conservatism information to prioritize hotspots of invasion by non-native freshwater invertebrates in New Zealand // *Diversity and Distributions*. 2018. V. 24. P. 1802–1815.  
<https://doi.org/10.1111/DDI.12818>
- Warren D., Glor R., Turelli M. ENMtools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models // *Ecography*. 2010. V. 33. P. 607–611.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.0614Nice2.x>
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution // *Evolution*. 2008. V. 62. P. 2868–2883.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Wiens J.A., Stralberg D., Jongsomjit D., Howell C.A., Snyder M.A. Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 106 (suppl. 2). 2009. P. 19729–19736.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0901639106>
- Wiens J.J., Graham C.H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2005. V. 36. P. 519–539.  
<https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.36.102803.095431>
- Wittenberg R., Cock M.J. (Eds.) *Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices (CABI)*. 2001. V.  
<https://doi.org/10.1079/9780851995694.0000>
- Zenni R.D., Bailey J.K., Simberloff D. Rapid evolution and range expansion of an invasive plant are driven by provenance-environment interactions // *Ecol. Lett.* 2014. V. 17. P. 727–735.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12278>

## Ecological Niches Modelling of the Most Dangerous Invasive Species Top-100 in Russia: Testing the Hypothesis of Conservatism of Ecological Niches

V. G. Petrosyan<sup>1, #</sup>, F. A. Osipov<sup>1</sup>, I. Yu. Feneva<sup>1</sup>, N. N. Dergunova<sup>1</sup>, and L. A. Khlyap<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: petrosyan@sevin.ru*

The concept of ecological niches plays an important role in predicting the potential distribution of species in the invasive range and developing invasion management strategies. To test the hypothesis, we used models of ecological niches of the 100 most dangerous invasive species of Russia. Our results show that invasive niches occupy a position similar to native niches in the space of predictor variables and there is a very limited expansion of niches. The results generally support the niche conservatism hypothesis. We also found important exceptional cases of rejection of this hypothesis. The key mechanisms governing the persistence of niche increase our confidence in availability species distribution models to predict the response of species in the framework of ongoing of global climate change.

*Keywords:* niche conservatism, invasive species, models of ecological niches, climate change

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: СООБЩЕСТВО

УДК 573.22+574.42:911.52:57.084.2

### ТЕОРЕТИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ГРАНИЦ И ЦЕЛОСТНОСТИ В ЛАНДШАФТНОМ ПОКРОВЕ И ЕГО КОМПОНЕНТАХ

© 2023 г. А. Н. Кренке\*, \*\*, Р. Б. Сандлерский\*, \*\*\*, @, А. С. Байбар\*, \*\*, М. Ю. Пузаченко\*\*, Ю. Г. Пузаченко\*\*\*

\*Национальный исследовательский университет “Высшая школа экономики”, ул. Мясницкая, 20, Москва, 101000 Россия

\*\*Институт географии РАН, Старомонетный переулок, 29/4, Москва, 119017 Россия

\*\*\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: rsandlerskiy@hse.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Кратко рассмотрены четыре основные модели возникновения границ и, в частном случае, целостности, вытекающие из теории нелинейных динамических систем. На основе фундаментальной теории отсчета Котельникова и, соответственно, общей теории информации исследуется характер выделяемой границы, как функции частоты опробования в пространственном ряду с регулярным шагом, и вводится единица измерения “берг” — одно полное колебание на один километр, по сути тождественная единице “герц” для временного ряда. Основные положения проиллюстрированы на примере анализа свойств реальных биогеоценозов и мультиспектральных измерений отраженной солнечной радиации по спутнику SPOT 6.

*Ключевые слова:* топология, теорема отсчета, масштаб, бифуркация, гистерезис, диффузия, обратные связи

**DOI:** 10.31857/S102634702360019X, **EDN:** VGOXRY

#### ВВЕДЕНИЕ

Проблема реальности границ является предметом дискуссии на протяжении двухсот лет с начала формирования географии как науки. В конце 18 в. было уже общепринятым рассматривать все явления природы (неорганические, органические, социальные), как функциональные отношения частей единого целого. Идея целостности могла выражаться и в особенностях каждой конкретной области. Так Бьютт (Butte), в 1811 утверждал: “никакой ученый не сомневается относительно существования земного организма” (цит. по Hartshorne, 1939). Для Бьютта индивидуальные страны и районы были “организмы”, которые подобно любому организму, включали физическую и психическую сущности, основой последней был человек. Однако, как всегда в науке существовало и прямо противоположное видение реальности. Противники гиперцелостности обращали внимание на тот факт, что трудно найти регионы, которые обособлялись бы границами одновременно всех явлений. Наиболее полная критика этой “целостной” концепции была дана А.Л. Бучером

(Bucher) в 1827 г. В конечном итоге, он пришел к выводу, что нет необходимости изучать границы, регионы могут быть выделены любым произвольным способом. Он доказывал, что география должна изучать отношения конкретных явлений на любом участке земной поверхности (цит. по Hartshorne, 1939).

Наиболее остро вопрос о целостности стоял для биотической составляющей ландшафта — растительного покрова. В начале XX в. Морозов (1913, 1928) и Клементс (Clements, 1905, 1936) независимо друг от друга воспринимали растительные сообщества как отдельные организмы. Глизон (1917, 1939) и Раменский (1924) сформулировали гипотезу непрерывности растительного покрова. Особенно полно она была доказана в работах Раменского (1910, 1924) с обширным статистическим материалом. Раменский писал, что, хотя выделение границ и возможно, но они априори условны. В фитоценологии и геоботанике организменная концепция господствовала вплоть до 1960 г. Результаты исследований Уиттекера (Whittaker, 1956, 1960) в Центральных Аппалачах убедительно под-

твердили представления Раменского и Глизна, практически все мировое научное сообщество геоботаников очень быстро признало индивидуалистическую концепцию и, соответственно, непрерывность растительного покрова, практически полностью отрицая реализуемость организменной концепции. Истинность при определенных условиях реализации индивидуалистической концепции была строго доказана в рамках математической теории устойчивости и подтверждена в прямых полевых исследованиях с применением различных статистических методов ординации (Пузаченко, 2004). Однако в конце XX—начале XXI века абсолютная общность индивидуалистической концепции была поставлена под сомнение (Пузаченко, 2017). Это, в частности, привело к новому всплеску интереса к границам, целостности и исследованию их природы.

Аналогичные проблемы соотношения целостности и непрерывности существуют в почвоведении и ландшафтоведении, но они менее разработаны. Так в почвоведении педон мыслится как материальное тело с линейными размерами от одного до десяти метров, но большинство почвоведов рассматривают почвенный покров в целом или в отдельных его свойствах как непрерывный. В ландшафтоведении Д.Л. Арманд (1975) доказывал непрерывность ландшафта и условность выделяемых границ. С другой стороны, школа ландшафтоведения, наследующая идеи Солнцева, не высказывает никаких сомнений в объективности их существования. Следует отметить, что практика планирования использования природных ресурсов требует обязательного введения территориальных единиц с их границами.

Обратим внимание на тот факт, что индивидуалистические и организменные отношения вполне совместимы в реальной системе. Индивидуалистическая концепция по условию отражает равновесные (стационарные) отношения между элементами системы. Статистические методы, используемые для многомерного анализа отношений, сами по себе выделяют только равновесные отношения. Вклад этих отношений можно оценить по коэффициенту детерминации варьирования в пространстве значения каждого элемента от осей или факторов, выделенных в многомерном анализе. Однако, если коэффициент детерминации очень велик, то это совершенно не значит, что отношения равновесны и нет нарушающих его организменно-подобных образований. Для доказательства равновесия необходимо, чтобы остатки от статистической модели каждого элемента имели бы строго нормальное распределение и нулевую автокорреляцию ряда. Обычно этого не бывает и существуют интервалы в пространстве, имеющие не менее четырех соседствующих точек с одним знаком отклонения от равновесной модели (Пузаченко, 2017). Необходимо обратить внимание

на то, что проблема выделения границ и их реальности рассматриваются также при анализе пространственной структуры популяций (Ranke *et al.*, 2021), в экономической географии (Gallaway, 2005; Колосов и др., 2014) и других областях, так или иначе касающихся явлений, имеющих пространственную дифференциацию.

В настоящем сообщении на основе теории информации и фундаментальной теоремы отсчета Котельникова в частности предлагается методология выделения и описания границ природных объектов, как функции частоты опробования в пространственном ряду с регулярным шагом опробования. Предлагается ввести для пространства единицу измерения “берг” — одно полное колебание на один километр, по сути тождественную единицу “герц” для временного ряда. Кратко рассматриваются четыре основные модели возникновения границ и, в частном случае целостности, вытекающие из теории нелинейных динамических систем. Основные положения методологии иллюстрируются на реальных измерениях свойств биогеоценозов и измерениях отраженной солнечной радиации в каналах спутника SPOT 6. В предложенной постановке проблемы общие теоретические представления о неравновесных, нелинейных, динамических системах тесно взаимодействуют с представлениями классического натуралиста, объединяя их для ответа на фундаментальные вопросы: почему существуют конкретные пространственно-временные структуры и каковы пути их эволюции. Отвечая на эти вопросы, мы ищем порождающие их физические механизмы, последовательно совершенствуя соответствующие модели.

## ТЕОРИЯ ИНФОРМАЦИИ В ИССЛЕДОВАНИИ ПЕРЕХОДНЫХ ЗОН

Рассматривая постановку проблемы границ в ландшафтной экологии нельзя не отметить практически полное игнорирование для ее решения хорошо развитой и в своих основаниях строго доказанной теории передачи информации во времени по каналам связи любой физической природы (Shannon, 1949). Частоты флюктуации переменных любой физической природы измеряются в непрерывной шкале с единицей измерения одно полное колебание в секунду (герц), что обеспечивает их полную непрерывность и соизмеримость. Надо полагать, что тоже самое справедливо и для пространственных флюктуаций. Соответственно, наша задача показать связь неопределенности при выделении резких и постепенных границ с полосой частот, реализованных в конкретных измерениях, и предложить метод ее снижения для реальных исследований структуры переходных зон и выделения возможно целостных систем с резкими границами. Однако, теоретическая основа для

исследования пространственной структуры на основе трансектов с регулярным шагом опробования и дистанционной информации с заданным максимальным разрешением является общей.

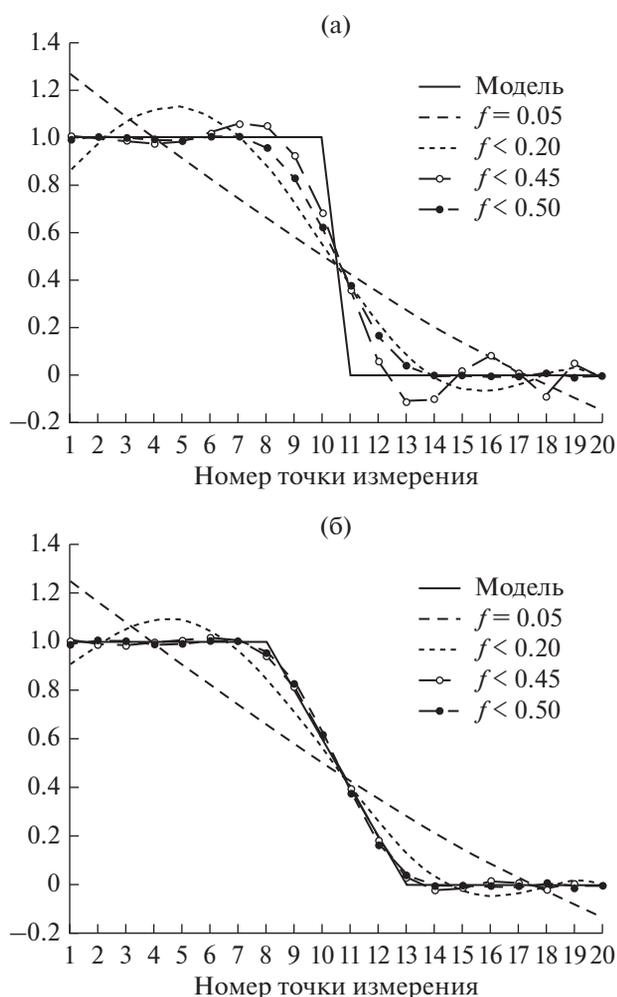
В теории информации сформулированы общие законы передачи информации, справедливые для систем любой физической реализации (Шеннон, 1963). В общем случае, допускается, что существует передатчик (в широком смысле среда) который генерирует во времени колебания всех своих свойств или иначе ведет себя как динамическая система. Приемник в данном случае — исследователь, который с помощью некоторой измерительной системы пытается воспроизвести варьирование отдельно взятых свойств. Естественно, что для каждого свойства есть специфический приемник, который воспроизводит сигнал, поступающий из среды через равные промежутки времени. Возникает вопрос: каковы должны быть эти равные промежутки и каково должно быть время приема информации, чтобы полностью, без искажения, воспроизвести функцию, отражающую поведение рассматриваемого свойства во времени? Эта задача была решена В.А. Котельниковым (1933), в настоящее время называемой теоремой отсчета и лежащей в основе закона о пропускной способности канала связи К. Шеннона (Shannon, 1949).

Теорема отсчета доказывает, что 1) Если функция не содержит частот выше  $W$  герц, она полностью определяется своими мгновенными значениями в моменты, отстоящие друг от друга на  $1/(2W)$  с. 2) Функция полностью определяется своими мгновенными значениями, если не содержит частот ниже  $W_1$  герц и выше  $W_2$  герц. 3) Функция полностью определяется своими мгновенными значениями, если требует передачи длиной меньше  $T$  условных единиц с частотой  $f_{\min} < 2/T$  и шаг (расстояние) между отсчетами  $n\Delta t$  ( $f_{\max} = 1/2n\Delta t$ ), при  $n = 1$  (каждый последовательный отсчет)  $f_{\max} = 0.5$  (частота Найквиста). Для любых колебаний любых переменных во времени введена единая единица измерения частоты — герц, или одно колебание в с. При этом отсчеты могут браться через секунду, через 0.1 с и вообще с любым временным шагом. Теорема утверждает, что функция полностью воспроизводима по наблюдениям, если она не содержит частот выше некоторой величины, и, соответственно, не воспроизводима, если содержит их при отсчетах, отстоящих друг от друга на минимально возможный в данной системе измерения временной интервал. Вторая запись теоремы определяет воспроизводимость функции в полосе частот  $W_2 - W_1$ . Третья запись представляет время в безразмерных единицах, и минимальная частота определяется временем измерения, а максимальная удвоенным регулярным интервалом. Когда интервал равен в условных

единицах одному шагу, то частота максимальна и равна 0.5. Это безразмерная форма обычно используется во всех статистических пакетах анализа временных рядов. Обратим внимание, что введение общей единицы частоты “герц” позволяет сопоставлять и сравнивать любые измерения, осуществленные во времени.

При переходе к пространственным рядам все положения о воспроизводимой в измерениях внешней переменной остаются те же и к анализу пространственных рядов полностью применима вся мощная теория анализа временных рядов. В системах измерения отраженной солнечной радиации со спутников минимальная пространственная частота задается размером пикселя, а максимальная — половиной длины ряда по соответствующей координате. Как и для времени, для пространства можно ввести частоту в условных единицах. Но это неудобно, так как затрудняет сравнение независимых измерений, выполненных при разном шаге опробования или при разном разрешении космических снимков. В целом, возможность применения теоремы отсчета к пространственным рядам была показана (Пузаченко, 1976, 1983). Им было предложено осуществлять измерение разнообразия всех свойств ландшафта на трансектах с регулярным шагом опробования, и предложена единица пространственной частоты “берг”, равная одному полному колебанию на один километр. Таким образом, если, например, мы говорим — частота колебания 100 берг, то это означает, что в среднем, на один км воспроизводимо сто колебаний, если конечно таковые существуют. Выбор в названии единицы фамилии Л.С. Берга для русскоязычных географов очевиден, а выбор в качестве единицы 1 км, соответствует представлениям о том, что ландшафт в понимании школы Н.А. Солнцева, не должен иметь меньшие линейные размеры. Идея строго линейного трансекта с регулярным шагом опробования была в полной мере реализована при исследовании разнообразия ландшафта малых островов в юго-западной части Тихого океана (Puzachenko, 1994).

Рассмотрим возможность идентификации типа границ с использованием теоремы отсчета на двух простых модельных примерах (рис. 1). Задан интервал измерения по регулярной схеме длиной в двадцать точек. Расстояние или время в данном случае задано в условных единицах. На рис. 1а задана резкая граница (грань), а на рис. 1б — постепенная. Покажем, как аппроксимируется модельный ряд при различных полосах частот, т.е. шаге опробования. Первая частота по данному ряду составляет  $f_1 = 0.05$ , и шаг (расстояние) между отсчетами составляет  $n = 1/2f$ , т.е. 10 точек заданного ряда. Как следует из рис. 1, при этой частоте вся заданная область отражается как континуальная граница. Заданную следующую частоту



**Рис. 1.** Отображение структуры границы для двух моделей через непрерывную функцию Фурье: а – резкая, б – постепенная.

$f_2 \leq 0.2$ , что соответствует расстоянию 2.5 точек. Заданная модель границы описывается практически синусоидой. При  $f < 0.45$  шаг между отсчетами составляет 1.111 и при  $f < 0.5$  – измерения осуществляются в каждой точке и заданная резкая граница описывается практически полностью (рис. 1а). На рис. 1б, аналогичные расчеты приведены для постепенной границы. Как следует из рисунка, при максимальной частоте опробования получаем точное описание переходной зоны. Таким образом, если мы исследуем некоторую граничную область какого-либо свойства в природе, то постоянное увеличение “крутизны” аппроксимирующей линии с ростом частоты опробования индицирует существование резкой границы. В противном случае при максимальной частоте опробования однозначно выделяется переходная зона.

Можно предложить другой, безусловно, более удобный метод идентификации типа границы. Рассмотрим квадрат расстояния значений пере-

менной между соседними токами через две, три, четыре и т.д. точки, имитируя изменение шага измерения переменной  $D_{i=1,2,3,\dots,n\text{-step}} = (y_i^2 - y_{i+k}^2)^2$ . Как следует из рис. 2, если граница при максимальной частоте измерения дискретная, то при разном шаге измерения она будет давать одно и то же значение дистанции, лишь смещаясь по оси X на один шаг (рис. 2а). Если граница постепенная (рис. 2б), то при расчете для соседних точек измерения получаем постепенное изменение дистанции. При изменении шага дистанции становятся более контрастными, и при измерении через четыре точки граница становится резкой с единственной достоверной дистанцией. Таким образом, получаем, что резкая граница при одной частоте измерений может быть переходной при увеличении частоты, формально доказать, что граница резкая на всех возможных интервалах измерения во времени или пространстве невозможно. Таким образом, при измерении реальных объектов, всегда необходимо указывать для какой частоты мы получаем резкую границу.

Очевидно, что те же результаты получим, если будем рассматривать значения переменной при разном шаге опробования не в отдельных точках, а по осредненным по двум, трем, четырем и т.д. точкам, что в частности, более удобно при работе с дистанционной информацией. Для обеспечения сравнимости различных независимых измерений, осуществленных в разных масштабах, перейдем к пространственным частотам (берг). Если наши наблюдения осуществляются с шагом в один метр, то максимальная частота будет 500 берг или пятьсот полных колебаний на один км. Исходя из этого соотношения, легко перевести расчеты, выполненные в условных единицах в единицу пространственной частоты.

### КЛАССИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ, ПОРОЖДАЮЩИЕ РАЗЛИЧНЫЕ ТИПЫ ГРАНИЦ И ФОРМИРОВАНИЕ ЦЕЛОСТНЫХ ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ

Выделение разных типов границ представляет мало интереса, если не осуществляет поиска ответа на вопрос о порождающих их механизмах. В общем случае, очевидно, что в большинстве случаев границы выделяют области неравновесных преобразований геосистем в пространстве. Особый интерес представляют природные системы, ограниченные резкими границами. Возможно, они выделяют целостные организменно-подобные образования, по условию обладающие повышенной устойчивостью в широком диапазоне изменения условий среды. На первый взгляд может показаться, что идентификация генезиса границ представляется трудно разрешимой, но теория нелинейной динамики предлагает строго ограни-

ченный перечень и для каждой модели можно предложить критерии их идентификации в природе.

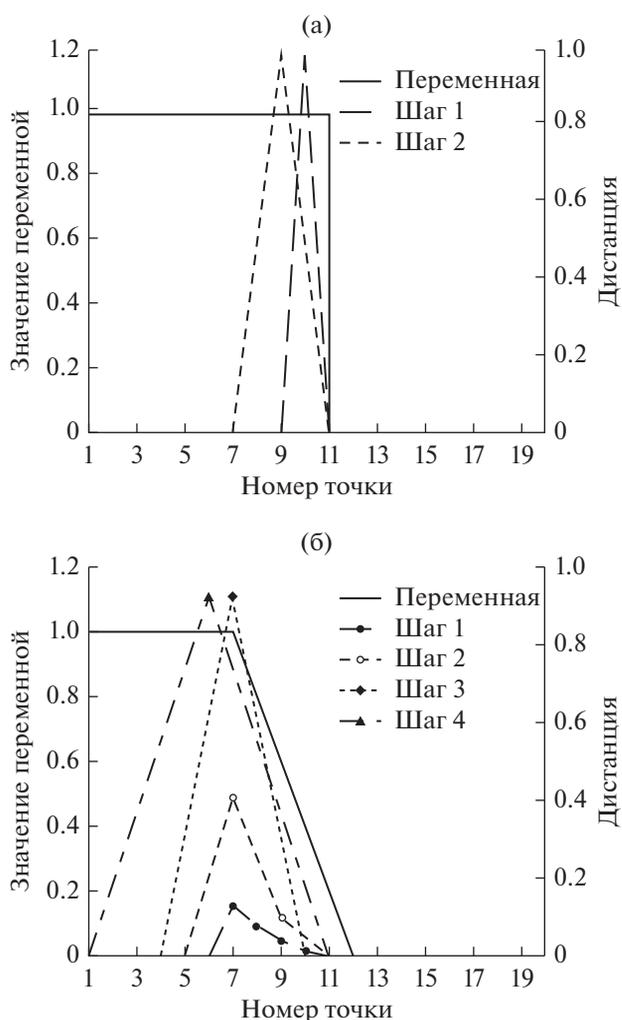
**Модель бифуркации.** Многие отношения в природе описываются моделями второй или третьей степени:

$$Y = (a_{\max} - X)^\alpha (X - a_{\min})^\beta,$$

где  $X$  – внешняя переменная,  $a_{\max}$  и  $a_{\min}$  левая и правая границы области существования  $Y$ ,  $\alpha$  и  $\beta$  коэффициенты, описывающие ассиметричные параболы (Kuznetsov, 1998).

Такая модель обычно описывает экологические ниши видов по одному фактору ( $X$ ) среды (Пузаченко, 1996). Эта модель часто хорошо объясняет переходные зоны различной структуры между растительными сообществами. Основным условием для их реализации является постепенное изменение условий среды обычно на наклонной поверхности рельефа, определяющего градиент увлажнения и минерального питания. Граница может быть более резкой при смене почвообразующих пород. При этом имеем в виду, что каждый вид зависит не от одного, а от четырех–пяти внешних факторов и по каждому фактору существуют свои потенциальные точки бифуркации. В соответствии с континуальной моделью, виды могут быть независимы друг от друга, однако, если у некоторых видов по какому-либо фактору точки бифуркации близки, то они одновременно сменяются экологически замещающими их по градиенту аналогами. Соответственно, в области близких точек бифуркаций будет существовать переходная зона. Если между видами существует некоторая конкуренция, то граница может быть резкой. Исследование этого типа границ требует многомерного анализа отношений видов к некоторым виртуальным факторам и отображения их изменения по градиенту среды (Пузаченко, 2004). Если получаемая на этой основе статистическая модель взаиморазмещения видов на трансекте генерирует наблюдаемые переходные зоны, то бифуркационный механизм можно считать доказанным. Бифуркационный механизм описывает многие процессы в природе: резкое изменение влажности почвы при изменении крутизны склона, геохимические барьеры и т.п.

**Модель гистерезиса.** Гистерезис описывает движение некоторой переменной по разным траекториям при увеличении и уменьшении значения определяющего ее фактора (Scheffer *et al.*, 2001; Visintin, 2006; Beisner *et al.*, 2008). Допустим, на некоторой территории в момент  $t_0$  существует степь. Пусть происходит постепенное увеличение осадков и на месте степи формируется лес. Допустим, что наступил новый климатический цикл и постепенно количество осадков уменьшается. Однако лес не будет преобразовываться по той же



**Рис. 2.** Отображение структуры границы для двух моделей через изменение шага взятия отсчета. а – резкая, б – постепенная.

траектории. Он может перейти скачкообразно в степь, если количество осадков будет существенно меньше, чем было в момент  $t_0$ . Приведем реальный пример гистерезиса возникшего на наших глазах на территории Центрально-лесного заповедника (наблюдения 1994–2017 гг.). На протяжении всего периода наблюдения наблюдается общий тренд потепления зимы (Шуйская, 2021). На наших глазах в еловых лесах на морене увеличилось участие клена, липы, вяза, а в кустарниковом ярусе – лещины (Пукинская, 2020). Однако, еловый лес все-таки остается еловым. В 1996 г. в результате ветровала еловый лес был уничтожен на значительной территории (Пузаченко, 2007). Летняя температура воздуха на ветровалах на 2–3 градуса выше, чем над еловым лесом. В результате возобновление леса пошло через широколиственные породы и, в первую очередь, через липу, клен и вяз. Сомкнутость полога настолько

высока, что ель в возобновлении встречается единично. Вместе с тем ельники, не пострадавшие от ветровала, так и остаются ельниками и граница между ними и широколиственными лесами практически всегда резкая. Гистерезис широко распространен в природе. Для доказательства этого механизма возникновения резкой границы требуется обычно прямой или косвенный анализ изменения климата на исследуемой территории.

**Уравнение реакции–диффузии с потоком Тьюринга.** В основе простейшего варианта модели лежит классическая модель динамики популяции:

$$dx/dt = rx(1 - bx),$$

где  $x$  – переменная,  $r$  – коэффициент размножения (активатор),  $b$  – коэффициент самоингибирования (ингибитор).

Дополним модель пространством, в котором происходит диффузия ингибитора и активатора. Пространственные структуры, в том числе с резкими границами, возникают в зависимости от соотношения коэффициентов диффузии ингибитора и активатора. В общем случае, если коэффициент диффузии ингибитора существенно больше коэффициента диффузии активатора, то возникают пространственные структуры (Turing, 1952; Ризниченко, 2003). Эта модель, например, хорошо описывает формирование дискретных пятен и полос растительности в семиаридном климате (Tian, 2015). Она, вероятно, будет описывать пространственные структуры в подзолистых почвах с частотой около 1000–500 берг. Модель порождает иерархическую организацию с правильно повторяющимися полосами пространственных частот. Выявить потенциальную реализуемость этой модели можно на основе спектрального и вейвлет анализа, в рамках которого будут установлены иерархические уровни с кратными частотами. Возможность реализации этой модели в растительном покрове в умеренном климате проблематична, однако исключать ее реализуемость нельзя. Возможно, она реализуется на лугах при различных соотношениях коэффициентов расселения и действия коэффициентов диффузии ингибиторов, как отображения конкуренции видов в пространстве. Реалистичность этой модели для древесного яруса весьма сомнительна.

**Модель на основе обратных положительных связей.** Положительная обратная связь приводит к тому, что части системы взаимно усиливают друг друга. Если такую систему не ограничивает среда и она линейна, то система абсолютно неустойчива и эта аутокаталитическая реакция приведет к взрыву (Арманд, 1988). Однако в системе “животные–растения–почва” отношения обычно нелинейны, а среда определяет допустимую область существования. Примеров таких систем очень много. Типичным примером является вер-

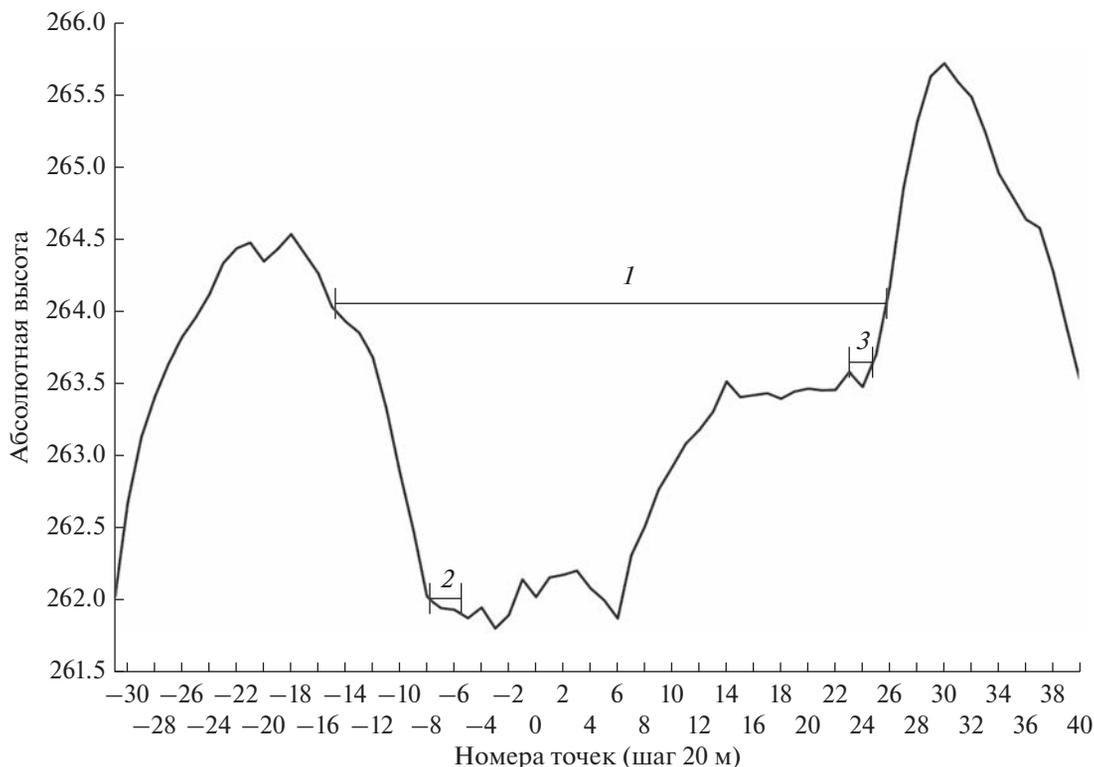
ховое болото, формирующееся на основе положительной обратной связи “торф–сфагновые мхи”. Такие же отношения существуют между лесом и степью, в первую очередь за счет положительной обратной связи между лесом и осадками и положительными обратными связями между луговой (степной) растительностью и почвами. При определенных климатических условиях и определенных условиях рельефа (обычно, южные экспозиции), вторичные луга весьма устойчивы и в лесной зоне. По-видимому, существуют аналогичные образования и в естественном лесу. Проблема выявления и исследования таких целостных систем состоит в том, что они в полной мере могут проявляться лишь в старых, никогда не подвергавшихся рубкам и пожарам, лесах. Таких лесов очень мало, и они имеют в этом плане огромную ценность. Лесные системы, построенные на основе обратных положительных связей, заведомо неравновесны и обладают собственными механизмами, повышающими их устойчивость. Исследование их имеет очень большое значение, так как дает основания для построения моделей формирования целостности в растительных сообществах и биогеоценозах. Критерием выделения таких систем является резкость и почти полная замкнутость границ. Если мы получили на основе анализа мультиспектральной дистанционной информации такие образования, то они должны стать предметом специального исследования, направленного на выявления конкретных механизмов поддержания целостности, а в идеале, и их моделирования.

Фактически рассмотренные четыре модели исчерпывают возможные механизмы возникновения переходных зон и границ. Ограниченность этого перечня делает поиск механизмов, объясняющих формирования различных вариантов переходных зон, вполне реалистичным.

#### ПРИМЕРЫ АНАЛИЗА СТРУКТУРЫ ПЕРЕХОДНЫХ ЗОН НА РЕАЛЬНЫХ ОБЪЕКТАХ

##### Оценка структуры границы по плотности почвы.

На рис. 3 показан трансект с шагом 20 м, пересекающий моренную гряду в Центрально-Лесном биосферном заповеднике (максимальное положение озера Валдайского оледенения, которое, по-видимому, с юга подпиралось ледником). Песчаные озерные отложения мощностью в среднем 50–60 см с запада покрывает всю поверхность. С востока на склоне моренной гряды распространены супесчаные озерные отложения. В центральной, наиболее низкой части трансекта (точка –3), на глубине 4 м вскрываются микулинские торфяные отложения, подстилаемые сапропелем и озерными глинами. На уступе от 14 до 24 точки на глубине 4 м также вскрываются тор-

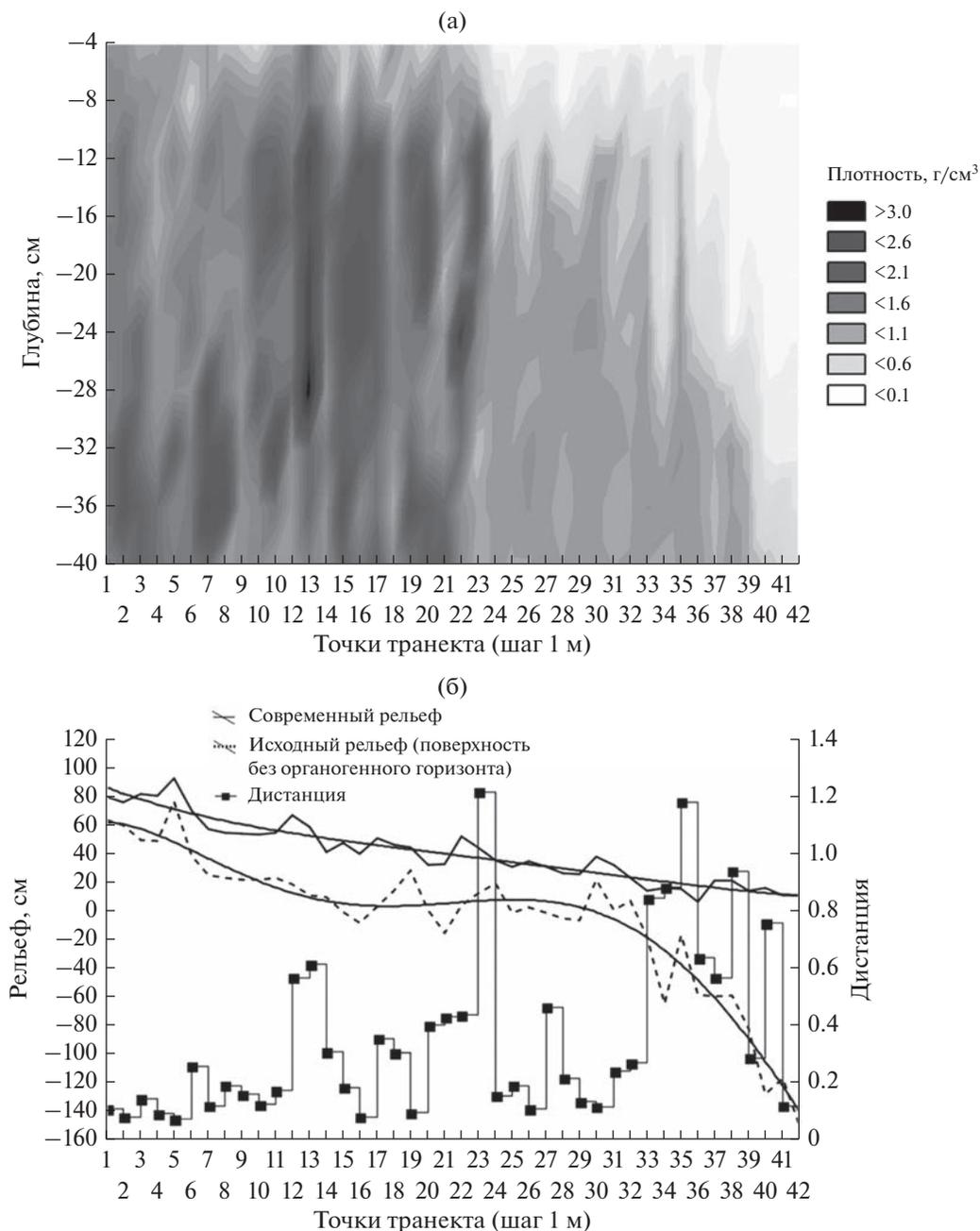


**Рис. 3.** Трансект через моренную гряду в Центральном-Лесном заповеднике. 1. Максимальное положение зеркала озера Валдайского оледенения. 2. Мини-трансект на границе сфагнового ельника и ветровала 1996 г. на месте широколиственно-елового леса на палево-подзолистых почвах, 3. Мини-трансект на переходе от граничной зоны верхового болота к мелколиственно-еловому лесу на палево-подзолистых почвах.

фянистые отложения микулинского возраста. От точки 7 до точки 25 распространен разновозрастный ельник чернично-сфагновый четвертого бонитета на торфянисто-глеевых почвах со средней мощностью торфа 50 см (максимум 70) с возрастом порядка четырех тысяч лет.

В торфе обнаруживаются захороненные стволы ели. Можно утверждать, что возраст этого уникального биогеоценоза исчисляется тысячами. Эта суперустойчивость возникает в результате контура положительных обратных связей в системе “ель—сфагнум—торф”. Ель при относительно разреженном пологе (сомкнутость 0.5–0.6) обеспечивает необходимую освещенность для *Sphagnum girgensohnii* Russ. и *Sphagnum angustifolium* Russ. Формирование торфяного горизонта с низким минеральным питанием определяет развитие мощной корневой системы ели, делающую ее устойчивой к ветровалам, которые периодически уничтожают ельники на прилегающих моренных холмах. Покров сфагнума не препятствует успешному возобновлению ели в окнах, образующихся при выпадении единичных старых елей (возрастом около 250 лет). Прямые измерения баланса CO<sub>2</sub> показали, что в сухие годы биогеоценоз выделяет CO<sub>2</sub>, а во влажные годы

наоборот (Milyukova *et al.*, 2002). В результате за 4000 лет накопилось только 50 см торфа. Рассматриваемый ельник является безусловным примером целостного биогеоценоза (экосистемы). От нулевой точки до шестой на трансекте распространено типично лесное сфагновое болото, резко отделенное от ельника. Ширина границы — один—два метра. Выпуклая форма поверхности определяется более интенсивным ростом сфагнума в центральной части болота. Переход от лесного болота к мелколиственно-еловому лесу постепенный. Доля сосны постепенно снижается. Болото, безусловно, наступает, так как на его границе около нулевой точки двадцать пять лет назад росли две ели, которые усохли примерно в 1993 г. (устное сообщение Е.С. Шапошникова). На рис. 4а представлено пространственное варьирование плотности почвы на мини-трансекте с шагом опробования 1 м на границе сфагнового ельника и ветровала (обозначен цифрой 2 на рис. 3), а на рис. 4б — современный и рельеф без органического горизонта (исходный рельеф). Плотность почвы определялась по образцам, отобранным буром (Робур, Volta, Россия) с шагом 4 см по глубине до 40 см. Почва формируется на озерных песках, перекрытых тонким слоем покровного



**Рис. 4.** Варьирование свойств почвы на мини-трансекте 1: а – Пространственное варьирование плотности почв, б – исходный рельеф, современный рельеф, дистанция между соседними точками по плотности почв.

суглинка. Морена, скорее всего, московского оледенения, вскрыта на глубине 1 м в точке № 41. На рис. 4б показана современная поверхность и поверхность без органогенного горизонта, для выделения резких границ рассчитывается квадратичная нормированная Евклидова дистанция для всего профиля до глубины 40 см с шагом 4 см:

$$D_{i,j+1} = \sum_{j=1}^{10} \left( \frac{x_i^j - x_{i+1}^j}{x_i^j + x_{i+1}^j} \right)^2,$$

где  $x$  – плотность почвы,  $i$  – номер точки,  $j$  – номер слоя почвы, которую с полным основанием можно назвать “мощностью границы”.

Из рис. 4б хорошо видно, как наступление ельника сфагнового в результате накопления торфа выравнивает исходный рельеф, однако оно происходит, по-видимому, пошагово. Выделяются четыре мощных резких интегральных границы по плотности на частоте 500 берг. Наибольшая мощность границы измерена в точке 23. На рис. 5 показано изменение плотности почвы для трех из-

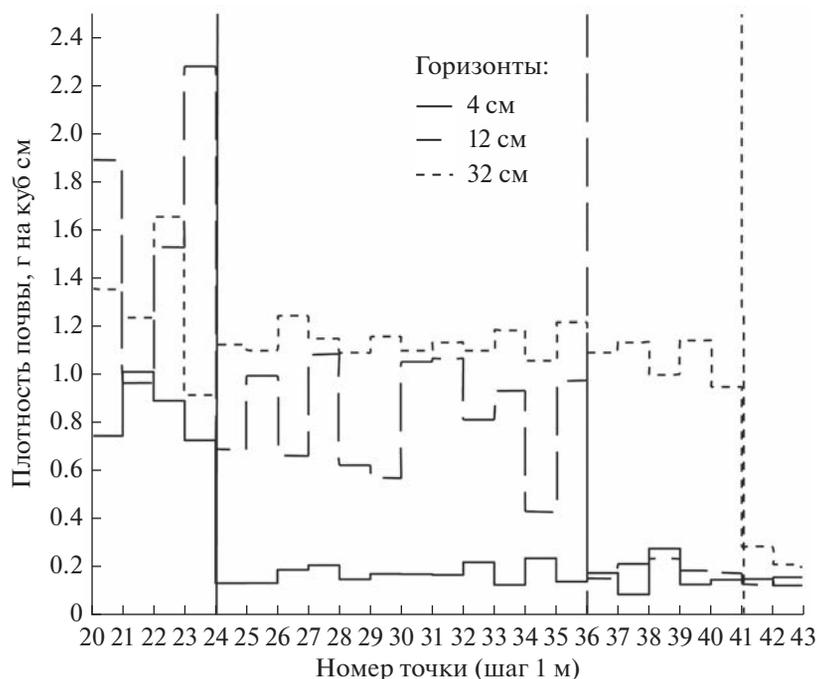


Рис. 5. Выделение резких границы по плотности почвы для трех характерных горизонтов.

бренных характерных горизонтов: 4, 12, 32 см. Очевидно, что границы на рассматриваемой частоте для всех трех горизонтов резкие, но соответствуют разным точкам трансекта. Можно предположить, что в данном случае резкие границы могут быть объяснены моделью с положительной обратной связью между сфагнумом и образуемым им торфом, а наличие нескольких границ можно связать с циклическим изменением климата: торф активно накапливается во влажные периоды, а в сухие накопление прекращается. Это, в частности, подтверждается активным ростом сфагновых болот в последние влажные двадцать лет (Пузаченко и др., 2014). Выделенные резкие границы справедливы для частоты 500 берг. При большей частоте, например, 5000 берг (опробование через 10 см) они могут оказаться переходными. Очевидно, что это можно проверить, проведя отбор проб с соответствующей частотой. В идеале реалистичность модели будет доказана, если для верхнего горизонта резкая граница будет в среднем соответствовать радиальному продвижению сфагнома за один год.

На восточной части основного трансекта заложен второй мини-трансект с шагом опробования 1 м (обозначен цифрой 3 на рис. 3) для исследования границы в зоне перехода от торфянисто-глеватых почв с практически поверхностным положением грунтовых вод, к типичным палево-подзолистыми почвам с их более глубоким положением. Почвы сформированы на тонкозернистых озерных песках. На рис. 6 приведено пространственное варьирование относительной влажности по мини-трансекту на переходе от граничной зоны верхового болота к

мелколиственно-еловому лесу. С первой по пятнадцатую точку мини-трансекта древесный ярус при сумме площадей сечений  $20 \text{ м}^2/\text{га}$  образован на 85% елью и на 15% березой, далее до точки 30 древесный ярус образован елью, осинкой, березой с сомкнутостью около 0.5. Травяной ярус разрежен и сформирован в основном осоками. Сфагновые мхи отсутствуют. Этот резкий переход хорошо виден на рис. 6: от первой до тринадцатой точки относительная влажность почвы у поверхности больше 90%, а затем быстро снижается до 70%. Далее, с 30 точки сумма площадей сечений возрастает до  $23 \text{ м}^2/\text{га}$ , и в древостое уже господствует береза (ель – 26%, береза – 69% и осина 5%), далее до конца трансекта господствует осина (59%) с содоминантом – березой (26%) и 15% ели при сумме площадей сечений  $27 \text{ м}^2/\text{га}$ . Травяной и моховой покров меняются по трансекту следующим образом: до шестой точки моховой покров состоит из сфагновых мхов с проективным покрытием до 90% и единичной черникой. В отличие от первого мини-трансекта, где сфагнум находился в оптимальных условиях и имел высоту зеленой части 10 см, на втором сфагнум угнетен с высотой зеленой части не более 3 см. Такое состояние сфагнома объясняется отрицательным влиянием достаточно мощного листового опада, исключающего его активную вегетацию поздней весной и в начале лета. С седьмой по тринадцатую точку проективное покрытие сфагнома снижается до 50% и с тринадцатой до шестнадцатой до 10–20%. Далее по мини-трансекту распространен более-менее однородный травяной покров с проективным покрытием до 20% состоящий из ти-

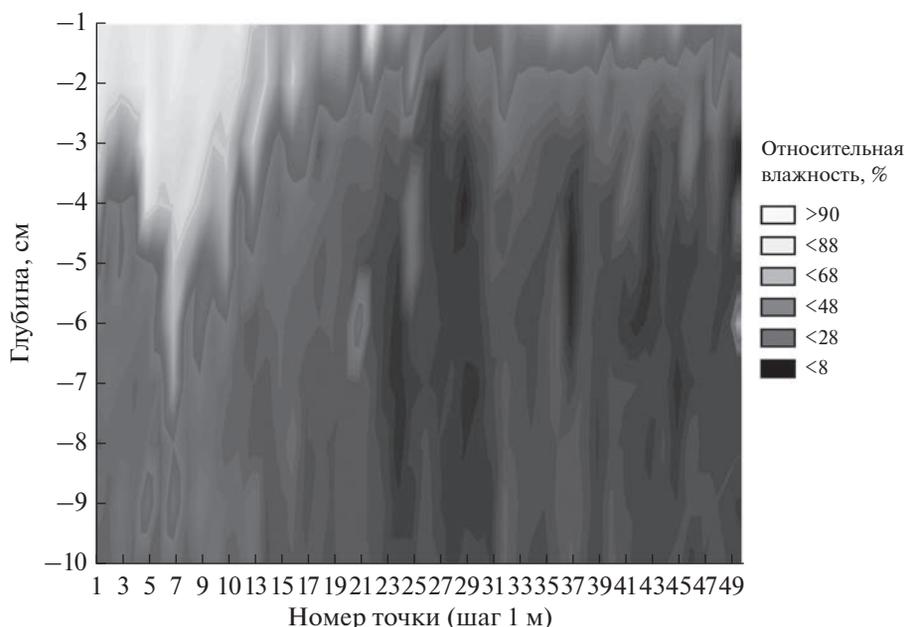


Рис. 6. Пространственное варьирование относительной влажности почвы на мини-трансекте 2.

пичных бореальных видов: черники, звездчатки, папоротников.

На рис. 7а представлено пространственное варьирование плотности почвы на втором мини-трансекте, а на рис. 7б — рельеф и Евклидова дистанция по плотности почвы. Как следует из рис. 7б, современная поверхность практически ровная, а в исходном рельефе выражен небольшой подъем с запада на восток, в настоящее время полностью нивелированный накопленной торфянистой массой. То, что в рамках этого мини-трансекта формируется граничная зона, — очевидно, однако, она имеет очень сложную внутреннюю структуру: резкие границы разной мощности фиксируются во второй, шестой, восьмой, десятой, двадцатой и двадцать третьей точках (рис. 7б). Граница была бы резкой и единственной, если бы измерения осуществлялись примерно через 20–25 м, т.е. на частоте 25–20 берг. Очевидно, что формирование торфянистого горизонта происходит по низинному типу заболачивания и маломощный сфагнум не оказывает существенного влияния, когда минерализация органического материала блокируется его высокой влажностью при очень большой влагоемкости. Сфагнум, по-видимому, заселяет поверхность, уже подготовленную этим процессом. Можно предположить, что в основе наступления низинного болота лежит, с одной стороны, механизм обратной положительной связи, а с другой, бифуркационные механизмы, переводящие систему скачкообразно из состояния хорошо «разлагаемая органика» в состояние «слабо разлагающаяся органика». При этом движение управляющего параметра к точке бифуркации происходит за счет саморазвития на основе обратной положительной связи. В результате процесс в целом

происходит скачкообразно с формированием серии резких границ. Конечно, в рассмотренных случаях механизмы объясняющие возникновение резких границ можно рассматривать не более как гипотетические.

В идеале для каждого случая должна быть построена строгая математическая модель, воспроизводящая реальность. Однако и первый уровень качественного анализа возможных механизмов формирования резких границ представляется полезным. Приведенные два примера демонстрируют возможность исследования формирования резких границ в почве. В принципе, по аналогии такие исследования можно организовать и для почвы и растительности совместно. Однако, прежде чем перейти к исследованию деталей нужно идентифицировать положение резких границ и переходных зон для всей территории на основе мультиспектральной дистанционной информации.

**Выделение границ на основе мультиспектральной дистанционной информации.** На рис. 8 представлена территория, избранная для демонстрации отображения границ по мультиспектральной дистанционной информации.

На рис. 9 изменение яркости в четырех спектральных каналах по трансекту в исходной пространственной частоте — пространственном разрешении съемки — 6 м. Трансект пересекает верховое болото, еловые леса и ветровалы.

На рис. 10 приведена нормализованная дистанция Евклида, маркирующая резкие границы для трех частот: 83.3, 27.7 и 16.6 берг, рассчитанная по четырем каналам съемки между соседними точками с заданной частотой, т.е.

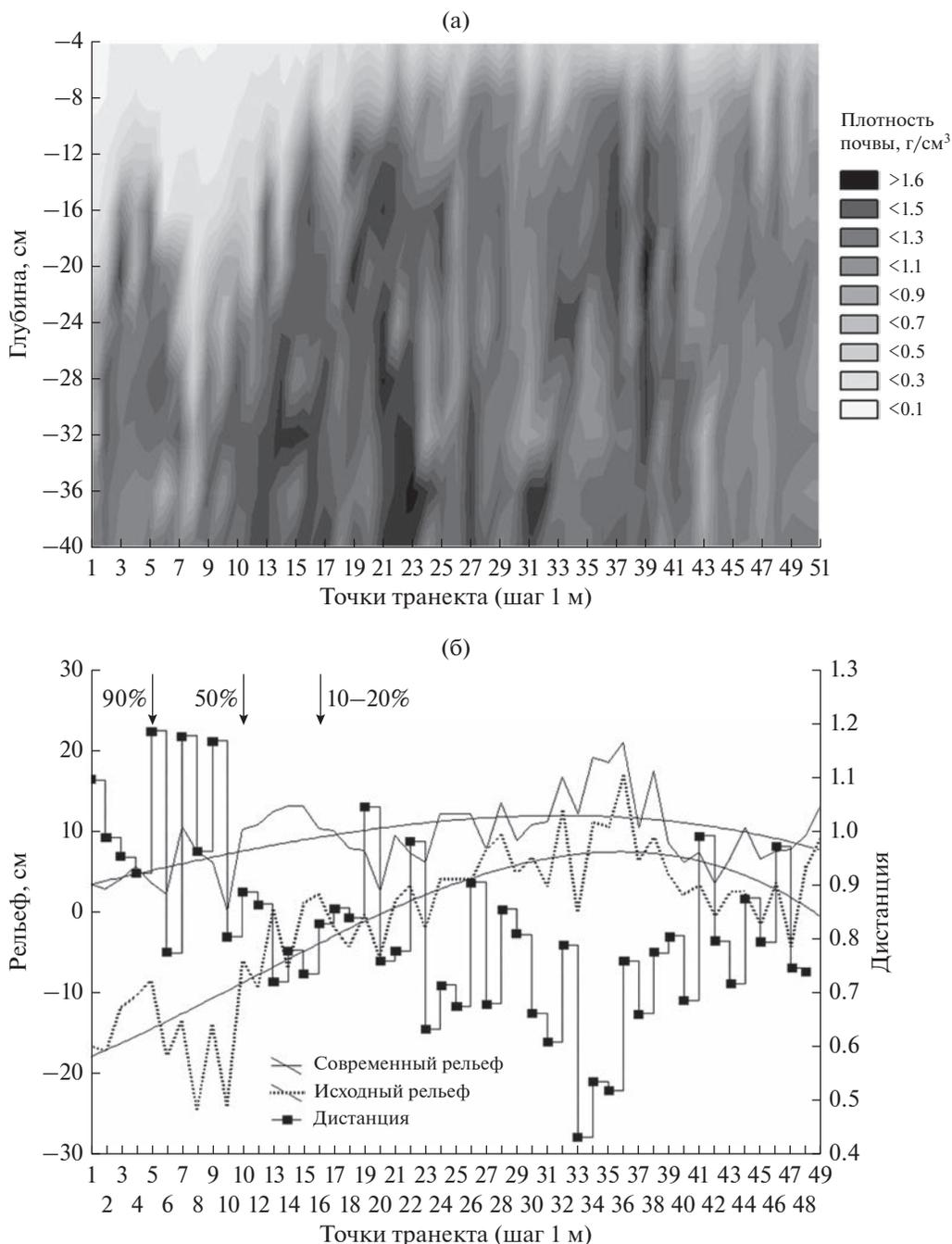


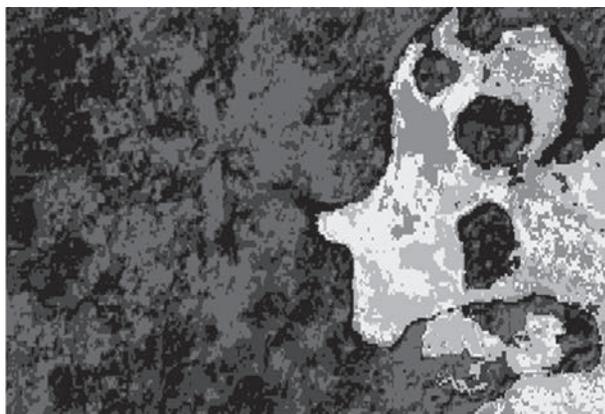
Рис. 7. Варьирование свойств почвы на мини-трансекте 2: а – пространственное варьирование плотности почв, б – исходный рельеф, современный рельеф, дистанция между соседними точками по плотности почв.

$$D = \sqrt{(b1x_i - b1x_{i+1})^2 + (b2x_i - b2x_{i+1})^2 + (b3x_i - b3x_{i+1})^2 + (b4x_i - b4x_{i+1})^2},$$

где  $b1x_i$  – первый спектральный канал  $i$ -той точки трансекта,  $b2x_i$  – второй и т.д.

Сравнение дистанций в этих трех частотах демонстрирует зависимость отображения резких границ от частоты. Так, резкая граница верхового

болота выделяется на всех частотах. С другой стороны, резкая граница на самом болоте выделяется на частоте 83.3 берг, а вторая на частоте 16.6 берг и исчезает на более высоких частотах. Граница между еловым лесом и ветровалами хорошо выделяется на низких частотах и частично



- 1 Тип растительности
- 2 Еловые леса
- 3 Мелколиственно-еловые леса
- 4 Зарастающие ветровалы 1996 г. кустарники
- 5 Сосна на верховом болоте
- 6 Суходольные луга и пушицевые верховые болота

— Трансект “урочище Красное—верховое болото Старосельский мох”

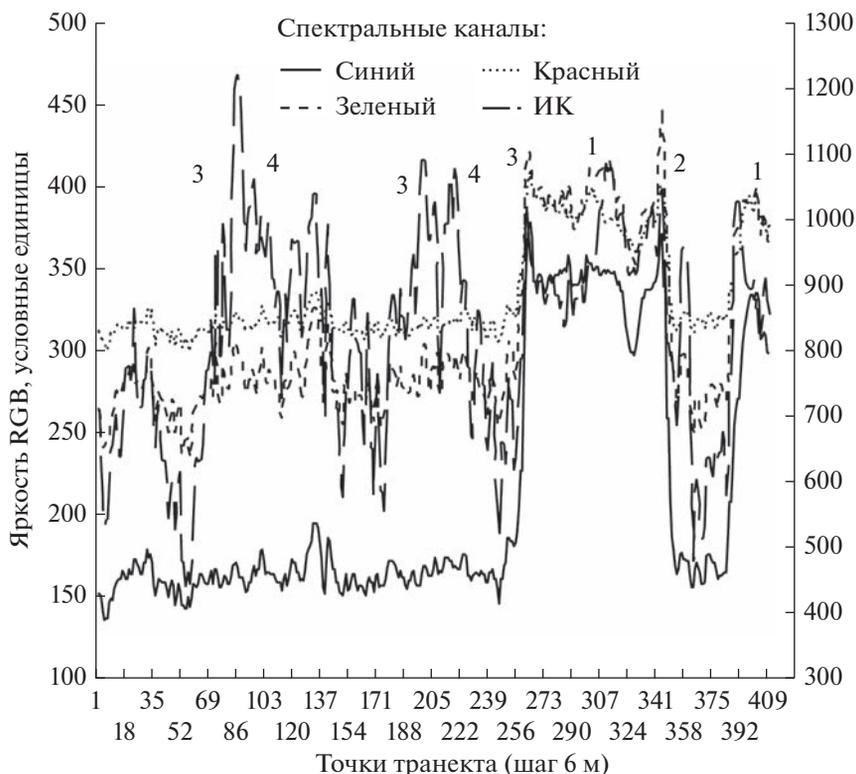
**Рис. 8.** Картограмма растительного покрова участка Центрально-лесного заповедника. Классификация по мультиспектральной съемке SPOT 6 (пространственное разрешение 6 × 6 м в пикселе) для частоты 83.3 берг.

сохраняется на высокой частоте. На высокой частоте в пределах, как елового леса, так и ветровала появляются собственные резкие границы, исчезающие при низкочастотном отображении. Таким образом, используя мультиспектральные отображения и рассматривая их на различных частотах, получаем возможность исследовать внутреннюю структуру транзитных зон.

На рис. 11 приведены высокочастотные и низкочастотные границы для рассматриваемого участка территории (рис. 8). Граница определялась как максимум из трех направлений, по которым оценивалась метрика Евклида относительно центральной точки ядра свертки 3 × 3, идущей из левого верхнего угла изображения вправо построчно: с севера на юг, с северо-запада на юго-восток, с запада на восток. Можно записать выражение плавающего квадрата следующим образом

$$D = \max \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d(x_{i,j}, x_{i+1,j}) \\ 0 & d(x_{i,j}, x_{i,j+1}) & d(x_{i,j}, x_{i+1,j+1}) \end{pmatrix},$$

где  $d(x_{ij}, x)$  — дистанция Евклида между центральной точкой ядра в исходном изображении и соседней точки в направлении заданном координатами  $ij$ .



**Рис. 9.** Варьирование яркости в четырех каналах по трансекту: 1 — верховое болото, 2 — моренный холм с старым еловым лесом, 3 — еловый лес, 4 — ветровал 1964 г.

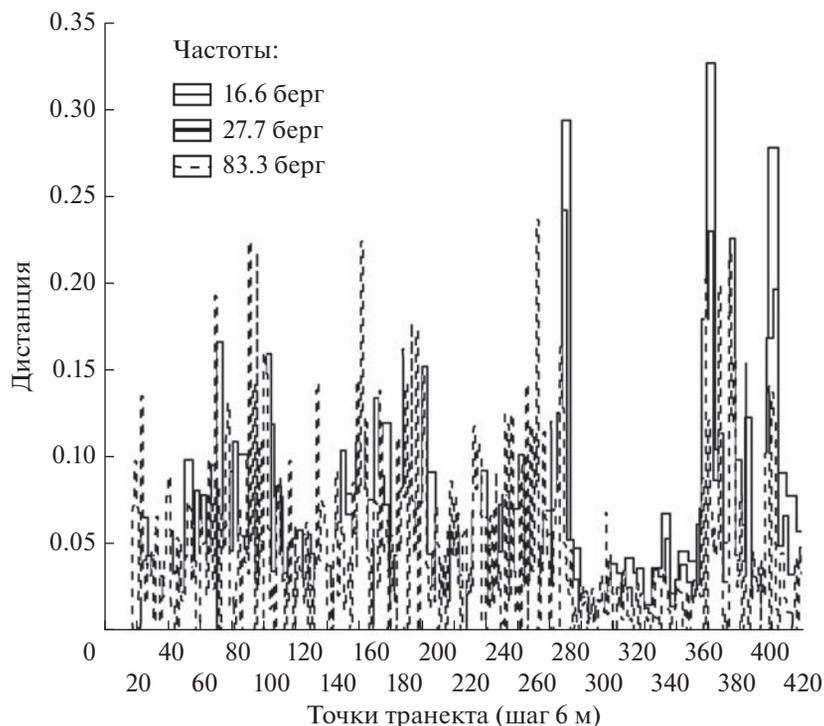


Рис. 10. Границы на трансекте — дистанции по яркостям для различных частот.

Очевидно, что на низкой частоте разнообразие границ существенно меньше, чем на высокой. Фактически однозначно выделяются болота, переходная зона между болотом и камом и фрагмент на камне с двумя вариантами землепользования. Остальные границы весьма фрагментарны. На высокой частоте на верховых болотах появляются границы, выделяющие их разные варианты. На лесной территории выделяются часто замкнутые границы разной контрастности. Очевидно, что во всех случаях можно измерить полосу частот границ и, если необходимо исследовать их внутреннюю структуру, отображаемую в мультиспектральных измерениях. Возможности выделения границ по дистанционным измерениям создают основу для их прямого исследования в поле.

**Методы исследования границ и целостности в природе.** Индивидуалистическая модель сообщества отображает равновесные отношения между видами, в то время как организменная — неравновесные. Обе модели одновременно реализуются в системе. Границы, выделяемые по мультиспектральным измерениям из космоса, априори демонстрируют области нарушения равновесия и их исследования позволяют подойти к пониманию порождающих их механизмов. По сути, в них сосредоточена информация об организации системы в целом. Естественно, по дистанционной информации выделяется множество границ и

случайный выбор при их исследовании не продуктивен. Очевидно, достаточно рассмотреть их для следующих комбинаций внешних переменных: 1) старые леса и ветровалы, молодые и вообще вторичные леса, 2) ровные поверхности — склоны, 3) суглинки — пески. Таким образом, получаем восемь основных комбинаций, что с учетом четырехкратной повторности, составляет тридцать-сорок точек. Это, конечно, минимум, с которого можно начинать исследования. Практика показала, что границы, выделенные по дистанционной информации SPOT 6, практически всегда хорошо идентифицируются на местности, в интервале 6–12 м. Для экспресс-анализа границы закладываем ортогональный к границе трансект длиной 30–40 м с нивелировкой через 1 м. Используя панорамную цифровую камеру высокого разрешения, фотографируем растительность по обе стороны границы. Качество цифровой фотографии позволяет точно различать виды деревьев и подсчитать их число. В десяти метрах от границы слева и справа закладываем стандартные геоботанические площадки и фотографируем кроны фотоаппаратом с объективом Fish-Eye для оценки индекса листовой поверхности. На каждой точке трансекта фотографируем травяной покров на площадке 1 × 1 м и измеряем влажность почвы на глубинах 20 и 10 см с помощью влагомера TDR-300 (Field Scout, США). Качество фотографии обычно позволяет определить виды и их проективное покрытие. С

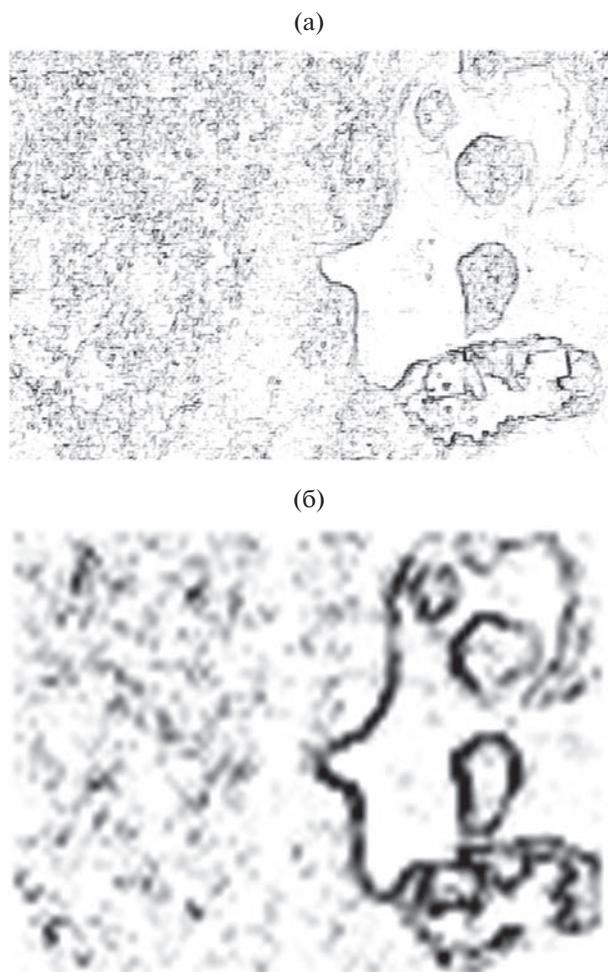


Рис. 11. Границы на частоте 83.3 берг (а) и на частоте 16.6 берг (б).

шагом в пять метров бурим почву до глубины два метра, для того чтобы определить однородны ли условия почвообразования и не является ли граница следствием смены механического состава почвы. В случае подозрения на то, что граница определяется сменой механического состава, сгущаем бурение в области границы. В результате, в первом приближении, можно установить, определяется ли граница внешними факторами: перегибом рельефа, его постепенным изменением или сменой почвообразующих пород, оцениваем, является ли она сменой функционирования растительности, которая возможно определяют бифуркацию. Если внешние переменные неизменны, то граница, скорее всего, определяется положительными обратными связями между особями одного вида обычно с корневым возобновлением (например, осина), положительными связями в травяном ярусе между видами, включая возобновление деревьев и кустарников. Таким образом, уже на первом этапе можно систематизиро-

вать типы границ по их возможному генезису на основе экспресс-описания, а затем уже перейти к детальному исследованию порождающих их механизмов в избранных точках. Естественно, по мере развития исследования потребуются дополнительный анализ особо характерных, замкнутых границ.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для развития рассматриваемых здесь представлений требуется разработка соответствующих теоретико-методологических оснований, адекватных методов полевых исследований, использования дистанционной информации и новых методов анализа данных. Не менее важна смена парадигмы, которая в данном случае сводится к представлению о ландшафте как нелинейной, неравновесной динамической системы и представлении о том, что в области нарушения равновесия сосредоточена основная информация о механизмах определяющих динамику и эволюцию системы. Это предполагает развитие базовых знаний теории динамических систем и новых технологий. Вместе с тем формулировка проблемы и ее общие теоретико-методологические основания представляются нам необходимыми уже сейчас. Можно надеяться, что некоторые, продемонстрированные в настоящей работе технические приемы могут быть использованы в исследованиях и в настоящее время.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Статья подготовлена в рамках Программы фундаментальных исследований Национального исследовательского университета “Высшая школа экономики” (НИУ ВШЭ). Сбор полевого материала выполнен при финансовой поддержке РНФ, проекты: 18-17-00129, 22-27-00781.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арманд А.Д. Самоорганизация и саморегулирование географических систем. М.: Наука, 1988. 264 с.
- Арманд Д.Л. Наука о ландшафте. Основы теории и логико-математические методы. М: Мысль, 1975. 288 с.
- Колосов В.А. Зотова М.В. Себенцев А.Б. Структурные особенности экономики и градиенты социально-экономического развития приграничных регионов Беларуси, России и Украины // Известия РАН, сер. Геогр. 2014. № 5. С. 32–46.
- Котельников В.А. О пропускной способности “эфира” и проволоки в электросвязи // Всесоюзный энергетический комитет. Материалы к I Всесоюзному съезду по вопросам технической реконструкции дела связи и развития слаботочной промышленно-

- сти. По радиосекции. М.: Управление связи РК-КА. 1933. С. 1–19.
- Морозов Г.Ф.* Лес как растительное сообщество. СПб.: Изд-во А.С. Панафиной; тип. МВД, 1913. 44 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. Изд. 4 / ред. В.В. Матренинский. М.–Л.: Госиздат, 1928. 455 с.
- Пузаченко М.Ю.* Ландшафтная приуроченность ветровалов в Центрально-Лесном заповеднике // Труды Центрально-Лесного заповедника. Выпуск 4. Тула: Гриф и К, 2007. С. 304–324.
- Пузаченко Ю.Г.* Статистические методы исследования геосистем. Тихоокеанский институт географии (Академия наук СССР) ДВ Центр, Владивосток, 1976. 150 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Моделирование геосистем / Вопросы географии. 127. М.: Наука, 1983. С. 96–111.
- Пузаченко Ю.Г.* Основы общей экологии. М.: Изд-во МГУ, 1996. 134 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Математические методы в географических и экологических исследованиях. М.: “Академия”, 2004. 416 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Биогеоценоз как сложная динамическая система // Биогеоценология в XXI: Идеи и технологии / Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XXIV. М.: Т-во научных изданий КМК, 2017. С. 12–114.
- Пузаченко Ю.Г., Котлов И.П., Сандлерский Р.Б.* Анализ изменений ландшафтного покрова по данным мультиспектральной дистанционной информации в Центрально-лесном заповеднике // Изв. РАН. Сер. геогр. 2014. № 3. С. 5–18.
- Пукинская М.Ю.* Основные изменения в динамике еловых лесов Центрально-лесного заповедника за последние 20 лет / Летопись природы: фенология, отклики биоты на изменение климата. Материалы II Международной научной конференции в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике 10–14 августа 2020 г. М.: Т-во научных изданий КМК, 2020. 218 с.
- Раменский Л.Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда естествоиспытателей и врачей. СПб. 1910. Т. 4. С. 389–390.
- Раменский Л.Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение (На основании геоботанических исследований в Воронежской губ.) // Вестн. опыт. дела Ср.-Черноз. обл. Воронеж: Обл. ред.-изд. к-т Н.К.З. 1924. С. 37–73.
- Ризниченко Г.Ю.* Математические модели в биофизике и экологии. Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 184 с.
- Шеннон К.* Работы по теории информации и кибернетике. М.: Изд-во иностранной литературы, 1963. 529 с.
- Шуйская Е.А.* Климатические изменения в Центрально-лесном биосферном заповеднике (Тверская область) / Климатические изменения и сезонная динамика ландшафтов. Мат. Всерос. научно-практической конф. 22–24 апреля 2021 г. Екатеринбург. 2021. С. 185–192.
- Beisner B.E., Haydon D., Cuddington K.L.* Hysteresis. Ecological Models / Encyclopedia of Ecology. V. 3. / eds. S.E. Jorgensen, D. Brian. Oxford. Elsevier. 2008. P. 1930–1935.
- Clements F.E.* Nature and structure of the climax // Journ. ecol. 1936. V. 24(1). P. 252–284.
- Clements F.E.* Research methods in ecology. Lincoln: The Univ. publ. comp. 1905. 334 p.
- Galloway T.* Life on the Edge: A look at ports of trade and other ecotones // J. Economic Issues. 2005. V. 39(3). P. 707–726.
- Gleason H.A.* The Individualistic concept of the plant association // Am. midland nat. 1939. 21(1). P. 92–110.
- Gleason H.A.* The structure and development of the plant Association // Bull. Torrey bot. club. 1917. V. 44(10). P. 463–481.
- Hartshorne R.* The Nature of Geography. Lancaster, Penn.: Association of American Geographers. 1939. 558 p.
- Kuznetsov Y.A.* Elements of applied bifurcation theory. 2nd ed. Series Applied Mathematical Sciences, V. 112. N.Y.: Springer-Verlag. 1998. 593 p.
- Milyukova I.M., Kolle O., Varlagin A.V., Vygodskaya N.N., Schulze E.-D., Lloyd J.* Carbon balance of a southern taiga spruce stand in European Russia // Tellus B. 2002. V. 54(5). P. 429–442.
- Puzachenko J.G.* Chapter 1 Material and methods of research // The ecosystems of small islands in the Southwest Pacific (The sixth expedition of the SS “Callisto” 1976–1977) / ed. C. Pernetta and H.I. Manner. / UNEP regional seas reports and studies. N. 151 SPREP Reports and Studies No. 63. UNEP. 1994. P. 1–9.
- Ranke P.S., Araya-Ajoy Y.G., Ringsby T.H., Pärn H., Ronning B., Jensen H., Wright J., B-E. Sæther* Spatial structure and dispersal dynamics in a house sparrow metapopulation // J. Animal Ecology 2021. V. 90(12). P. 2767–2781.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C., Walker K.B.* Catastrophic shifts in ecosystems // Nature. 2001. V. 413. P. 591–596.
- Shannon C.* Communication in the presence of noise // PIRE. 1949. V. 37(1). P. 10–21.
- Tian C.* Turing pattern formation in a semiarid vegetation model with fractional-in-space diffusion // Bull. Math. Biol. 2015. V. 77(11). P. 2072–2085.
- Turing M.* The chemical basis of morphogenesis // Phil. Trans. of the Royal Society of London. Ser. B, Biol. Sc. 1952. V. 237. 641. P. 37–72.
- Visintin A.* Mathematical Models of Hysteresis // The Science of Hysteresis. / eds. G. Bertotti, I. D. Mayergoyz. Amsterdam: Elsevier. 2006. P. 3–114.
- Whittaker R.H.* Vegetation of the Great Smoky Mountains // Ecol. Monogr. 1956. V. 26(1). P. 1–80.
- Whittaker R.H.* Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monogr. 1960. V. 30(3). P. 279–338.

## Theoretical and Methodological Substantiation of Borders and Integrity in Landscape Cover and Its Components

A. N. Krenke<sup>1,2</sup>, R. B. Sandler<sup>1,3,#</sup>, A. S. Baybar<sup>1,2</sup>, M. Yu. Puzachenko<sup>2</sup>, and Yu. G. Puzachenko<sup>3</sup>

<sup>1</sup> National Research University Higher School of Economics, Myasnitskaya st., 20, Moscow, 101000 Russia

<sup>2</sup> Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Staromonetny lane, 29, Moscow, 119017 Russia

<sup>3</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky prospect, 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>#</sup>e-mail: rsandlerskiy@hse.ru

A brief review of the main models for emergence of boundaries and, in a particular case, integrity, arising from the theory of nonlinear volumetric systems. Based on the fundamental value of Kotelnikov's reference and, accordingly, the general theory of awareness about identifying a characteristic border feature, as frequency of sampling functions in incidence along with a regular step, the unit of measurement "berg" is introduced – one full oscillation per one kilometer, essentially the identical unit "hertz" for the time series. The main provisions are illustrated by analysis of the properties of minor biogeocenoses and multispectral measurements of solar radiation reflection by SPOT 6.

*Keywords:* topology, sampling, scale, bifurcation, hysteresis, diffusion, feedback

УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ  
СИСТЕМ: СООБЩЕСТВО

УДК 591.553:599.3/.8(571.65/.66)

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКИХ ШИРОТ

© 2023 г. Я. Л. Вольперт\*, @, Е. Г. Шадрина\*, @@

\*Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, Федеральный исследовательский центр “Якутский научный центр СО РАН”, пр. Ленина, 41, Якутск, 677000 Россия

@E-mail: ylv52@mail.ru

@@E-mail: e-shadrina@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Исследования сообществ мелких млекопитающих проводились в Якутии в период 1979–2017 гг. Установлено, что сообщества мелких млекопитающих северного редколесья и особенно лесотундры, где большинство видов обитает на пределе своей экологической валентности, обладают рядом особенностей. На фоне уменьшения видового богатства в северных таежных сообществах в условиях дефицита ресурсов прослеживается тенденция к монодоминантности, при этом наблюдается периодическая смена видов-доминантов, что, на наш взгляд является свидетельством адаптаций, которые, в определенной мере, обеспечивают устойчивость сообществ.

*Ключевые слова:* мелкие млекопитающие, сообщество, биоразнообразие, адаптация, устойчивость, Север, тайга, северное редколесье, лесотундра

DOI: 10.31857/S1026347023600255, EDN: VHRVNH

Устойчивость экосистем — одно из самых сложных понятий в экологии (Свирижев, Логофет, 1972). Большинство исследователей устойчивость определяет как способность системы пребывать в состоянии, близком к равновесию и возвращаться к нему после различных нарушений. Существует несколько механизмов обеспечения экологической устойчивости: Прежде всего, она может достигаться благодаря действию отрицательных обратных связей, сохраняющих экосистему в устойчивом состоянии. В этом случае действует принцип Ле Шателье-Брауна: при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется. Помимо отрицательной обратной связи, устойчивость экосистемы может быть обеспечена разнообразием (избыточностью) функциональных элементов, кроме того, возможна адаптация — перестройка структурных элементов системы. Многие авторы отмечают наличие противоречивых данных, но в целом, функциональная сложность экосистемы увеличивает ее стабильность (Одум, 1986). Согласно гипотезе, выдвинутой МакАртуром, стабильность может быть достигнута либо большим числом видов, каждый из которых имеет довольно ограниченный рацион, либо меньшим числом видов, каждый из которых

характеризуется широким спектром питания (MacArthur, 1955). При этом широко известен факт снижения видового разнообразия от низких широт к высоким, и хотя ведущие причины этого явления до сих пор являются предметом дискуссий, многие авторы в качестве ведущего фактора называют климатический (Pianka, 1966; Одум, 1986; Andrews, O'Brien, 2000; Willig *et al.*, 2003; Qian *et al.*, 2009; Brodie, 2019), причем это явление более ярко выражено для внетропических широт (Qian *et al.*, 2009).

Современный интерес к проблеме видового разнообразия, не в последнюю очередь, связан с принципиальной важностью исследования устойчивости экосистем к глобальным изменениям климата (Ives, Carpenter, 2007; Auffrey *et al.*, 2009; Lekevičius, Loreau, 2012; Hope *et al.*, 2015; Krebs *et al.*, 2019). Изменения климата, повышающие возможности проникновения таежных видов на север и ведущие к изменению биоразнообразия, могут негативно сказаться на устойчивости северных экосистем (Murphy, Weiss, 1992; Kerr, Packer, 1998; Hope *et al.*, 2015). Другим экологическим фактором, способным нарушить устойчивое состояние экосистемы, является антропогенный, что особенно актуально для высоких широт Северо-Восточной Сибири, на территории которой наблюдается масштабный рост горнодобывающей промышлен-

ленности, который, согласно планам развития РФ, будет с течением времени только усиливаться. Было показано, что сообщества мелких млекопитающих высоких широт очень резко реагируют на техногенные воздействия (Вольперт, Сапожников, 1998; Вольперт, Шадрина, 2020).

В связи с этим возрастает не только значение данных по исходному природному состоянию компонентов экосистем, но и исследования, позволяющие оценить их экологическую устойчивость. Одной из наиболее удобных модельных групп для исследования экологии сообществ являются мелкие млекопитающие, относящиеся к отрядам грызунов (*Rodentia*) и насекомоядных (*Eulipotyphla*). Именно эти группы составляют основу биомассы млекопитающих в высоких широтах (в фауне Якутии они составляют 38.6% от общего числа видов).

В литературе многовидовые ассоциации близкородственных видов или определенных систематических групп принято называть “таксоценозом”, (Hutchinson, 1957; Chodorowski, 1959), рассматривая насекомоядных и грызунов отдельно, что не всегда уместно при описании экологических группировок. С нашей точки зрения, популяции мелких млекопитающих в конкретном географическом регионе существуют в составе единого сообщества. Нами под сообществом понимается совокупность сходных по экологическим характеристикам популяций (Энциклопедический биологический словарь, 1987). При этом сообщество не является простой совокупностью видов (популяций), а характеризуется как система разнообразно взаимодействующих дифференцированных по нишам популяций (Уиттекер, 1980). Соответственно, биоразнообразие мелких млекопитающих в регионе определяется составом сообществ.

Мы объединяем представителей двух отрядов в одно сообщество, так как, по нашему мнению, бурозубки и мышевидные грызуны находятся в определенном взаимодействии, в условиях северной тайги, так подъемы численности одних видов, сопровождаются депрессией других (Вольперт, Шадрина, 1990, 2001, 2002; Вольперт, Данилов, 2017; Чевычелов и др., 2010). Кроме того, в рассматриваемом регионе, представители обоих отрядов испытывают дефицит гнездозащитных условий (Вольперт, Шадрина, 2002) и в меньшей степени – трофических ресурсов. Известно, что бурозубки, в определенной ситуации, активно поедают семена хвойных (Докучаев, 1990), а различные виды грызунов, обычно специализированных по питанию, в условиях Севера переходят на питание широко распространенными кормами (Вольперт, Шадрина, 2002). Как следствие, в отдельные периоды спектры питания этих групп могут перекрываться.

Поскольку сообщество представляет собой надпопуляционный уровень организации живой материи, согласно принципу эмерджентности, на этом уровне проявляются новые качества. В первую очередь, это видовое разнообразие. Хотя изучению сообществ мелких млекопитающих посвящено большое число работ, в географическом плане исследования распределены крайне неравномерно. Наибольшее число исследований посвящено средней полосе европейской части России и Западной Сибири, тогда как сообщества высоких широт изучены в значительно меньшей степени. Имеются обширные многолетние данные, собранные в европейской части России (на территории Лапландского заповедника (Катаев, 2021), на северном Урале (Бобрецов, Семакин, 2015), в Западной Сибири (Левых и др., 2020), на Таймыре (Литвинов, 2001). Публикации, посвященные сообществам мелких млекопитающих природных ландшафтов северо-таежной подзоны, имеются по Северо-Западной Якутии (Шадрина и др., 2020; Вольперт, Данилов, 2017) и Северо-Восточной Якутии (Кривошеев, 1964; Вольперт и др., 1990; Вольперт, Шадрина, 2001). К сожалению, трудности в сборе материала определяют фрагментарность данных, что не позволяет проследить динамику сообщества во времени, хотя это представляет большой интерес. Кроме того, различия в понятиях сообщества, а также отсутствие единого подхода к методам учета затрудняют сопоставление данных (многие авторы ограничиваются констатацией данных без анализа структуры сообщества).

Таким образом, сообщества мелких млекопитающих высоких широт бореальной зоны изучены явно недостаточно. В то же время, изучение животных на пределе их экологической валентности представляет большой интерес, и если на популяционном уровне имеется большое количество работ, посвященных адаптациям популяций к условиям Севера, то на ценотическом уровне таких работ очень мало, хотя они представляют интерес, как в плане развития теории (Васильев, 2019), так и в практическом отношении, для построения прогнозов трансформации окружающей среды в результате изменения климата и усиливающегося антропогенного воздействия

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования природных ландшафтных сообществ мелких млекопитающих проводили в летний период 1979–2017 гг. Места проведения работ показаны на рис. 1. В границах средней тайги отловом охвачены южная граница в верхнем течении р. Лены (Вольперт и др., 2000; Вольперт и др., 2003; Шадрина, Шадрин, 2006) центральная часть: в среднем течении р. Лены (Ревин и др., 1982; Шадрина и др., 2018), северное редколесье:



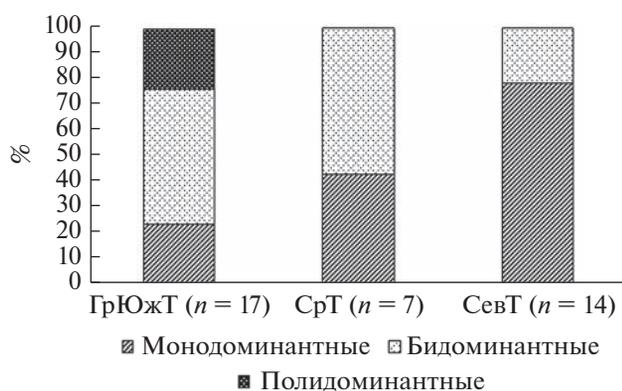
Рис. 1. Пункты отлова мелких млекопитающих.

в среднем течении р. Яны (Ревин, Вольперт, 1985), в долине р. Колымы (Вольперт и др., 1990) в бассейне р. Анабар (Вольперт, Данилов, 2017), в нижнем течении р. Лены (Вольперт и др., 1988), в верхнем течении р. Муны (Шадрина и др., 2020), кроме того имеются разовые наблюдения в долине р. Индигирки: в районе Момского хребта и 25 км ниже п. Белая гора. Сообщества лесотундры изучались в нижнем течении р. Яны (Вольперт, Сапожников, 1998) и Индигирки (Шадрина, Вольперт, 2001), население тундры в дельте р. Лены (Вольперт, Сапожников, 1996). Результаты исследований состава и структуры сообществ в указанных точках отлова и некоторых других подробно изложены нами ранее (Вольперт, 1999).

Основные материалы по динамике структуры сообществ, используемые в данной статье, собраны нами в 1987–1990 гг. в нижнем течении р. Индигирки (Шадрина и др., 2001), в средней тайге в районе устья р. Вилюй 1979–1980 и 1984 гг. (Ревин и др., 1982), и в окрестностях г. Якутска 1994–1997, 2016–2018 гг. (Вольперт и др., 1997; Шадрина и др., 2018). Всего за указанный период отработано 4000 конусо-суток, 60000 давилко-суток и отловлено более 20000 представителей мелких млекопитающих. В местах исследований отлов проводился параллельно во всех доступных ландшафтах, в которых выделялись биотопы. Мы придержива-

емся точки зрения Н.Г. Соломонова (1973), что чрезмерное дробление ландшафтов при зоологических исследованиях нецелесообразно. Как показал демографический анализ распределения видов по биотопам (Вольперт, Шадрина, 2002), специальный интерес представляет исследование сообществ мелких млекопитающих на ландшафтном уровне. Ландшафты выделяли, руководствуясь работами М.Н. Караваева (1965), А.Г. Исаченко (1985), А.Н. Федорова с соавторами (1989) и Ю.Г. Данилова с соавторами (2016).

Мелкие млекопитающие отлавливались ловчими канавками с двумя конусами. Длина канавок составляла 20 м, глубина 0.15 м, конуса наполовину заполнялись водой (Шефтель, 2018). Указанный способ позволяет отлавливать наиболее широкий круг мелких млекопитающих (Карасева, Телицына, 1996). Давилки в количестве 50 штук устанавливали в пределах одного биотопа в линию с интервалом 5 м, на трое суток, приманкой служили кусочки хлеба, смоченные растительным маслом (Кучерук, 1963). Данные отлова давилками использовались для анализа популяционных показателей отдельных видов и не рассматривались при рассмотрении структуры сообществ из-за высокой избирательности отлова данным способом. Доминантными считали виды, доля которых в сообществе превышала 20%, что является более строгим



**Рис. 2.** Встречаемость моно- и бидоминантных ландшафтных сообществ в разных географических зонах (ГрЮжТ – граница средней и южной тайги; СрТ – средняя тайга; СевТ – северная тайга).

требованием, чем у А.П. Кузякина (1962), который предложил считать доминантами виды составляющие более 10% населения.

Показатели видового разнообразия и доли редких видов рассчитывали по Л.А. Животовскому (1980), сходство сообществ – с применением коэффициентов сходства Жаккара–Наумова (Наумов, 1963) и Животовского (1979). Для оценки выровненности сообщества вычисляли индекс Пиелу (Одум, 1986).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ изменения фауны мелких млекопитающих вне географических преград распространения проведен нами по коридору между 112° и 116° в.д. от границ южной тайги до северных лесов. Наиболее высокое видовое богатство мелких млекопитающих отмечено на границе южной и средней тайги (17–18 видов). В северной тайге фауна мелких млекопитающих представлена 8–9 видами. Установлено, что даже в отсутствие географических преград, обеднение фауны в направлении с юга на север в Якутии происходит неравномерно, резкий скачок наблюдается в интервале 62–66° с.ш. Среди климатических факторов на распространение мелких млекопитающих было выявлено влияние количества зимних осадков, длительности зимнего периода, средней температуры июля и среднегодовой температуры (Volv'pert, Shadrina, 2019).

В долготном направлении на территории Якутии отмечается снижение видового богатства в бассейнах рр. Яна, Индигирка и Колыма, относительно бассейна р. Лена, причем границей распространения видов является осевой Верхоянский хребт (Кривошеев, 1973; Вольперт, Юдин, 1986; Вольперт, Шадрина, 2002; Вольперт и др., 2022). Обеднение видового богатства в высоких широтах – широко известный факт (Pianka, 1966;

Одум, 1986; Willing *et al.*, 2003; Lamanna *et al.*, 2014). Необходимо отметить, что отличия видового состава, касаются, как правило, малочисленных видов, не играющих определяющей роли в сообществах.

Для оценки широтных изменений структуры таежных ландшафтных сообществ рассмотрено 38 вариантов (выявленных при исследовании материала, собранного в разное время в разных точках). В 76% вариантов наблюдалось монодоминантное сообщество, в 24% – бидоминантное. Преобладание монодоминантных сообществ наблюдается также на Таймыре (Литвинов, 1987) тогда как для южной тайги характерны полидоминантные сообщества (Юдин и др., 1979). Преобладание монодоминантных сообществ является характерной чертой северных ландшафтов. В среднетаежной подзоне долины реки Лены (Ревин и др., 1982) монодоминантные сообщества встречались в 57% вариантов, тогда как в лесотундре 78.6% проанализированных ландшафтных сообществ были монодоминантными (Вольперт, Шадрина, 2001) (рис. 2). Известно, что экологически оптимальные биотопы населены большим числом видов, из которых каждый представлен небольшим числом особей, и, наоборот, – местообитания резко отличающиеся от оптимальных, заселены лишь немногими видами, представленными большим числом особей (Юдин и др., 1979).

Известно, что тундровые сообщества мелких млекопитающих строго монодоминантны и складываются из узкоспециализированных видов (Чернов, 1978). На наш взгляд, монодоминантность северных таежных сообществ детерминирована, в первую очередь, низкой продуктивностью северных ценозов, которая находится в зависимости от климатических условий. В пользу данного предположения указывает тот факт, что при глубоких депрессиях численности мелких млекопитающих, сообщество становится полидоминантным, как это наблюдалось в долине реки Индигирки (рис. 3). С ростом численности полидоминантные сообщества заменяются на би- или монодоминантные, причем это явление ярче проявляется в лесотундре и в подзоне северного редколесья.

Помимо монодоминантности, для северных сообществ характерна сменяемость доминантов, которую обеспечивает асинхронность изменения численности видов в пределах ландшафта (Вольперт, 1999; Вольперт, Шадрина, 2002). Асинхронность изменения обилия членов сообщества наблюдалась нами в северной тайге в Северо-Восточной и Северо-Западной Якутии (рис. 4–5).

Определенная асинхронность динамики численности наблюдается у мелких млекопитающих и в более мягких климатических условиях, в частности в Кузнецком Алатау (Окулова, 1986) и в Ивановской области (Окулова, 1989). По данным

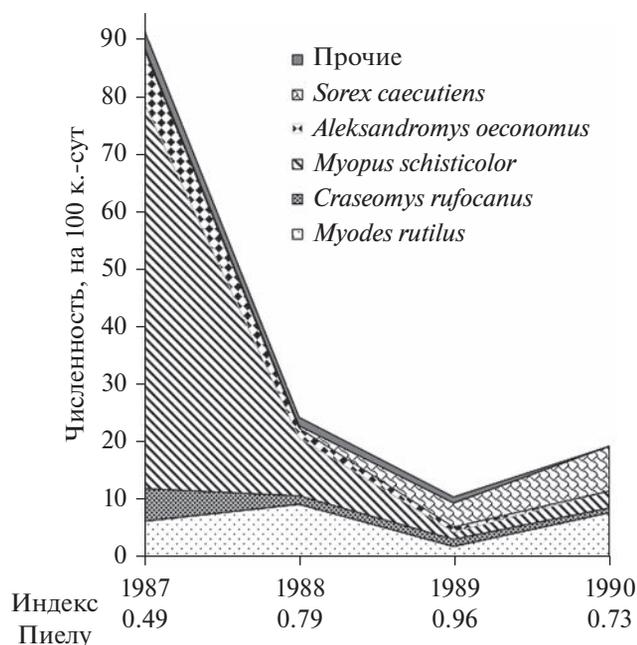


Рис. 3. Динамика соотношения численности видов в сообществе мелких млекопитающих равнинно-таежного ландшафта в долине р. Индигирки при разных уровнях численности.

многих исследований, в Южной Сибири в целом не наблюдается выраженной смены доминантов (Литвинов, 2001; Виноградов, 2007), тогда как в северной тайге это широко распространенное явление (Вольперт, Шадрина, 2001), которое реги-

стрировалось нами как в северо-восточной, так и в северо-западной Якутии.

Высокую изменчивость ландшафтного сообщества во времени в лесотундровой зоне демонстрируют изменения величины индекса Пиелу (рис. 3) и показатели сходства сообществ по годам (табл. 1). Минимальное сходство структуры зафиксировано между 1987 и 1990 гг., по обоим примененным индексам, разброс значений показателей во времени превосходил различия, отмеченные для ландшафтных сообществ в период исследований (Вольперт, 1999; Вольперт, Шадрина, 2001). В лесотундре Лапландского заповедника, также наблюдается чередование доминантов, но оно выражено в значительно меньшей степени (Катаев, 2016).

Известно, что у популяций мелких млекопитающих, обитающих в северной тайге и лесотундре не всегда обнаруживается цикличность (Шварц, 1963). Как отмечалось ранее (Вольперт, Шадрина, 2002), популяции мышевидных грызунов и насекомоядных в условиях северной тайги и лесотундре Якутии ациклически. Необходимо отметить, что даже в центральной части среднетаежной подзоны Якутии цикличность выражена достаточно слабо (Ревин и др., 1988), тогда как примерно на той же широте в долине р. Енисей, популяции мелких млекопитающих, по крайней мере в 20 в., были циклически (Шефтель, Якушов, 2022). С нашей точки зрения, чем дальше находится популяция от оптимума ареала, тем менее выражена у нее цикличность, т.к. значение кли-

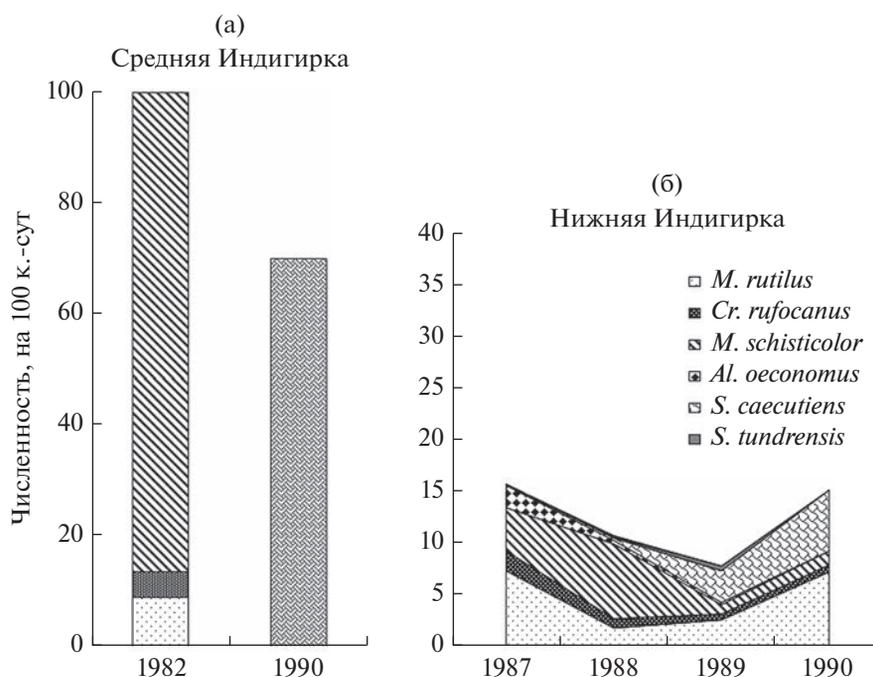


Рис. 4. Структура сообществ мелких млекопитающих в горно-таежном ландшафте в долине р. Индигирки.

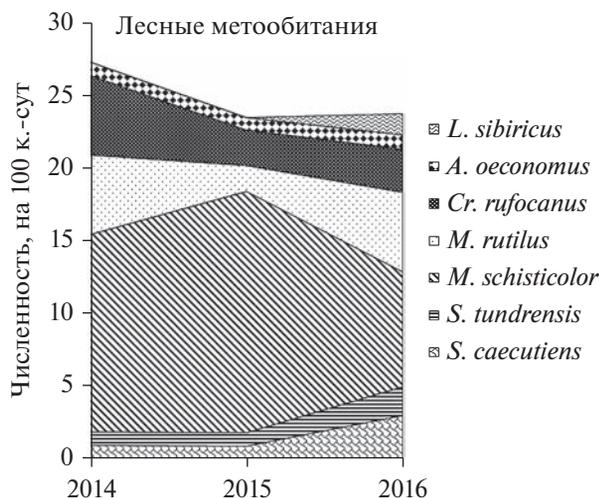


Рис. 5. Изменение структуры сообщества мелких млекопитающих на Оленек-Анабарском междуречье (Западная Якутия).

мата в регуляции численности по мере удаления от оптимума возрастает и снижается роль внутрипопуляционных факторов.

Отмеченная асинхронность динамики численности мелких млекопитающих и, соответственно, смена доминантов сообщества, обеспечивается, по-видимому, двумя основными механизмами. С одной стороны, это особенность реакции конкретного вида на изменения климатических параметров, с другой стороны – межвидовые отношения. В период подъемов численности доминант способен оказывать влияние на репродукцию других членов сообщества, как было показано на примере лесного лемминга *Myopus schisticolor* и красной полевки *Myodes rutilus* (Вольперт, Шадрина, 2002). Причем асинхронность в колебаниях численности наблюдается не только в пределах отряда, но и между представителями насекомоядных и грызунов. Так, при значительном подъеме численности средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) в среднем течении реки Индигирки (северная тайга), на-

Таблица 1. Показатели сходства структуры сообществ в горно-таежном ландшафте в лесотундровой зоне в нижнем течении р. Индигирка по годам

Коэффициент Жаккара–Наумова (Наумов, 1964)				
Годы	1987	1988	1989	1990
1987		23	19	11
1988	0.82		39	33
1989	0.43	0.79		24
1990	0.40	0.69	0.84	
Коэффициент сходства (Животовский, 1979)				

блюдалась глубокая депрессия всех остальных видов млекопитающих (рис. 4). Та же картина наблюдалась в горно-таежном ландшафте в долине реки Колымы, где на фоне очень высокой численности лесного лемминга, остальные виды были представлены в незначительных количествах (Вольперт и др., 1990). Такая тенденция ярко выражена в северной тайге, в частности, в долине Средней Колымы, тогда как в верхнем течении реки Колымы динамика численности насекомоядных и грызунов оказывается сходной (Ямборко, Киселев, 2009).

Периодическая смена доминанта позволяет, по нашему мнению, снизить интенсивность возможных конкурентных отношений и обеспечивает в отдельные отрезки времени достижение высокой численности отдельных видов (Вольперт, 1999).

Известно, что в экстремальных условиях, ограничивающих видовое разнообразие, в сообществах наблюдаются определенные компенсационные явления (Чернов, 2005). В условиях лесотундры и северной тайги, многие члены сообщества находятся на пределе своего распространения, который определяется условиями окружающей среды, то есть виды существуют на пределе своей экологической валентности. Существование в таких специфических условиях обеспечивается целым рядом популяционных адаптаций (Шварц, 1963; Башенина, 1977; Соломонов, 1973; Шадрина, Вольперт, 2004; Вольперт, Шадрина, 2002).

Степень экстремальности условий существования не всегда находится в прямой зависимости от широты, показателем жестких условий обитания таежных видов мелких млекопитающих в высоких широтах Якутии является значительно меньшее их проникновение в северном направлении, по сравнению с соседними регионами (Vol'pert, Shadrina, 2019).

В настоящее время, в ключе развития эволюционной экологии, предполагается исследование эволюции надпопуляционных образований (Чернов, 1996; Васильев, 2019). Представляется перспективным изучение особенностей, обеспечивающих устойчивость сообществ по отношению к внешним факторам, при этом целесообразно использовать термин “адаптация сообществ” (Вольперт, 1999), хотя до настоящего времени термин “адаптация” используется, в основном, по отношению к популяциям.

Таким образом, проведенное исследование позволяет выделить ряд особенности сообществ мелких млекопитающих высоких широт лесной зоны: 1) обедненность видового состава, по сравнению с ландшафтами южной тайги; 2) тренд к монодоминантной структуре, который усиливается по мере продвижения на Север; 3) периодическая смена доминантов.

На наш взгляд, монодоминантная структура в сочетании с периодической сменой доминантов, является адаптацией северных таежных сообществ к обитанию на пределе распространения видов, обеспечивающих как динамичность, так и в определенной степени устойчивость сообществ в условиях дефицита ресурсов и под жестким прессом климатических факторов.

**Благодарности.** В исследованиях в разные годы принимали участие наши ученики и коллеги: к. б. н. Вит.А. Данилов, к. б. н. М.М. Сидоров, к. б. н. Д.Я. Шадрин, к.б.н. В.А. Однокурцев, к. б. н. Ю.С. Луковцев, к. б. н. З.З. Борисов, Ф.Г. Яковлев, А.Л. Попов, Г.В. Сапожников, А.А. Сосин, Вас.А. Данилов. Всем перечисленным лицам выражаем свою искреннюю благодарность.

Работа выполнена в рамках госзадания Минобрнауки России по проекту “Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий (номер темы: FWRS-2021-0044; номер гос. регистрации в ЕГИСУ: 121020500194-9).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. Л.: Наука, 1993. 293 с.
- Башенина Н.В.* Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Бобрецов А.В., Симакин Л.В.* Особенности структуры населения мелких млекопитающих разных макросклонов северного Урала // *Экология*. 2015. № 5. С. 381–386.
- Васильев А.Г.* Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // *Экология*. 2019. № 2. С. 88–100. <https://doi.org/10.1134/S0367059719020100>
- Виноградов В.С.* Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау. Красноярск: изд-во Красноярского гос. пед. ун-та им. В.П. Астафьева, 2007. 212 с.
- Вольперт Я.Л.* Сообщества мелких млекопитающих природных и техногенных ландшафтов северо-востока Сибири: Автореф. дис. докт. биол. наук. Якутск, 1999. 48 с.
- Вольперт Я.Л., Данилов В.А.* Население мелких млекопитающих Анабар-Оленекского междуречья // *Вестник ИрГСХА*. 2017. № 83. С. 17–24.
- Вольперт Я.Л., Луковцев Ю.С., Яковлев Ф.Г.* Ландшафтные группировки мелких млекопитающих долины р. Колымы // *История фауны и экология млекопитающих Якутии*. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1990. С. 40–61.
- Вольперт Я.Л., Сапожников Г.В.* Население наземных млекопитающих дельты р. Лены // *Почвы, растительный, и животный мир арктических районов Якутии*. Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1996. С. 65–76.
- Вольперт Я.Л., Сапожников Г.В.* Реакция населения мелких млекопитающих при различных формах техногенных воздействий на арктические ландшафты // *Экология*. 1998. № 2. С. 133–138.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Ландшафтные группировки мелких млекопитающих лесотундровой зоны низовьев р. Индигирки // *Вопросы экологии и экологического образования в Якутии*. Якутск, 2001. С. 77–93.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 246 с.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Трансформация населения млекопитающих при техногенном преобразовании природных ландшафтов Арктики и Субарктики // *Изв. РАН. Сер. Биол.* 2020. № 2. С. 213–223. <https://doi.org/10.31857/S0002332920020101>
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Экология лесного лемминга на северо-востоке Якутии // *Экология*. 1990. № 4. С. 42–50.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г., Охлопков И.М.* Млекопитающие Якутии: изменения представлений о составе териофауны за последние 50 лет и аннотированный список. Ч. 1. Насекомоядные, Рукокрылые, Зайцеобразные, Грызуны // *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2022. V. 27(3). P. 393–404. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-3-393-404>
- Вольперт Я.Л., Юдин Б.С.* Пространственные изменения фаунистических комплексов мелких млекопитающих Якутии // *Охотничье-промысловые ресурсы Сибири*. Новосибирск. Наука, 1986. С. 198–202.
- Данилов Ю.Г., Федоров А.Н., Дегтева Ж.Ф., Горохов А.Н., Варламов С.П., Мурзин Ю.А.* Ландшафты Якутии. Якутск: Изд. дом Северо-Восточного федерального ун-та, 2016. 75 с.
- Докучаев Н.Е.* Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Животовский Л.А.* Показатели сходства популяций по полиморфным признакам // *Журн. общей биологии*. 1979. Т. 40. № 4. С. 587–602.
- Животовский Л.А.* Показатель внутривидового разнообразия // *Журн. общ. биол.* 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Исаченко А.Г.* Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. 320 с.
- Караваяев М.Н.* Растительный покров Якутии // *Якутия*. М.: Наука, 1965. С. 247–284.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.
- Катаев Г.Д.* Долговременный (1936–2016 гг.) мониторинг видового состава и численности населения мелких млекопитающих северо-таежной Лапландии // *Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. Биол.* 2016. Т. 121. Вып. 6. С. 3–17.
- Катаев Г.Д.* Фауна и экология млекопитающих (Rodentia, Insectivora) Лапландии. СПб.: изд-во ВВМ, 2021. 437 с.
- Кривошеев В.Г.* Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности // *Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии*. М.: Наука, 1964. С. 175–236.

- Кривошеев В.Г.* Зоогеографический очерк фауны млекопитающих Якутии // Фауна Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. С. 338–371.
- Кузякин А.П.* Зоогеография СССР Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. 1962. Т. 109. Вып. 1. 182 с.
- Кучерук В.В.* Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: изд-во АН СССР, 1963. С. 159–183.
- Левых А.Ю., Супнес Н.Е., Вилков В.С., Трушников А.С.* К характеристике фауны и населения мелких млекопитающих Государственного заповедника “Малая Сосьва” // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9. № 3. С. 86–92.  
<https://doi.org/10.17816/snv202093115>
- Литвинов Ю.Н.* Население мелких млекопитающих у северной границы их ареала на Таймыре // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 11–16.
- Литвинов Ю.Н.* Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 128 с.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Высш. школа, 1963. 618 с.
- Одум Ю.* Экология. Т. 1. Под ред. В.Е. Соколова. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Окулова Н.М.* Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах. (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 1986. 248 с.
- Окулова Н.М., Хелевина С.А.* Мелкие млекопитающие Ивановской области и ее окрестностей. Иваново: изд-во ИВГУ, 1989. 99 с.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Хмелева А.С.* Ландшафтные группировки мелких млекопитающих долины Средней Лены // Распространение и экология млекопитающих Якутии. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1982. С. 5–18.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Сафронов В.М., Попов А.Л.* Плотность населения мелких млекопитающих в долине Средней Лены (по данным абсолютных учетов) Вид и его продуктив. в ареале. Мат-лы V Всес. совещ., Тбилиси 10–12 ноября 1988, Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛССР, Вильнюс, 1988а. С. 57–58.
- Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л., Попов А.Л.* Экология и динамика численности млекопитающих Западного Предверхоянья. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1988б. 200 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических систем. М.: Наука, 1978. 362 с.
- Соломонов Н.Г.* Очерки популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии. Якутск: кн. Изд-во, 1973. 247 с.
- Уиттекер Р.Х.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Федоров А.Н., Ботулу Т.А., Варламов С.П.* Мерзлотные ландшафты Якутии (пояснительная записка к мерзлотно-ландшафтной карте Якутской АССР масштаба 1 : 2 500 000). Новосибирск. Изд-во: Новосибирская картографическая фабрика ГУГК СССР, 1989. 170 с.
- Чевычелов А.П.; Кузнецова Л.В., Исаев Ал.П., Винокуров Н.Н., Исаев Ар.П., Вольперт Я.Л. и др.* Биоразнообразие ландшафтов Токинской котловины и хр. Токинский становак. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 284 с.
- Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоологический журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Чернов Ю.И.* Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.
- Чернов Ю.И.* Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 3. С. 277–291.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л.* Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессорирующие воздействия природного и антропогенного происхождения // Наука и образование. 2004. № 2. С. 38–46.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Охлопков И.М., Сидоров М.М., Данилов В.А.* Население млекопитающих бассейна Верхней Муны (Арктическая зона Западной Якутии) современное состояние и прогноз // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2020. Т. 25. № 3. С. 74–88.  
[https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-3-7\(RSCI\)](https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-3-7(RSCI))
- Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. 1. Млекопитающие. Тр. Ин-та биологии. Вып. 33. Свердловск: изд-ние УФ АН СССР, 1963. 130 с.
- Шефтель Б.И., Якушов В.Д.* Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги // Сибирский экологический журн. 2022. Т. 29. № 1. С. 1–12.
- Шефтель Б.И.* Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian J. Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21.  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4>
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф.* Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 293 с.
- Ямборко А.В., Киселев С.В.* О синхронности флуктуаций лесных полевок (*Clethrionomys*, *Rodentia*) и землероек-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) // Вестник Северо-Восточного Государственного Университета. 2009. № 11. С. 94–95.
- Andrews P., O'Brien E.M.* Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa // J. Zoology. 2000. V. 251. P. 205–231.
- Auffray J.-C., Renaud S., Claude J.* Rodent Biodiversity in Changing Environments. Rodent Biodiversity, Human Health and Pest Control in a Changing Environments // Kasetsart J.: Nat. Sci. 2009. V. 43. P. 83–93.
- Brodie J.F.* Environmental limits to mammal diversity vary with latitude and global temperature // Ecology Letters. 2019. V. 22(3). <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30609192>.  
<https://doi.org/10.1111/ele.13206>
- Chodorowski A.* Ecological differentiation of turbellarians in Harsz Lake // Pol. Arch. Hydrobiol. 1959. № 6. P. 33–73.
- Hope A.G., Waltari E., Malaney J.L., Payer D.C., Cook J.A., and Talbot S.L.* Arctic biodiversity: increasing richness accompanies shrinking refugia for a cold-associated

- tundra fauna // *Ecosphere*. 2015. № 6(9). P. 159.  
<https://doi.org/10.1890/ES15-00104.1>
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 1957. V. 22. P. 415–427.
- Ives A.R., Carpenter S.R.* Stability and diversity of ecosystems // *Science*. 2007. V. 317. № 6(5834). P. 58–62.  
<https://doi.org/10.1126/science.1133258>
- Kerr J., Packer L.* The Impact Of Climate Change On Mammal Diversity In Canada // *Environmental Monitoring and Assessment*. 1998. V. 49. P. 263–270.
- Krebs Ch.J., Boonstra R., Gilbert B.S., Kenney A.J., Boutin S.* Impact of climate change on the small mammal community of the Yukon boreal forest // *Integrative Zoology*. 2019. V. 14. P. 528–541.  
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12397>
- Lamanna C., Blonder B., Violle C., Kraft N.J., Sandel B., Simova I. et al.* Functional trait space and the latitudinal diversity gradient // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. V. 111. P. 13745–13750.
- Lekevičius E., Loreau M.* Adaptability and functional stability in forest ecosystems: a hierarchical conceptual framework // *EKOLOGIJA*. 2012. V. 58. № 4. P. 391–404.
- MacArthur R.* Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability // *Ecology*. 1955. V. 36. № 3. P. 533–536.
- Murphy, D.D., Weiss S.B.* Effects of climate change on biological diversity in Western North America: Species losses and mechanisms / Chapter 26 in *Global Warming and biological diversity*, *R.L. Peters and T.E. Lovejoy* (eds.). Castleton, N.Y.: Hamilton Printing. 1992. URL: <http://ciesin.org/docs/002-262/002-262.html>.
- Pianka E.R.* Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*. 1966. V. 100. P. 33–46.
- Qian H., Badgley C., Fox D.L.* The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America // *Global Ecology and Biogeography*. 2009. V. 18. Iss. 1. P. 111–122.
- Vol’pert Y.L., Shadrina E.G.* Latitude- and climate-associated patterns in small mammal fauna changes of the West Yakutia // *Russian J. Theriol.* 2019. V. 18. № 2. P. 33–40.  
<https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.18.2.04>
- Willig M.R., Kaufman D.M., Stevens R.D.* Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis // *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 2003. V. 20(34). P. 273–309.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032>

## Peculiarities of Dynamics and Structure of Communities of Small Mammals at High Latitudes

Ya. L. Volpert<sup>1, #</sup> and E. G. Shadrina<sup>1, ##</sup>

<sup>1</sup> *Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch Russian Academy of Sciences, pr. Lenina, 41, Yakutsk, 677000 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: ylv52@mail.ru*

<sup>##</sup>*e-mail: e-shadrina@yandex.ru*

The studies of communities of small mammals were conducted in Yakutia from 1979 to 2017. It was established that communities of small mammals of the northern sparse forest and especially forest-tundra, where community members are at the limit of their ecological tolerance, have a number of features. Against the background of a decrease in species richness, there is an increasing tendency to monodominance, with periodically alternating dominant species, which, in our opinion, is evidence of adaptations that, to a certain extent, ensure the sustainability of communities.

**Keywords:** small mammals, community, biodiversity, adaptation, stability, North, taiga, north sparse forest, forest tundra

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: СООБЩЕСТВО

УДК 574+51–76

### ИЕРАРХИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГОМЕОСТАЗОВ КАК ПРИНЦИП СИСТЕМОЛОГИИ

© 2023 г. Г. С. Розенберг\*, @, Т. Д. Зинченко\*, А. Г. Розенберг\*

\*Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия

@E-mail: genarozenberg@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Обсуждается расширительное понятие “гомеостаз” применительно не только к организму, но и к популяции, экосистеме и социо–эколого–экономическим системам (в контексте устойчивого развития). Устойчивость является важнейшим качеством систем. Обсуждаются математические формализации и примеры различных определений устойчивости: по Ляпунову (устойчивость), Лагранжу (стабильность), Пуассону (периодическая устойчивость), Свиричеву (иерархическая устойчивость), Холлингу (упругость), Флейшману (живучесть), Гнеденко (надежность).

*Ключевые слова:* устойчивость, стабильность, надежность, живучесть, упругость

DOI: 10.31857/S1026347023600231, EDN: VHHUPO

#### ВВЕДЕНИЕ

Термин “гомеостаз” (от греч. *homoios* – подобный и *stasis* – состояние) предложил американский физиолог У. Кеннон в конце 20-х гг. прошлого столетия (Cannon, 1932) для характеристики состояний и процессов, обеспечивающих устойчивость организма. Идея о существовании механизмов, направленных на поддержание постоянства внутренней среды, была высказана еще во второй половине XIX в. французским медиком К. Бернардом (Bernard, 1878; Карлик, 1964), который рассматривал стабильность физико-химических условий во внутренней среде как основу свободы и независимости живых организмов в непрерывно меняющейся внешней среде. Явление гомеостаза наблюдается на разных уровнях организации биологических систем. Кеннон подчеркивал, что слово *stasis* подразумевает не только устойчивое состояние, но и условие, ведущее к этому явлению, а слово *homoios* указывает на сходство и подобие явлений. “Гомеостаз, как способность к поддержанию структурно-функциональных параметров системы на необходимом уровне, является базовой характеристикой для обеспечения *устойчивости* любой биологической системы от биосферы и отдельных экосистем до сообществ, популяций и особей (*выделено нами – Авторы*). Определенные гомеостатические механизмы на более низких уровнях (молекулярном, клеточном), в конечном счете,

нацелены на обеспечение гомеостаза особи” (Захаров, Трофимов, 2014).

“Понятие “гомеостаз” широко используется в экологии для характеристики *устойчивости* различных систем (*выделено нами – Авторы*)” (Николайкин и др., 2003) и “представления о гомеостазе развития, берущие начало из области биологии развития, оказываются принципиально важными для понимания процессов, происходящих на всех уровнях, от организма до экосистемы” (Захаров и др., 2018). Эти две цитаты “перебрасывают мостик” между, казалось бы, весьма далекими разделами науки, которые занимаются гомеостазом развития и *устойчивым* развитием (Гилберт, 2004; Захаров и др., 2018). Иерархия объектов, обладающих гомеостатическими свойствами, фактически, совпадает с иерархической картиной мира<sup>1</sup> (Розенберг, 1986; Краснощеков, Розенберг, 1992; Розенберг и др., 1999; Розенберг, Зинченко, 2014; Якимов и др., 2014), и представлена в табл. 1.

Мы специально выделяем понятие “устойчивость”, так как гомеостаз можно рассматривать как преобладающее ее свойство. *Устойчивость* (вместе со *сложностью* и *целостностью*) представляет собой одну из важнейших характеристик любой сложной системы; она характеризует возможность системы противостоять возмущающим

<sup>1</sup> “Лишь иерархическая упорядоченность мира позволяет обозреть его многообразие” (Флейшман, 1982).

**Таблица 1.** Условия поддержания гомеостаза (по Саркисов, 1977; Кассиль, 1978; Николайкин и др., 2003)

Гомеостаз	Чем определяется и поддерживается
Клетка	Специфические физико-химическими условия, отличные от условий внешней среды
Многоклеточный организм, животное	Поддержание постоянства внутренней среды. в т.ч. объем, состав крови и других жидкостей организма
Популяция	Поддержание пространственной структуры, плотности и генетического разнообразия
Экосистема	Наиболее устойчивые формы взаимодействия между видами, что выражается в приспособленности к особенностям среды и поддержании циклов круговорота биогенов, способности экосистем сохранять стабильные системные свойства, несмотря на возмущения.
Биосфера	Взаимодействие разнообразных организмов поддерживает постоянство газового состава атмосферы, состав почв, состава и концентрации солей мирового океана и др. (Малиновский, 2011).
СЭЭС*	В последней главе книги (Cannon, 1932; “The general features of bodily stabilization – Общие черты стабилизации тела”) социальная структура, стремящаяся к устойчивому состоянию, сравнивается с человеческим организмом. С осторожностью можно утверждать, что СЭЭС является продолжением биологического гомеостаза для его лучшего достижения (надежного снабжения пищей, водой, убежищем и пр.).

\*Примечание. СЭЭС – социо-эколого-экономическая система. Заметим, что в экономическом словаре (Райзберг и др., 1999) гомеостазис (гомеостаз) трактуется как “стремление и способность экономической системы сохранять равновесное состояние, характеризующее *устойчивость*, стабильность и в то же время консервативность системы”.

факторам среды для сохранения и поддержания своей структуры в более или менее стабильном состоянии на протяжении некоторого отрезка времени. Все это позволяет нам в данной статье в качестве механизмов поддержания гомеостаза рассматривать математические модели устойчивости объектов высших уровней иерархической организации сложных систем (Розенберг и др., 1999): популяция, экосистема, биосфера и социо-эколого-экономическим системам (далее – СЭЭС).

### ГОМЕОСТАЗ КАК ХАРАКТЕРИСТИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ

Любая система обладает структурой (элементы системы и взаимосвязи между ними) и поведением (функционирование). В системологии (Флейшман, 1982; Розенберг и др., 1999; Розенберг, 2013), опираясь на *принципы усложняющегося поведения систем*, под “сложной системой” понимается системы, включающие в себя в качестве хотя бы одной подсистемы решающую систему (поведению которой присущ акт решения).

Гомеостаз является общей чертой сложных систем. Отрицательные обратные связи в этих сложных системах противодействуют влиянию возмущений, которые в противном случае вызвали бы их изменение. Если бы не было петли отрицатель-

ной обратной связи, одно воздействие оказало бы безудержный эффект на всю систему, и жизнь, как мы предполагаем, никогда бы не существовала. Все системы (в иерархии – от популяции и выше) имеют стадии развития, соответствующие стадии развития отдельного организма – рождение, ранний быстрый рост, за которым следует зрелость. Каждая стадия развития приближает такую систему к устойчивому состоянию, состоянию гомеостаза, при котором существует динамическое равновесное взаимодействие между системой и ее физической средой.

Концепция устойчивости сложных систем связана со *вторым началом термодинамики*, согласно которому любая естественная система (а популяция, экосистема, биосфера являются естественными системами, а СЭЭС – естественно-искусственной) с проходящим через нее потоком энергии развивается в сторону устойчивого состояния при помощи саморегулирующих механизмов (Р. Уиттекер называет их *буферными* (Whittaker, 1974)). В случае кратковременного дестабилизирующего воздействия факторов среды на систему буферные механизмы обеспечивают возврат к устойчивому состоянию.

**Популяция.** Классика “жанра” – моделирование динамики популяций системой “хищник – жертва”.

Устойчивость для популяций — отсутствие резких колебаний численности, способных привести популяцию к гибели.

Относительно стабильные популяции контролируются, в основном, буферными механизмами, зависящими от плотности пределами увеличения популяции сверх допустимой численности — на этом основан подход, который Г.А. Викторов (1965) назвал *регуляционизмом*. Кривые роста популяций двух видов (*Paramecium aurelii* и *P. caudatum*) в одновидовых и смешанных культурах (Gause, 1934; Свирежев, Логофет, 1978; Базыкин, 1985; Ризниченко, 2011; Колпак и др., 2016) широко известны и иллюстрируют именно такую ситуацию. Принципиально иной подход — *стохастизм*; он базируется на другой гипотезе, считающей, что “равновесный уровень численности” — это артефакт усреднения за длительный срок (Розенберг, 2013). Хороший пример подобной сопряженности колебаний численности с меняющимися год от года погодными условиями дан в ставшей уже классической работе (Davidson, Andrewartha, 1948); авторы на протяжении 14 лет в Южной Австралии ежедневно (за исключением воскресных и праздничных дней) вели подробнейшие наблюдения за динамикой численности трипсов (*Thrips imaginis*). В течение большей части года численность этих насекомых была низка, но в конце весны-начале лета она резко возрастала, достигая максимума, абсолютная величина которого сильно изменялась год от года. Таким образом, они показали, что изменения численности трипсов можно довольно точно предсказать на основе данных о численности популяции в прошлом и климатических условиях в настоящее время. Фактически, эти исследователи не смогли обнаружить данных, свидетельствующих о влиянии плотности популяции на ее динамику; это позволило прийти к выводу о том, что популяции трипсов контролируются в первую очередь не зависящими от плотности климатическими факторами.

Популяции, не являющиеся относительно стабильными, могут достигать устойчивого состояния лишь благодаря факторам, которые определяют нижние границы их флуктуаций. Более того, по мнению сторонников стохастизма, размещение популяций в пространстве и их динамика во времени ограничены одними и теми же факторами; сторонники регуляционизма считают, что размещение популяций обусловлено абиотическими факторами (не зависящими от плотности), а динамика — биотическими (как правило, зависящими от плотности) (Гиляров, 1990).

**Экосистема.** Устойчивость для экосистем — это сохранение числа видов (неизменность флористического и фаунистического составов), их

количественных соотношений в данном сообществе и взаимосвязей в течение некоторого интервала времени. Например, “под *устойчивостью водного объекта* к изменению параметров режимов понимается его *способность* сохранять свои свойства и параметры режимов в условиях, действующих на него внешних и внутренних нагрузок. Тогда *уязвимыми* к изменению параметров режимов будут объекты, *не способные* сохранять указанные свойства на определенном временном интервале функционирования (*выделено автором. — Авторы*)” (Примак, 2009).

В качестве примера, укажем на аналитическую модель сезонного развития сообщества фитопланктона — эффект “цветения воды” (Крестин, Розенберг, 1996, Rozenberg, Krestin, 1997). Модель вольтерровского типа предполагает конкурентные взаимоотношения “обычных” ( $x_1$ ) и сине-зеленых водорослей ( $x_2$ ), причем, последние находятся под воздействием зоопланктона ( $z$ ). Предполагается, что:

- коэффициенты экспоненциального роста обычных и сине-зеленых водорослей прямо пропорциональны концентрации фосфора ( $P$ );
- количество погибшего зоопланктона, за исключением естественной смертности, прямо пропорционально концентрации зоопланктона и концентрации тяжелых металлов в воде ( $M$ );
- количество сбрасываемого в воду фосфора за единицу времени постоянно и равно  $\xi_P$ ;
- количество фосфора, потребляемого обоими видами водорослей прямо пропорционально их концентрациям и плотности фосфора;
- относительно тяжелых металлов делаются аналогичные допущения (количество сбрасываемых тяжелых металлов в единицу времени постоянно —  $\xi_M$ );
- коэффициент  $\varepsilon_2$  зависит от температуры ( $T$ ) следующим образом:

$$\varepsilon_2 = \begin{cases} 0, & \text{если } T < T_0, \\ \varepsilon_0, & \text{если } T \leq T_0; \end{cases}$$

- выполняется “гипотеза эквивалентов” (Вольтерра, 1976) — биомасса жертвы полностью перерабатывается в биомассу хищника.

Эти предположения позволяют записать следующую систему пяти дифференциальных уравнений для анализа феномена “цветения воды”:

$$\begin{aligned}
 dx_1/dt &= \varepsilon_1 x_1 P - r_{12} x_1 x_2, \\
 dx_2/dt &= \varepsilon_2 x_2 P - r_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z, \\
 dz/dt &= \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M, \\
 dP/dt &= \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P, \\
 dM/dt &= \xi_M - \sigma_2 z M.
 \end{aligned}
 \quad (1)$$

Для получения качественных оценок динамики той или иной реальной экосистемы весьма полезным оказывается разумное упрощение модели до, так называемой, *минимальной*. Для построения такой модели потока биогенных веществ в пресноводной (в частности, озерной) экосистеме, А.А. Войнов и Ю.М. Свиричев (1981) предложили заменить процесс прохождения биогенов по всей трофической и детритной цепи некоторым запаздыванием по времени. Тогда реализуется следующая схема: биогенные элементы (концентрация  $R$ ), доступные для фитопланктона (концентрация  $x$ ),  $\rightarrow$  фитопланктон  $\rightarrow$  задержка (прохождение по трофической цепи, чисто механический транспорт биогенов к фитопланктону и пр.)  $\rightarrow$  вновь биогенные элементы, доступные для фитопланктона. Эта схема описывается всего двумя балансовыми уравнениями:

$$\begin{aligned}
 \frac{dx}{dt} &= V(R, x)x - mx, \\
 \frac{dR}{dt} &= Q - V(R, x)x + kmx(t - \tau),
 \end{aligned}
 \quad (2)$$

где  $V(R, x)$  – удельная скорость потребления биогенов фитопланктоном;  $m$  – обобщенный коэффициент смертности (естественная смертность и потребление другими звеньями трофической цепи);  $k$  – коэффициент неизбежных потерь биогенных элементов в цикле ( $k < 1$ );  $Q$  – скорость поступления биогенов извне (“эффект обогащения”);  $Q > 0$ , т. к. любая экосистема незамкнута по веществу),  $\tau$  – характерное время запаздывания в замыкании цикла биогенных элементов.

**Биосфера.** Земля с ее ядром, находящимся под воздействием магнитного поля, конвекцией в мантии планеты (“ползучее” движение мантии Земли в виде конвекционных потоков, переносящих тепло из недр к ее поверхности), тектоникой континентов, океанами жидкой воды, динамичным климатом и изобилием жизни, возможно, является самой сложной системой из известных сегодня нам во Вселенной. Эта система продемонстрировала стабильность в том смысле, что, за рядом исключений, температура поверхности оставалась в пределах, необходимых для жидкой воды и, следовательно, для значительной части биосферы (Сорохтин, Ушаков, 2002). Объяснения этого варьируют от *антропных принципов* (Barrow, Tipler, 1986) до гомеостатической *концепции Геи*, в которой абиотические и биотические

компоненты системы Земли самоорганизуются в гомеостатические состояния, устойчивые к широкому спектру внешних возмущений (Lovelock, 2000). В последнем случае можно говорить о том, что в биосфере действуют определенные дифференцированные процессы или механизмы, способные противостоять возмущениям таким образом, чтобы уменьшить их воздействие.

В этом контексте было показано (Dyke, Weaver, 2013), что гомеостаз может возникнуть в системе, состоящей из разнообразных биологических компонентов и множества переменных среды в ходе последовательного отбора. Если предположить, что все экологические ниши могут быть потенциально заняты, то в системе реализуется по крайней мере одно гомеостатическое состояние. Гомеостаз в такой системе является следствием суммы сил, которые отдельные биотические компоненты оказывают на переменные среды. Эти силы возрастают, уменьшаются и могут менять знак. Когда биотическая сила меняется с положительной на отрицательную, создается гомеостатическое состояние, устойчивое к целому ряду возмущений. Такой подход подобен (Worden, 2010), где было показано, что последовательный отбор может объяснить возникновение и сохранение гомеостатических сложных систем.

**Социо-эколого-экономическая система.** “Термин “гомеостаз” сейчас используется как для биологических систем, так и для социально-политических. Особое значение он приобретает в философии, когда мы говорим об устойчивости тех или иных философских концепций... Новое понимание гомеостаза требует и нового понимания особых свойств всех сложных биосистем (а вместе с ними и социальных систем, биосферы Земли, Вселенной)” (Буданов и др., 2015).

Одним из “пионеров” построения имитационных глобальных эколого-экономических моделей биосферы<sup>2</sup> стал Д. Форрестер (Forrester, 1971), опубликовавший результаты моделирования изменений в биосфере и мировой экономике; модель была построена на основе разработанных им принципов системной динамики. Потом в рамках “Римского клуба” появилась работа-бестселлер Д.Х. Медоуз с соавторами (Meadows *et al.*, 1972). Как говорится, “процесс пошел...”. И сегодня, как и 50 лет назад, интерес к глобальным моделям развития биосферы сохраняется, – назовем лишь работу под руководством американского климатолога А. Робока (Robock *et al.*, 2007; Xia, Robock, 2013), в которых использованы более современные и точные модели климата, учтены предполагаемые

<sup>2</sup> Первой глобальной моделью была модель круговорота веществ В.А. Костицына (1984), предложенная им еще в 1935 г.

эффекты глобального потепления климата, а также подъем газов и пыли в верхние слои атмосферы. В результате, получилось, что похолодание после ядерной войны будет более “мягким” (появилось даже понятие “ядерная осень”), но может продлиться около шести лет и будет не менее катастрофическим.

В контексте нашей работы представляют интерес *детерминированные* модели управления устойчивостью эколого-экономических систем (Резник, Малышев, 2011; Посталюк, Розанова, 2013; Трещевский, Новиков, 2020), *стохастические* (Timchenko, 1984) и модели в рамках *теории хаоса и самоорганизации* (Еськов и др., 2016). Это позволяет сделать вывод о том, что устойчивое развитие требует глубокого понимания гомеостаза, а не простого внедрения “зеленых технологий”.

### МАТЕМАТИЧЕСКИЕ ФОРМАЛИЗАЦИИ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ УСТОЙЧИВОСТИ

Признак устойчивости экосистем был, пожалуй, единственным из сложных параметров сложных систем (Розенберг, 2013), который достаточно широко обсуждался в экологии. Например, в фитоценологии – это представления об экосистеме как о квазиорганизме, связываемые с именем американского эколога Ф. Клементса климаксовая экосистема стабильна и находится в состоянии внутренней саморегуляции, когда механизмы обратной связи позволяют экосистеме вернуться к равновесию после любого стресса, связанного с изменением климата, энергии и питательных ресурсов (Clements, 1916); в агроэкологии – стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства А.А. Жученко (1988); в гидроэкологии – “одна из *важнейших задач* гидроэкологии – оценка устойчивости и уязвимости водной экосистемы (*выделено авторами. – Авторы*)” (Ковалева, Рассашко, 2012). С другой стороны, формальное определение “устойчивости” имеет большое значение в методологии математического моделирования (Свирижев, Логофет, 1978). Каждое из фрагментарных определений устойчивости можно соотнести со своей математической моделью, наиболее близко соответствующей экологическому содержанию, которое вкладывается исследователем в тот или иной “фрагмент”.

**Устойчивость по Ляпунову (устойчивость).** Это понимание наиболее близко соответствует экологическим представлениям об устойчивости как отсутствию резких колебаний численности. В этом случае устойчивость сообщества ассоциируется с устойчивостью некоторого положительно-го стационарного решения системы модельных

уравнений – точка равновесия или предельный цикл. Из устойчивости в таком понимании следует сохранение числа видов в сообществе (обратное, вообще говоря, не обязательно). Основы теории устойчивости (в этом контексте) были разработаны крупнейшим русским математиком А.М. Ляпуновым в 1892 г. и изложены в его книге “Общая задача об устойчивости движения” (1950). Различают устойчивость “в малом” (достаточно малое отклонение режима работы от исходного с течением времени уменьшается, и система возвращается в исходное состояние [независимо от того, какими причинами это изменение вызвано]) и устойчивость “в большом” (система, получив достаточно большое начальное отклонение, возвращается в исходное состояние после прекращения действия возмущения). В большинстве практических задач производят исследование устойчивости “в малом”. Исследование устойчивости “в большом” изучают путем анализа хода интегральных кривых на фазовой плоскости с помощью специальных функций Ляпунова (Пых, 2017); работ такого плана – великое множество и здесь назовем лишь одну, посвященную 90-летию модели Лотки–Вольтера (Тютюнов, Титова, 2018).

Система уравнений (1), описывающая феномен “цветения воды”, имеет два стационарных решения и зависит от соотношения ее коэффициентов:

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 x_1 P - r_{12} x_1 x_2 &= 0, \\ \varepsilon_2 x_2 P - r_{21} x_1 x_2 - \gamma x_2 z &= 0, \\ \gamma x_2 z - \alpha_3 z - \sigma_1 z M &= 0, \\ \xi_P - \beta_1 x_1 P - \beta_2 x_2 P &= 0, \\ \xi_M - \sigma_2 z M &= 0. \end{aligned}$$

Система уравнений (2) имеет одну нетривиальную точку равновесия, которая находится из соотношений:

$$V(R^*, x^*) = m, \quad x^* = \frac{Q}{(1-k)m}.$$

Была доказана устойчивость этого равновесия, показана ограниченность фазовых траекторий и с помощью машинных экспериментов получен ряд качественных содержательных выводов (например, было показано, что увеличение запаздывания  $\tau$  в модели влечет за собой более медленное движение к точке равновесия, увеличение коэффициента  $k$  мало влияет на скорость движения, увеличение поступления биогенных элементов  $Q$  сдвигает точку равновесия, но практически не меняет фазовых траекторий). Все это позволило сделать вывод о том, что “проведенный анализ лишний раз свидетельствует о возможности достаточно адекватного качественного описания

сложных экологических систем при помощи простых минимальных моделей” (Войнов, Свиричев, 1981).

**Устойчивость по Свиричеву (иерархическая)** – сохранение структуры популяции за счет стабилизирующего действия всего сообщества или экосистемы. Суть представлений (Свиричев, 1974; Свиричев, Логофет, 1975) сводится к следующему. Любая экосистема состоит из “блоков”, каждый из которых на своем отрезке времени, может быть либо устойчивым, либо нет. Однако, неустойчивость отдельного блока стабилизируется другим блоком, расположенным иерархически выше. Так, например, “блок” фитопланктона в гидроэкосистеме существенно зависит от абиотической составляющей (“абиотического блока”: температуры, освещенности, наличия биогенных элементов и пр.); в свою очередь, “блок фитопланктона” в существенной степени определяет устойчивость “блока зоопланктона”, тот – “блока ихтиофауны” и прочее. Примером могут служить достаточно распространенные консорции макрозообентоса с детерминантным центром *Dreissena* + *Unionidae* и консортивной совокупностью гидробионтов в водоемах разного типа (Харченко, Протасов, 1981; Морозовская и др., 2012).

**Устойчивость по Пуассону (периодическая устойчивость)** предполагает, что соответствующая фазовая траектория (результат описания дифференциальными уравнениями динамики некоторой экосистемы) сколь угодно долго не покидает ограниченной области фазового пространства (Афанасьев, Дзюба, 2007). Иными словами, находясь в этой области бесконечно долго, она неизбежно будет возвращаться в сколь угодно малую окрестность начальной точки. Времена возврата могут быть периодическими, квазипериодическими или представлять собой случайную последовательность (последнее, если решение отвечает режиму динамического хаоса для странного аттрактора<sup>3</sup>). Именно для последней ситуации можно предложить следующую иллюстрацию.

Рассмотрим динамику трехвидового сообщества (Розенберг, 2013), где  $x(t)$ ,  $y(t)$  и  $z(t)$  – численности видов в момент времени  $t$ . Будем различать виды по типу их эколого-ценотических стратегий

<sup>3</sup> *Аттрактор* (англ. *attract* – привлекать, притягивать) – множество точек в фазовом пространстве динамической системы, к которым стремятся траектории системы. Если траектория прошла достаточно близко к аттрактору, то со временем она уже не покинет окрестность аттрактора и даже будет подходить к нему все ближе и ближе, то есть будет наблюдаться эффект притяжения к аттрактору. *Странный аттрактор* – это аттрактор, не являющийся регулярным.

(Миркин, 1983): виды  $x$  и  $y$  – это С-стратеги (конкуренты),  $z$  – R-стратег (рудерал); первые характеризуются мощным конкурентным подавлением соперников и способностью доминировать в сообществе, второй – не отличается устойчивостью к стрессовым ситуациям, обладает низкой конкурентной мощностью, но способен при отсутствии конкуренции быстро захватывать пространство (высокая скорость размножения). Эти представления позволяют записать следующую модель динамики такого сообщества:

$$\begin{aligned} dx/dt &= a_1x - b_1y \ln z, \\ dy/dt &= a_2y - b_2x \ln z, \\ dz/dt &= a_3z - b_3xyz, \end{aligned}$$

где  $a_i$  – коэффициенты естественного прироста видов,  $b_i$  – коэффициенты межвидовых взаимоотношений, ограничивающих рост. Выбор логарифмической зависимости при описании взаимодействия видов-конкурентов с видом-рудералом продиктован значительно меньшей конкурентной мощностью последнего, кроме того, подобный прием уже использовался в одной из модификаций модели конкуренции (Gomatam, 1974). Отсутствие ограничивающих воздействий самих видов на свой рост (внутривидовой конкуренции) связан с тем, что моделируется ранняя стадия сукцессии, когда эти взаимодействия слабы и ими можно пренебречь. Легко показать, что эта модель имеет неустойчивую точку равновесия:

$$x_0 = \left( \frac{b_1 a_2 a_3^2}{a_1 b_2 b_3^2} \right)^{1/4}, \quad y_0 = \left( \frac{a_1 b_2 a_3^2}{b_1 a_2 b_3^2} \right)^{1/4}, \quad \ln z_0 = \left( \frac{a_1 a_2}{b_1 b_2} \right)^{1/2}$$

и путем простого преобразования ( $\ln z = a_3 w$ ) с точностью до коэффициентов сводится к модели со странным аттрактором (Монин, 1978). Таким образом, строго детерминированная модель будет иметь “стохастическое” поведение, что позволяет объяснить случайный характер доминирования того или иного вида на разных стадиях сукцессии, а точка  $\{x_0, y_0, z_0\}$  будет устойчивой по Пуассону.

Можно констатировать, что существование странных аттракторов в фазовом пространстве феноменологических моделей экосистем заставляет по-иному взглянуть и на саму природу стохастичности изменения характеристик экосистем во времени. При этом возникает интересная задача нахождения статистики поведения системы по известной структуре странного аттрактора (своего рода, аналог закона распределения для случайной величины).

**Устойчивость по Лагранжу (стабильность).** Если сообщество сохраняет все свои виды, но не имеет равновесных состояний (т.е. решения модельных уравнений типа системы (2) ограничены

**Таблица 2.** Параметры конкордности, сложности и организованности экосистем рек

Река	Показатели		
	конкордность ( $\phi$ )	сложность системы ( $\sigma$ )	организованность системы ( $R$ )
р. Байтуган	$\phi = 0.969$	$\sigma = 0.055$	$R = 0.053$
р. Сок (верховья)	$\phi = 0.933$	$\sigma = 0.040$	$R = 0.037$
р. Сок (устье)	$\phi = 0.994$	$\sigma = 0.056$	$R = 0.056$

сверху и снизу некоторыми положительными константами), то говорят об относительной стабильности системы и оценивают устойчивость по Лагранжу. Именно такой тип устойчивости (стабильности) предлагает А.Ф. Алимов (2000): “Под устойчивостью сообщества или экосистемы предлагается понимать отклонение их характеристик от некоего среднего уровня, свойственного конкретной системе как исторически сложившейся при определенных условиях”. Очевидно, что требование стабильности является более “слабым”, чем устойчивость по Ляпунову.

Всем условиям стабильности удовлетворяет экосистема со структурой сообщества, демонстрирующей перенос энергии, заключенный в пищу, от одного вида к другому (трофическая цепь), когда скорость поступления ресурса (или его суммарная величина) ограничены. Уравнения вольтеревского типа для незамкнутой трофической цепи длины  $n$  имеет вид:

$$\frac{dN_0}{dt} = Q - \alpha_0 N_0 N_1,$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (-m_i + k_i \alpha_{i-1} N_{i-1} - \alpha_i N_{i+1}), \quad i = \overline{1, n},$$

где  $N_0$  – количество ресурса ( $Q$  – его начальное значение),  $N_i$  – численность вида  $i$  в трофической цепи,  $m_i, k_i, \alpha_i$  – коэффициенты в уравнении конкуренции. В незамкнутой трофической цепи в качестве ресурса  $Q$  можно рассматривать, например, энергию солнечного света или некий биоген, “протекающий” через всю гидроэкосистему; функцию автотрофов “несет” фитопланктон, консументы первого порядка – зоопланктон, второго порядка – рыбы-планктонофаги, третьего порядка – хищные рыбы и т.д. Математический анализ устойчивости по Лагранжу такой системы задает ограничения на начальную величину ресурса (Свирижев, Логофет, 1978):

$$Q^*(q) < Q < Q^*(q + 1),$$

где  $q$  – число видов в трофической цепи,  $Q^*$  – ограничительная функция, зависящая от вида трофических функций взаимодействующих видов, КПД использования ресурса, коэффициентов естественной смертности видов и прочее.

**Устойчивость по Холлингу (упругость).** В экосистеме, особенно находящейся под антропогенным воздействием, может происходить исчезновение (вымирание) одного или нескольких видов и, соответственно, сокращение трофических связей. К. Холлинг (Holling, 1973) замечает, что “исчезновение вида не есть чисто случайное событие, а является результатом взаимодействия случайных событий с теми детерминированными силами, которые определяют форму, размеры и характеристики области устойчивости”. Поэтому он предложил наряду с устойчивостью сообщества рассматривать еще и “упругость” – способность системы сохранять свои внутренние взаимосвязи при возмущении ее состояния.

Взаимосвязи гидроэкосистемы формализуются корреляционной матрицей, которая, в свою очередь, сводится к обыкновенному знаковому графу; анализ последнего как целостного объекта может предоставить исследователю интересную информацию об упругости изучаемой системы. Так, например, Г.Е. Михайловский (1983) предлагает рассматривать следующие показатели:

- конкордность системы ( $\phi$ ) – средняя сила достоверных корреляционных связей, измеряемая как средний модуль достоверных коэффициентов связи;
- организованность системы ( $R$ ) – нормированная суммарная сила корреляционных связей;
- сложность системы ( $\sigma$ ) – коэффициент, связывающий конкордность с организованностью:

$$R = \sigma \phi, \quad \sigma = R/\phi = \frac{2N}{n^2},$$

где  $N$  – наблюдаемое число достоверных связей,  $n$  – общее число видов в гидроэкосистеме (к сожалению, для этих показателей не определена величина ошибки, что, естественно, затрудняет процедуру сравнения). *Конкордность системы ( $\phi$ ) интерпретируется Г.Е. Михайловским как упругость в понятии Холлинга.*

В качестве примера рассмотрим данные гидробиологической съемки, представленные численностями особей отдельных таксонов макрозообентоса, обнаруженных в пробах из различных биотопов речной системы Байтуган (правый при-

ток р. Сок, которая в свою очередь является левобережным притоком Саратовского водохранилища р. Волги (Шитиков и др., 2011). Матрицы парных коэффициентов корреляции Пирсона были рассчитаны между 85 видами бентоса на 13 станциях наблюдений и объединены в три группы (р. Байтуган, верховья и нижнее течение р. Сок). Были получены оценки, приведенные в табл. 2.

Можно сказать (с известной долей осторожности, так как материал не собирался для оценки упругости гидроэкосистем), что упругость по Холлингу для “чистой” р. Байтуган и “загрязненного” нижнего течения р. Сок, при существенном различии видового состава, примерно одинакова (гидроэкосистемы достигли климаксового состояния); упругость верхнего и среднего течения р. Сок ниже, что свидетельствует о том, что экосистемы этих участков реки находятся под постоянным гидролого-гидрофизическим многофакторным воздействием, в условиях “циклического распределения питательных веществ”, динамики речной сети (Зинченко, Шитиков, 2011), что не позволяет им стабилизироваться (“вечная сукцессия” — идет перестройка видовой структуры; организованность системы R заметно ниже) и повысить свою упругость.

**Устойчивость по Флейшману (живучесть).** Живучесть — это сохранение структуры и функционирования системы с помощью активного подавления “вредных” факторов (Флейшман, 1966; Крапивин, 1978). Н.Ф. Реймерс (1990) различает “живучесть” и “устойчивость” по способности популяции и экосистемы реагировать на воздействия факторов среды, соответственно, резко или пропорционально силе воздействия. Самым тривиальным примером живучести может служить образование рыбных стай, что позволяет активно противостоять хищникам и осуществлять поиск контактно-распределенной в водной толще пищи (в последнем случае, возникает специфическая задача оптимизации размера рыбной стаи).

В качестве примеров живучести можно привести гидробионтов разных таксономических групп. В условиях вселения чужеродных рыб, например, ротана (*Perccottus glenii*, Dybowski, 1877), некоторые виды лягушек продолжают нереститься в водоемах, колонизированных ротаном. Более того, жабы *Bufo bufo* L. успешно размножаются в водоемах, заселенных ротаном, и в массе достигают стадии метаморфоза. Возможно, что условия развития личинок этого вида даже улучшаются после заселения вселенцем ротаном малых водоемов в окрестностях оз. Глубокого (Решетников, 2001). Среди одноклеточных в соленых водоемах, аборигенные галофильные гетеротрофные жгутиконосцы *Macropharyngomonas aff halophila* и галофильные

инфузории *Diophrys* sp. поедают чужеродных *Escherichia coli*, увеличивая свою численность за счет снижения плотности кишечной палочки *E. coli* и дальнейшего ее “выдавливания” из системы (Селиванова, Немцева, 2012).

**Устойчивость по Гнеденко (надежность).** Одним из фрагментарных определений устойчивости можно считать “надежность” (англ. *reliability, dependability*; чаще используется применительно к техническим системам) — “свойство системы сохранять во времени в установленных пределах значения всех параметров, характеризующих способность выполнять требуемые функции в заданных режимах и условиях применения, технического обслуживания, хранения и транспортирования” (ГОСТ 27.002–89). Это — сохранение системы, несмотря на гибель отдельных ее элементов, с помощью их замены, дублирования и т.д.; скорость подобного восстановления называют “авторегенеративностью системы”. Интуитивно, надежность систем связывают с недопустимостью отказов в работе (безотказность, долговечность и сохраняемость). Это подтверждает вывод Б.С. Флейшмана (1982) о том, что “надежность является более пассивной формой структурной устойчивости, чем живучесть”. Одним из первых математическую теорию надежности стал развивать В.Б. Гнеденко (Гнеденко и др., 1965).

Надежность экосистем достигается за счет разнообразия видового состава при обратимых (суточных, сезонных и годовых) изменениях. При этом, “надежная система может быть сложена из ненадежных элементов или подсистем, не способных к самостоятельному существованию. По отношению к экосистемам это правило может быть уточнено следующим образом: устойчивая экологическая система может состоять из менее устойчивых компонентов или подсистем; или — устойчивость экологической системы, как единого целого, всегда выше устойчивости каждого отдельного ее компонента или подсистемы. Классическим примером тому могут служить лишайники, коралловые рифы, сообщества “социально организованных” насекомых” (Логонова, Лопух, 2011).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пожалуй, самый большой класс методов оценки и измерения устойчивости экосистем — *статистические приемы*. Так, почти 70 лет тому назад, исходя из предположения о прямой зависимости устойчивости и биоразнообразия экосистем, для оценки устойчивости был предложен *индекс Шеннона*, который до сих пор активно используется в экологии, несмотря на его вполне объективную критику (Свирижев, Логофет, 1978; Розенберг,

2010). Мы не будем задерживаться на этих приемах оценки устойчивости гидроэкосистем и приводить примеры, так как число таких индексов и примеров их вычисления и интерпретации огромно.

Завершая этот обзор, заметим, что математические модели (теории) полезны в науке только в том случае, если они способны обеспечить последовательную интерпретацию закономерностей (информации), наблюдаемых в данных. Любые модели, как некоторые абстрактные и упрощенные отражения моделируемых объектов, характеризуются реалистичностью, точностью и общностью. Все это заставляет “более тонко” анализировать иерархию гомеостатических состояний сложных экологических систем. И здесь следует согласиться с коллегами (Захаров, Трофимов, 2014) в том, что “принципиально важным оказывается исследование гомеостатических механизмов обеспечения устойчивости при оценке последствий выявляемых изменений на разных уровнях – от изменения состояния организма до изменения популяционных параметров и структуры сообществ и их динамики”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Афанасьев А.П., Дзюба С.М.* Устойчивость по Пуассону в динамических и непрерывных периодических системах. М.: Изд-во ЛКИ, 2007. 240 с.
- Базыкин А.Д.* Биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 181 с.
- Буданов В.Г., Хадарцев А.А., Филатова О.Е., Попов Ю.М.* Эволюция понятия гомеостаза в рамках трех парадигм: от организма человека к социумам и биосфере Земли // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2015. № 2. С. 55–64.
- Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 286 с. (*Volterra V. Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie.* Paris, Gauthier-Villars, 1931. 222 p.).
- Викторов Г.А.* Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. Вып. 1. С. 43–55.
- Гилберт С.Ф.* Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 6. С. 425–438.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Гнеденко Б.В., Беляев Ю.К., Соловьев А.Д.* Математические методы в теории надежности. М.: Наука, 1965. 524 с.
- ГОСТ 27.002–89. Надежность в технике. Основные понятия. Термины и определения. М.: Госстандарт СССР, 1989 (утратил силу в РФ).
- Еськов В.М., Буданов В.Г., Степин В.С.* Новые представления о гомеостазе и эволюции // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2016. № 3. С. 52–58.
- Жученко А.А.* Адаптивный потенциал культурных растений: Эколого-генетические основы. Кишинев: Штиинца, 1988. 766 с.
- Захаров В.М., Минин А.А., Трофимов И.Е.* Исследование гомеостаза развития: от популяционной биологии развития и концепции здоровья среды до концепции устойчивого развития // Онтогенез. 2018. Т. 49. № 1. С. 3–14.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е.* Гомеостатические механизмы биологических систем: гомеостаз развития // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 138–150.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К.* Сукцессии в реках (обзор) // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Г.С. Розенберга, Т.Д. Зинченко. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 236–249.
- Карлик Л.Н.* Клод Бернар. М.: Наука, 1964. 272 с. (Научно-биографическая серия).
- Кассиль Г.Н.* Внутренняя среда организма. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Ковалева О.В., Рассашко И.Ф.* Гидроэкология: учебно-методический комплекс. Гомель: Гомел. гос. ун-т им. Ф. Скорины, 2012. 293 с.
- Колтак Е.П., Горыня Е.В., Селицкая Е.А.* О моделях А.Д. Базыкина “хищник – жертва” // Молодой ученый. 2016. № 2(106). С. 12–20.
- Костицын В.А.* Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М.: Наука, 1984. 96 с.
- Крапивин В.Ф.* О теории живучести сложных систем. М.: Наука, 1978. 248 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.* Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1992. С. 40–51.
- Логинова Е.В., Лопух П.С.* Гидроэкология: курс лекций. Минск: БГУ, 2011. 300 с.
- Ляпунов А.М.* Общая задача об устойчивости движения. М.–Л.: ГИТТЛ, 1950. 472 с.
- Малиновский В.М.* К познанию механизма гомеостаза биосферы // Вестн. РУДН, сер. Инженерные исследования. 2011. № 1. С. 15–27.
- Миркин Б.М.* О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 5. С. 603–613.
- Монин А.С.* О природе турбулентности // Успехи физ. наук. 1978. Т. 125. № 1. С. 97–122.
- Морозовская И.А., Протасов А.А., Протасова А.А.* О структуре консорции донных двустворчатых моллюсков // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. університету ім. Володимира Гнатюка. Сер. біологія. 2012. № 2(51). С. 193–197.
- Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелихова О.П.* Экология: Учеб. для вузов / 2-е изд. М.: Дрофа, 2003. 624 с.
- Посталюк М.П., Розанова Л.Н.* Территориальные социо-эколого-экономические системы: проблема

- устойчивости // Проблемы современной экономики. 2013. № 3(47). С. 426–432.
- Примак Е.А.* Интегральная оценка устойчивости и экологического благополучия водных объектов: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. СПб., 2009. 24 с.
- Пых Ю.А.* Обобщенные системы Лотки–Вольтерра: теория и приложения. СПб.: СПбГИПСР, 2017. 229 с.
- Райзберг Б.А., Лозовский Л.Ш., Стародубцева Е.Б.* Современный экономический словарь. 2-е изд. М.: ИНФРА-М, 1999. 479 с.
- Резник Г.А., Малышев А.А.* Модель управления устойчивостью эколого-экономической системы // Изв. Пенз. ГПУ. 2011. № 24. С. 403–407.
- Реймерс Н.Ф.* Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Решетников А.Н.* Влияние интродуцированной рыбы ротана *Percottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмоскovie // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 4. С. 352–361.
- Ризниченко Г.Ю.* Лекции по математическим моделям в биологии / Изд. 2-е. Изд-во РХД, 2011. 560 с.
- Розенберг Г.С.* Устойчивость экосистем и ее математическое описание // Экологические проблемы гомеостаза в биогеоценозе. Уфа: БФАН СССР, 1986. С. 120–130.
- Розенберг Г.С.* Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.
- Розенберг Г.С.* Введение в теоретическую экологию / В 2-х т.; Изд. 2-е. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Устойчивость гидроэкосистем: обзор проблемы // Аридные экосистемы. 2014. Т. 4. № 4(61). С. 12–25.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). Самара: Самар. НЦ РАН, 1999. 396 с.
- Саркисов Д.С.* Очерки по структурным основам гомеостаза. М.: Медицина, 1977. 351 с.
- Свирижев Ю.М.* Об иерархической устойчивости биологических сообществ // Математические модели морских экологических систем. Киев: Наукова думка, 1974. С. 44–46.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Об устойчивости моделей биологических сообществ // Имитационное моделирование и экология. М.: Наука, 1975. С. 65–72.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Селиванова Е.А., Немцева Н.В.* Персистентные свойства микроорганизмов, обитающих в высокоминерализованных водоемах // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 2012. № 4. С. 62–66.
- Сорохтин О.Г., Ушаков С.А.* Развитие Земли. М.: Изд-во МГУ, 2002. 506 с.
- Трещевский Ю.И., Новиков В.А.* Оценка устойчивости эколого-экономических систем — методологические подходы к исследованию // Современная экономика: проблемы и решения. 2020. № 4(124). С. 128–140.
- Тютюнов Ю.В., Титова Л.И.* От Лотки — Вольтерра к Ардиту — Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журн. общ. биол. 2018. Т. 79. № 6. С. 428–448.
- Флейшман Б.С.* О живучести сложных систем // Изв. АН СССР. Техн. киберн. 1966. № 5. С. 14–23.
- Флейшман Б.С.* Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
- Харченко А.А., Протасов А.А.* О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 4. С. 15–20.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.* Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б.* Масштабная инвариантность биосистем: от эмбриона до сообщества // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3. С. 207–216.
- Barrow J.D., Tipler F.J.* The Anthropic Cosmological Principle. Oxford; N.Y.: Univ. Press, 1986. 736 p.
- Bernard C.* Lecons sur les phenomenes de la vie communs aux animaux et aux vegetaux: avec une planche coloriee et 45 figures intercalees dans le texte. Paris: Librairie J.-B. Bailliere et Fils, 1878. 404 p. (Cours de physiologie generale du Museum d'histoire naturelle).
- Cannon W.B.* The Wisdom of the Body. N.Y.: W.W. Norton & Co. Inc., 1932. 294 p.
- Clements F.E.* Plant Succession. Washington (DC): Carnegie Inst., 1916. 512 p.
- Davidson J., Andrewartha N.G.* Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera) // J. Animal Ecol. 1948. V. 7. № 2. P. 193–199.
- Dyke J.G., Weaver I.S.* The emergence of environmental homeostasis in complex ecosystems // PLoS Comput. Biol. 2013. V. 9. № 5. e1003050.
- Forrester J.W.* World Dynamics. Waltham (MA): Pegasus Communications, 1971. 144 p. (рус. перевод: Форрестер Дж. Мировая динамика. М.: Наука, 1978. 168 с.).
- Gause G.F.* The Struggle for Existence. Baltimore: Williams & Wilkins Co., 1934. 163 p.
- Gomatam J.* A new model for interacting populations two species systems // Bull. Math. Biol. 1974. V. 36. P. 347–353.
- Holling C.S.* Resilience and stability of ecological systems // Annual Review Ecology & Systems. 1973. V. 4. P. 1–23.
- Lovelock J.* Gaia: A New Look at Life on Earth / 3<sup>rd</sup> ed. Oxford; N.Y.: Univ. Press, 2000. 176 p.
- Meadows D.H., Meadows D.L., Randers J., Behrens III W.W.* The Limits to Growth: A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind. N.Y.: Universe Books, 1972. 205 p. (рус. перевод: Медоуз Д.Х. и др. Пределы роста. Доклад по проекту Римского клуба "Сложное положение человечества". М.: МГУ, 1991. 206 с.).
- Robock A., Oman L., Stenchikov G.L., Toon O.B., Bardeen C., R. Turco P.* Climatic consequences of regional nuclear

- conflicts // *Atmos. Chem. Phys.* 2007 V. 7. P. 2003–2012.
- Timchenko I.E.* Stochastic Modeling of Ocean Dynamics. N.Y.: Harwood Acad. Publ., 1984. 311 p. (Тимченко И.Е. Динамико-стохастические модели состояния океана. Киев: Наук. думка, 1981. 191 с.).
- Whittaker R.H.* Climax concept and recognition // *Handbook of Vegetation Science*. Part 8. Vegetation Dynamics. Hague (Netherlands): Dr. W. Junk B.V. Publ., 1974. P. 137–154.
- Worden L.* Notes from the greenhouse world: A study in co-evolution, planetary sustainability, and community structure // *Ecol. Economics*. 2010. V. 69. P. 762–769.
- Xia L., Robock A.* Impacts of a nuclear war in South Asia on rice production in mainland China // *Climatic Change*. 2013. V. 116. P. 357–372.

## Hierarchy of Ecological Homeostasis as A Principle of Systemology

G. S. Rozenberg<sup>1, #</sup>, T. D. Zinchenko<sup>1</sup>, and A. G. Rozenberg<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Komzina str., 10, Togliatti, 445003 Russia*

<sup>#</sup> *e-mail: genarozenberg@yandex.ru*

The broad concept of “homeostasis” in relation not only to the organism, but also to the population, ecosystem and socio–ecological and economic systems (in the context of sustainable development) is discussed. Sustainability is a major quality of systems. Discusses the mathematical formalization and examples of various definitions of sustainability: the sustainability of Lyapunov, Lagrange (steadiness), Poisson (periodic stability), Svirezhev (hierarchical), Holling (elasticity), Fleishman (vitality), Gnedenko (reliability).

*Keywords:* stability, steadiness, reliability, vitality, elasticity