

Том 85, Номер 3

ISSN 0044-4596

Май–Июнь 2024



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 85, номер 3, 2024

(воспроизводится в журнале “Current Contents”)

- Влияние разных видов дрожжей на продолжительность жизни и плодовитость *Drosophila melanogaster*
Е. Ю. Яковлева, И. А. Максимова, Д. С. Мерзликин, А. В. Качалкин, А. В. Марков 165
- Многолетний мониторинг структуры популяции: альпийские малолетники на грани стабильности
Д. О. Логофет, Л. Л. Голубятников, Е. С. Казанцева, И. Н. Белова, Н. Г. Уланова, Т. В. Полошовец, Д. К. Текеев 187
- Структура индивидуальной изменчивости палиноморфологических признаков рода *Cestrum* (Solanaceae). Типичная форма и отклонения (морфозы)
А. Е. Пожидаев, В. В. Григорьева, А. Н. Семенов 207
- Реконструкция межвидовых взаимодействий в моделях популяционной динамики на основе индивидуально-ориентированного подхода
А. Д. Шереметьев, А. И. Михайлов, А. Е. Бобырев, Е. А. Криксунов 230

Научные дискуссии

- Связь между эктотермией и эндотермией в эволюции позвоночных животных
В. А. Черлин 244
-
-

CONTENTS

Vol. 85, No. 3, 2024

(Indexed in “Current Contents”)

- Different species of yeast alter lifespan and fecundity of *Drosophila melanogaster*
E. Yu. Yakovleva, I. A. Maximova, D. S. Merzlikin, A. V. Kachalkin, A. V. Markov 165
- Long-term monitoring of population structure: Alpine short-lived perennials
on the verge of stability
*D. O. Logofet, L. L. Golubyatnikov, E. S. Kazantseva, I. N. Belova,
N. G. Ulanova, T. V. Poloshevets, D. K. Tekeev* 187
- The structure of individual variability of palynomorphological features
of the genus *Cestrum* (Solanaceae). Typical form and deviations (morphoses)
A. E. Pozhidaev, V. V. Grigorjeva, A. N. Semyonov 207
- Reconstruction of interspecies relations in the models of population
dynamics based on individual-oriented approach
A. D. Sheremetyev, A. I. Mikhailov, A. E. Bobyrev, E. A. Kriksunov 230

Scientific discussions

- The relationship between ectothermy and endothermy in evolution of vertebrates
V. A. Cherlin 244
-
-

УДК 575.83, 579.26, 582.282.232

ВЛИЯНИЕ РАЗНЫХ ВИДОВ ДРОЖЖЕЙ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И ПЛОДОВИТОСТЬ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

© 2024 г. Е. Ю. Яковлева^{1,*}, И. А. Максимова², Д. С. Мерзликин¹,
А. В. Качалкин^{2,3}, А. В. Марков⁴

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, факультет почвоведения
Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

³Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрабина РАН
Проспект Науки, 5, Московская обл., Пушкино, 142290 Россия

⁴Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Профсоюзная, 123, Москва, 117647 Россия

*E-mail: e.u.yakovleva@gmail.com

Поступила в редакцию 08.10.2023 г.

После доработки 08.11.2023 г.

Принята к печати 29.11.2023 г.

В ряде исследований показано, что микробиота влияет на параметры жизненного цикла *Drosophila melanogaster*. В частности, рост бактериальной нагрузки снижает продолжительность жизни, но может приводить к росту плодовитости. Влияние дрожжевой микробиоты, ключевого источника пищи дрозофил, на параметры жизненного цикла изучено значительно меньше. В настоящей работе мы оценили влияние естественной дрожжевой микробиоты, а также отдельных видов дрожжей на продолжительность жизни, возрастную динамику плодовитости и смертности в контрольной линии мух и линии мух с обедненной дрожжевой микробиотой. В тестировании использовались дрожжи *Starmerella bacillaris*, *Zygosaccharomyces bailii* и *Saccharomyces cerevisiae*. Показано, что при культивировании мух на стандартном богатом корме снижение количества симбиотических дрожжей, как на субстрате, так и на поверхности тела и в кишечнике мухи, ведет к росту средней продолжительности жизни и снижению плодовитости. Это согласуется с гипотезой “одноразовой сомы”. При этом рост продолжительности жизни не компенсирует снижение плодовитости, поэтому снижение численности дрожжей ведет к снижению итоговой приспособленности мух. Подсев дрожжей *S. cerevisiae* на корм смещает репродукцию контрольной линии на более ранний возраст, тогда как два других вида дрожжей существенно повышают плодовитость. Подсев на корм дрожжей *S. bacillaris* и *S. cerevisiae*, не характерных для микробиоты тестируемых линий мух, снижает продолжительность жизни сильнее, чем дрожжи *Z. bailii*, типичные для микробиоты контрольной линии. Дрожжевая микробиота сокращает продолжительность жизни самцов дрозофил значимо сильнее, чем самок. Результаты указывают на глубокие коэволюционные взаимосвязи компонентов дрожжевой микробиоты с организмом хозяина, требующие дальнейшего исследования с позиции хологеномной эволюционной теории.

DOI: 10.31857/S0044459624030013, EDN: vdkrhe

Симбиоз многоклеточных и одноклеточных организмов — факт давно известный, но его важность в эволюционном контексте была осознана сравнительно недавно. О симбионтах, передаваемых по наследству (hereditary symbiosis), как о важном факторе видообразования и появления эволюционных новшеств (наряду с наследуемыми мутациями) высказались Линн Маргулис и Рене Фестер в книге “Симбиоз

как источник эволюционных инноваций: видообразование и морфогенез” (“Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis”) (Margulis, Fester, 1991). В настоящее время этот спектр идей носит название хологеномной эволюционной теории (hologenome theory of evolution) (Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009; Bordenstein, Theis, 2015; Simon et al., 2019). Согласно поисковой

системе PubMed, данный термин впервые упоминается в работе 2007 г., посвященной роли микроорганизмов в приспособленности кораллов (Rosenberg et al., 2007).

Главная идея концепции состоит в том, что в качестве единицы отбора необходимо рассматривать хологеном — макроорганизм и ассоциированную с ним микробиоту, так как эволюционные изменения макроорганизмов могут быть связаны не только с изменением генофонда популяции, но и с изменениями состава и структуры микробиома или с изменениями в геномах симбионтов, которые позволяют хозяину адаптироваться к изменяющимся условиям (Currie et al., 2006; Anbutsu et al., 2017).

В настоящее время уделяется большое внимание изучению роли симбиотической микробиоты в онтогенезе и эволюции многоклеточных организмов (McFall-Ngai, 2002; Rosenberg et al., 2007; Douglas, 2018a). Мухи *Drosophila melanogaster* являются удобным модельным объектом для таких исследований. Известно, что микробиота передается по наследству путем поедания потомками субстрата, на котором ранее кормились их родители (Blum et al., 2013). В многочисленных экспериментах показано, что симбиотическая микробиота играет важную роль в жизни дрозифил как на личиночной стадии, так и на стадии имаго (Starmer, 1981; Starmer et al., 1986; Storelli et al., 2011; Ridley et al., 2012; Дмитриева и др., 2016; Панченко и др., 2017; Ивницкий и др., 2018; Klepsatel et al., 2018). Микробиота содержится не только в пищеварительном тракте мухи, но и на поверхности тела, и важна не только для питания и пищеварения (Cooper, 1960; Ryu et al., 2010; Ridley et al., 2012), но и влияет на выживание, иммунитет, устойчивость к токсинам, темпы личиночного развития и эффективность использования питательных веществ (Blum et al., 2013; Erkosar et al., 2013; Sannino et al., 2018; Kosakamoto et al., 2020; Chandler et al., 2022; Onuma et al., 2023). Микробиота оказывает влияние даже на поведение (Schretter et al., 2018), в том числе при выборе брачного партнера (Markov et al., 2009; Sharon et al., 2010; Leftwich et al., 2018). В ряде исследований показано, что ассоциированная микробиота меняется с возрастом (Ren et al., 2007; Claesson et al., 2011; Smith et al., 2017; Lee et al., 2019; Dmitrieva et al., 2021), влияет на продолжительность жизни (ПЖ) и возрастную динамику плодовитости и смертности (Starmer, 1981; Starmer et al., 1986; Chippindale et al., 1993; Brummel et al., 2004; Anagnostou et al., 2010; Дмитриева и др.,

2016; Панченко и др., 2017; Ивницкий и др., 2018; Gould et al., 2018; Klepsatel et al., 2018; Dmitrieva et al., 2019; Arias-Rojas, Iatsenko, 2022; Zhang et al., 2023).

В основном работы, изучающие разные аспекты влияния микробиоты на ПЖ дрозифил, сфокусированы на ее бактериальной составляющей; причем рассматривается не просто вся бактериальная микробиота, но отдельные ее компоненты (Clark et al., 2015; Gould et al., 2018; Maynard, Weinkove, 2018; Lee et al., 2019, 2022; Matthews et al., 2020, 2021; Arias-Rojas, Iatsenko, 2022). Можно уверенно говорить о пользе, которую многие бактерии, встречающиеся в кишечнике и на кутикуле дрозифил, приносят макроорганизму. Однако подобный эффект нельзя назвать “бесплатным”. Показано, что бактерии снижают ПЖ мух за счет гиперактивации врожденного иммунного ответа по Imd пути, нарушения функции и структуры кишечника (Fast et al., 2018a; Yamashita et al., 2021; Lee et al., 2022). Некоторые признаки старения, такие как накопление аллантаина и снижение активности генов ответа на стресс, оказываются частично обусловлены бактериями (Yamauchi et al., 2020; Shukla et al., 2021). Негативное влияние на ПЖ мух оказывает и бактериальная нагрузка. Чем больше обилие бактерий в организме хозяина, тем сильнее растет его ПЖ при добавлении в пищу антибиотиков (Lee et al., 2019). Изучено влияние отдельных видов бактерий на плодовитость дрозифил (Gould et al., 2018; Matthews et al., 2021).

Известно, что дрожжи являются важным, если не основным, источником питания дрозифил как на личиночной, так и на имагинальной стадиях жизненного цикла (Cooper, 1960; Begon, 1982; Anagnostou et al., 2010), тем не менее влияние дрожжевой микробиоты на параметры жизненного цикла дрозифил изучено слабо. Еще меньше изучено влияние отдельных видов дрожжей. Так, в обширном обзоре Арьяса-Рохаса и Яценко (Arias-Rojas, Iatsenko, 2022), посвященном влиянию микробиоты на старение *D. melanogaster*, только 2 из 121 процитированной работы затрагивают дрожжевой компонент микробиоты (Yamada et al., 2015; Keebaugh et al., 2019).

В связи с этим в настоящем исследовании основное внимание уделено дрожжевой составляющей. К настоящему времени известно, что численность некоторых видов дрожжей может по-разному влиять на параметры жизненного цикла мух (Chippindale et al., 1993; Anagnostou et al., 2010). Кроме того, дрожжи по-разному влияют на ПЖ мух в зависимости

от питательности среды, на которой содержатся дрозофилы (Yamada et al., 2015; Keebaugh et al., 2019). Показано, что у различных видов дрозофил складываются устойчивые взаимоотношения с конкретными видами или группами видов дрожжей в зависимости от состава субстрата или биогеографического распределения видов дрозофил (Starmer et al., 1990).

В эксперименте Чиппиндейла и коллег (Chippindale et al., 1993) исследуется влияние дрожжей на ПЖ, но конкретные виды дрожжей не обозначены. В исследовании Анагносту и соавт. (Anagnostou et al., 2010) изучается влияние дрожжей видов *Kluyveromyces lactis*, *Metschnikowia pulcherrima*, *Peterozyma toletana* (бывш. *Pichia toletana*) и *Saccharomyces cerevisiae* на выживаемость и время развития преимагинальных стадий, массу тела мух, но не продолжительность жизни взрослых особей. Кроме того, использованные в исследовании штаммы дрожжей были выделены не из мух, на которых проводилось тестирование.

Только в работах Ямада и Киба (Yamada et al., 2015; Keebaugh et al., 2019) протестировано влияние дрожжей *Issatchenkia orientalis* (синоним *Pichia kudriavzevii*), выделенных из мух, на их ПЖ, в качестве контроля были использованы дрожжи *S. cerevisiae*. Авторы выявили, что дрожжи *I. orientalis* продлевают мухам жизнь на обедненной диете и сокращают ее на стандартной. Влияние пекарских дрожжей на ПЖ слабо выражено (Keebaugh et al., 2019). В другой работе (Li et al., 2023) авторы изучали влияние на дрозофил мутантных *S. cerevisiae* с нокаутом отдельных генов из коллекции YKOC и то, как эти дрожжи влияют на сон, активность и продолжительность жизни мух. Выяснилось, что 17% мутантных дрожжей меняют продолжительность жизни дрозофил больше чем на 10%, в сравнении с контрольными *S. cerevisiae*. И изменения продолжительности жизни были не только в сторону уменьшения, но и в сторону увеличения. Мутации в тех штаммах *S. cerevisiae*, которые влияли на ПЖ и активность дрозофил, были связаны с генами метаболизма жирных кислот, аминокислот, витамина B6 и т.п., т.е. дрожжи влияют на сон и продолжительность жизни своих хозяев в процессе их обеспечения питательными веществами.

В ходе эволюционного эксперимента, проводимого на кафедре биологической эволюции биологического факультета МГУ, изучается роль микробиоты в адаптации *D. melanogaster*

к различным диетам (Дмитриева и др., 2016; Панченко и др., 2017; Ивницкий и др., 2018; Dmitrieva et al., 2019). Нами было показано, что значимые различия по ПЖ, наблюдаемые в различных линиях мух, главным образом обусловлены не генами мух, а ассоциированной микробиотой (Yakovleva et al., 2023).

В настоящей статье мы рассматриваем влияние микробиоты дрозофил, выделенной из наших лабораторных линий, а также штаммов дрожжей *Starmerella bacillaris* и *Zygosaccharomyces bailii*, входящих в ее состав, на ПЖ и динамику плодовитости дрозофил. Такой выбор видов дрожжей позволяет не только оценить их влияние на параметры жизненного цикла, но и понять, зависит ли эффект от того, является ли вид дрожжей типичным для данной линии мух или для дрозофил в целом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Используемые линии дрозофил и штаммы дрожжей. Исходная популяция мух *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera, Drosophilidae) произошла от диких особей, пойманных на юго-западе Москвы осенью 2014 г. Экспериментальные популяции, полученные от исходной, содержались при температуре 22–25°C и естественном освещении в боксах из оргстекла, размером 160 × 200 × 200 мм. В каждом боксе находилось 12 открытых цилиндрических стеклянных пробирок (диаметром 22 мм и высотой 100 мм), содержащих по 10 мл корма. Еженедельно в бокс помещали четыре пробирки со свежим кормом и удаляли четыре пробирки, простоявшие в боксе три недели. Также в бокс помещали поилку, представляющую собой пробирку, наполненную водой и закрытую смоченной ватой. Поилку заменяли еженедельно (Yakovleva et al., 2016).

В настоящем исследовании использовано две линии дрозофил:

— Мн — контрольная линия, содержащаяся с 2014 г. в изолированном боксе на стандартном лабораторном корме Н (60 г инактивированных дрожжей, 35 г манной крупы, 50 г сахара, 45 г измельченного изюма, 8 г агара, 2 г пропионовой кислоты на 1 л корма). Сложившуюся дрожжевую микробиоту данной линии мы называем “естественной” в настоящем исследовании;

— Мбд — линия мух с обедненной дрожжевой микробиотой, культивируемая на корме Н с добавлением антимикотического препарата нистатина (2 таблетки 500 тыс. ЕД на 1 л

корма). Линия получена в ноябре 2018 г. от линии Мн. Мухи из линии Мн были посажены в пробирки на корм Н с добавлением нистатина, культивировались в пробирках в течение трех месяцев, а далее были переведены на содержание в боксе, аналогично линии Мн.

Помимо естественной микробиоты линии Мн, в работе изучалось влияние следующих отдельных видов дрожжей на параметры жизненного цикла дрозофил:

– *Starmerella bacillaris* – доминирует в дрожжевом сообществе мух, адаптированных к корму с повышенным содержанием соли (Ивницкий и др., 2018);

– *Zygosaccharomyces bailii* – доминирует в дрожжевом сообществе мух, культивируемых на стандартном (благоприятном) лабораторном корме;

– *Saccharomyces cerevisiae* – пекарские дрожжи, используются в качестве контроля, так как редко встречаются у дрозофил как в природе, так и в лабораторных линиях (Hoang et al., 2015), но входят в состав стандартного лабораторного корма в инактивированном виде.

Далее в статье используются обозначения S.b – корм Н, засеянный видом дрожжей *S. bacillaris*, Z.b – *Z. bailii*, S.c – *S. cerevisiae*.

Чистые культуры обозначенных видов дрожжей выделены из линий дрозофил, содержащихся в лаборатории. Более подробно они были описаны в статье С.Б. Ивницкого с соавт. (2018).

Проверка состава дрожжевой микробиоты дрозофил перед началом тестирования (предварительный посев). Перед началом тестирования, для того чтобы убедиться, что в линии Мбд отсутствуют дрожжи, а в линии Мн, наоборот, естественная микробиота присутствует, был произведен микробиологический посев мух. Десять случайным образом выловленных дрозофил из каждой линии обездвижались углекислым газом и помещались в стерильную центрифужную микропробирку с 1 мл стерильной воды, растирались стерильной стеклянной палочкой, а затем встряхивались в течение 15 мин на вортекс-шейкере Heidolph Multi Reax (Германия) на максимальной скорости (1980 об./мин). Полученная суспензия объемом 50 мкл наносилась на поверхность плотной питательной среды ГРҮА (глюкоза – 20 г/л, пептон – 10 г/л, дрожжевой экстракт – 5 г/л, агар – 20 г/л) с добавлением антибиотика левомецетина (из расчета 1 г/л), предварительно разлитой в чашки Петри диаметром 85 мм, и растиралась с помощью

стерильного шпателя Дригальского. Посев производился в 10-кратной повторности. Чашки с посевами инкубировались в течение 4–5 сут при температуре 20–22°C. Принадлежность выросших колоний микроорганизмов к бактериям или дрожжам определялась по микроморфологии с помощью микроскопа Primo Star (Carl Zeiss, Германия).

Тестирование влияния отдельных компонентов дрожжевой микробиоты на продолжительность жизни и динамику плодовитости дрозофил. Линии мух Мн и Мбд тестировались на корме Н, не содержащем жизнеспособных дрожжей, а также на корме Н, засеянном одним из следующих видов дрожжей: *S. bacillaris*, *Z. bailii* или *S. cerevisiae*. Для приготовления корма Н, засеянного одним из указанных видов дрожжей, использовался 1 мл стерильной воды, в котором разводилась биомасса чистой культуры одного из видов дрожжей объемом 3 мм³. Полученная суспензия встряхивалась в течение 3 мин на вортекс-шейкере Heidolph Multi Reax (Германия) в режиме 1980 об./мин. Готовая суспензия в стерильных условиях наносилась на корм Н из расчета 10 мкл на чашку Петри, диаметром 35 мм, и растиралась стерильным стеклянным шпателем Дригальского. Далее подготовленные чашки Петри заклеивались пленкой Parafilm и в течение 2.5 сут инкубировались при температуре 24–26°C, чтобы дрожжи успели размножиться на поверхности корма.

Когорты мух для тестирования на ПЖ формировались следующим образом. Имаго, выловленные случайно при помощи эксгаустера из линий Мн и Мбд, были посажены по 2 самки и 2 самца на 5 сут в 10 стандартных пробирок с кормом Н (“родители”). Для определения пола мухи обездвижались холодом. Поколение потомков (F0), полученное из этих пробирок, участвовало в тестах. Выращивание мух в течение одного поколения на одном и том же благоприятном корме Н (без нистатина) проводилось с целью снятия возможных материнских эффектов и прямого влияния нистатина на параметры приспособленности (Mousseau et al., 2009; Markov et al., 2016).

Мух F0, вышедших из куколок в течение трех дней (за это время удавалось накопить достаточное количество мух для тестирования), выпускали в такие же боксы, как и те, в которых ведется эволюционный эксперимент. “Датой рождения” тестируемых мух условно считали второй день трехдневного интервала. Одновременно в боксы выпускали по 115–125 мух. Все тестируемые

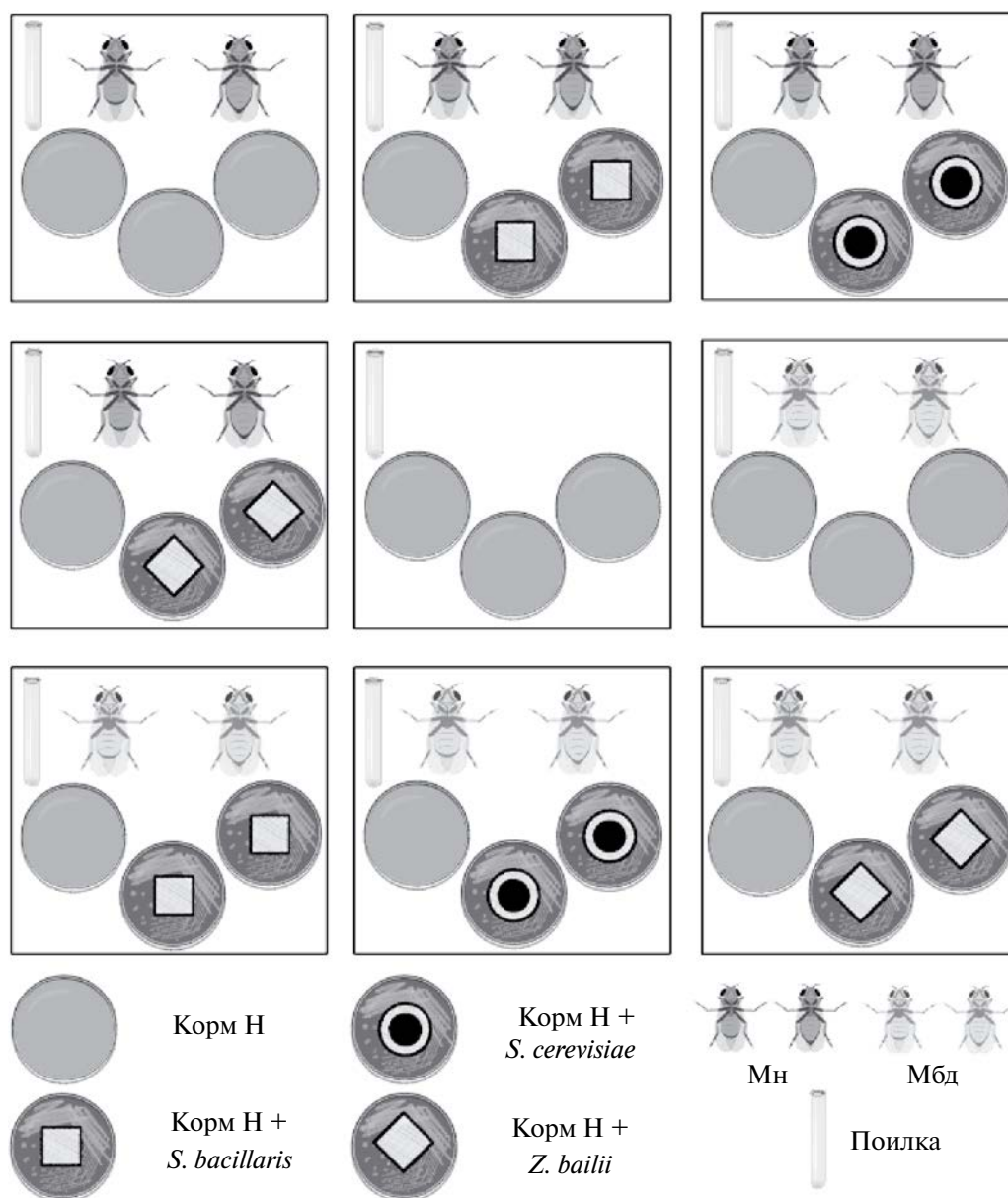


Рис. 1. Дизайн эксперимента по оценке влияния различных видов дрожжей на продолжительность жизни и плодовитость дрозофил из линий Мн и Мбд.

когорты подготавливали и выпускали в боксы одновременно, это обеспечило синхронное воздействие на них изменений атмосферного давления, влажности, освещенности и других случайных неконтролируемых или частично контролируемых параметров среды. Дизайн эксперимента представлен на рис. 1: в бокс ставили либо по три чашки Петри с кормом Н, либо одну чашку с кормом Н и две чашки с кормом Н, засеянным одним из видов дрожжей. Корм заменяли каждые три дня. Через час после поставки свежего корма в бокс проводили подсчет

отложенных яиц. Подсчет умерших мух производили ежедневно вплоть до гибели последней мухи, определяли пол погибших мух. В бокс также помещали поилку – пробирку с водой, закрытую влажной ватой. Для возможности отслеживать случайную контаминацию эксперимента микробиотой извне в тест был включен бокс, содержащий корм Н и поилку, но не содержащий мух (центральный квадрат на рис. 1). С данным боксом проводили те же манипуляции, как и с боксами, в которых содержались мухи.

Посев микробиоты, развивающейся на освоенном мухами корме (контрольный посев). Через семь недель после начала тестирования был произведен посев трехдневного корма из всех вариантов теста с целью контроля развивающейся дрожжевой микробиоты в боксах. Кроме того, для отслеживания возможной контаминации в чистые боксы, не содержащие мух, были поставлены чашки Петри с кормом Н, засеянным каждым из видов дрожжей, используемых в тесте. Через три дня микробиота с данных чашек также исследовалась посевом.

В стерильной пробирке, содержащей 10 мл стерильной воды, разводился корм объемом 3 мм³. Суспензия высевалась по той же методике, как и в предварительном посеве (в 10-кратной повторности на каждый вариант теста). Чашки с посевами инкубировались в течение 4–5 сут при комнатной температуре (20–22°C).

Далее производили подсчет колониеобразующих единиц (КОЕ) дрожжей с помощью бинокулярной лупы (ЛОМО, Россия) в 10 полях зрения, выбранных случайным образом. Результаты усредняли и пересчитывали на площадь чашки Петри диаметром 85 мм.

Виды дрожжей, используемые в эксперименте, хорошо различаются по морфологическим признакам, поэтому ДНК-идентификация большинства типов дрожжей, встречающихся на посевах, не проводилась. Колонии, морфологически отличающиеся от всех подсеянных на корм дрожжей, идентифицированы путем анализа нуклеотидных последовательностей ITS региона рДНК, аналогично тому, как описано в работе Дмитриевой с соавт. (Dmitrieva et al., 2023). Полученные последовательности депонированы в базе данных GenBank NCBI под номерами OR462337-OR462340.

Анализ данных. Данные по возрастной динамике смертности представлены в виде кривых выживания – графиков, на которых по оси абсцисс отложен возраст имаго в сутках (от момента выхода из куколки), а по оси ординат – процент особей, доживших до данного возраста. По данным о ПЖ рассчитывается средняя и медианная ПЖ, а также стандартное отклонение, коэффициент вариации (КВ) и квартильный коэффициент вариации (quartile coefficient of dispersion, ККВ): $((Q3 - Q1)/2Me) \times 100\%$, где Q1, Q3 – первый и третий квартили соответственно, Me – медиана (она же второй квартиль) (Francis, 2008) в каждой из подопытных линий без разделения по полу, а также для

самок и самцов в отдельности. 95%-ный доверительный интервал для средней ПЖ построен методом бутстрэппинга, так как для некоторых линий данные по ПЖ не описываются нормальным распределением.

Оценку влияния подсева дрожжей, линии мух и пола на ПЖ и среднюю плодовитость проводили путем многофакторного дисперсионного анализа. Поиск значимых различий между линиями проводили с помощью теста Ньюмена–Кейлса (Keuls, 1952), который, в отличие от t-критерия Стьюдента, подходящего только для парных сравнений, учитывает проблему множественных проверок статистических гипотез (multiple comparisons problem), но в отличие от теста Тьюки (Tukey, 1949) более мощный и менее консервативный. Большинство рядов данных, представленных в исследовании, распределены нормально (проверено с помощью критерия Шапиро–Уилка), однако критерий Ньюмена–Кейлса устойчив к нарушениям данного требования.

Чтобы оценить, по-разному ли на среднюю ПЖ самцов и самок влияет посев дрожжей, данные по ПЖ мух, живущих на корме с подсевами, были нормированы на среднюю ПЖ мух (соответствующего пола), живущих на корме Н без подсева. Это позволяет исключить влияние полового диморфизма по ПЖ и выделить только “чистый” эффект влияния подсева дрожжей на ПЖ самцов и самок.

По данным о числе яиц, откладываемых самкой в первый час после смены корма (пока численность яиц не стала нулевой), вычислено среднее число яиц на одну самку (абсолютная плодовитость). Для более удобного восприятия данных и элиминирования случайных колебаний динамика среднего числа яиц в расчете на одну самку, представленная на графиках, сглажена методом скользящей средней. На основе данных по возрастной динамике плодовитости вычислен показатель среднего возраста самки, откладывающей яйца (СВС). Эта величина равна сумме произведений возраста самок (в днях) на число яиц, отложенных самками в данном возрасте, деленное на общее число учтенных яиц, отложенных самками рассматриваемой линии за всю жизнь. Сопоставляя значения данного показателя для разных линий, можно сделать вывод о том, на более ранний или на более поздний возраст смещен пик репродукции.

Ожидаемое число яиц, которое самка откладывает за всю жизнь, рассчитано как

сумма произведений средней плодовитости самки в определенном возрасте на вероятность дожить до данного возраста. Для краткости будем называть данный показатель суммарным коэффициентом плодовитости (СКП).

Поиск значимых взаимосвязей между средней ПЖ, СВС и СКП проведен путем парных линейных регрессий.

Для анализа состава дрожжевой микробиоты, развивающейся на корме, имеют значение качественный состав дрожжей и их соотношение в каждом из вариантов теста. В связи с этим количество подсчитанных КОЕ дрожжей было пересчитано в проценты и изображено в виде круговых диаграмм.

Расчеты и анализ данных проводились в программах Microsoft Excel и R (<https://www.R-project.org/>). Иллюстрации в работе выполнены в программах Microsoft Excel, Adobe Photoshop, Adobe Illustrator и R.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предварительный посев. Посевы мух из линий Мн и Мбд на дрожжевую микробиоту перед началом тестирования на ПЖ и плодовитость носили качественный характер. Основная задача данного посева состояла в том, чтобы убедиться, что у контрольной линии Мн дрожжевая микробиота присутствует, а с мух Мбд, содержащихся продолжительное время на корме с антимикотическим препаратом, дрожжевая микробиота не высевается. Данная гипотеза подтвердилась.

На рис. 2а представлен пример посева гомогената мух Мн, на котором обнаружено большое количество дрожжей. Впоследствии при контрольном посеве (см. ниже) дрожжевое сообщество линии Мн, живущей на корме Н, было определено – оно полностью состоит из типичного для дрозофил вида *Pichia occidentalis*. На рис. 2б для сравнения приведен пример посева мух Мбд, на нем обнаружены только колонии бактерий, устойчивых к используемой в работе концентрации левомецетина. Результат воспроизвелся во всех повторностях посева.

Продолжительность жизни. Согласно двухфакторному дисперсионному анализу, и линия (Мн или Мбд) ($p < 0.0001$), и тип корма (Н или Н, засеянный одним из трех видов дрожжей) ($p < 0.0001$), и взаимодействие этих факторов ($p = 0.00688$) значимо влияют на среднюю ПЖ. Значимое влияние не только линии и типа корма, но и их соотношения означает, что есть виды дрожжей, которые влияют на среднюю ПЖ по-разному в разных линиях дрозофил.

Для начала приведем результаты средней ПЖ дрозофил во всех вариантах теста без разделения по полу (рис. 3а, табл. 1). Мухи Мбд с обедненным дрожжевым микробиомом, тестируемые на корме без подсева дрожжей (Н), живут достоверно дольше, чем мухи во всех остальных вариантах теста. Мухи Мбд на Н прожили в среднем более 78 дней, тогда как мухи Мн, имеющие свою естественную микробиоту, на том же корме прожили меньше почти на 14 дней – только 64.3 дня (различия статистически значимы).

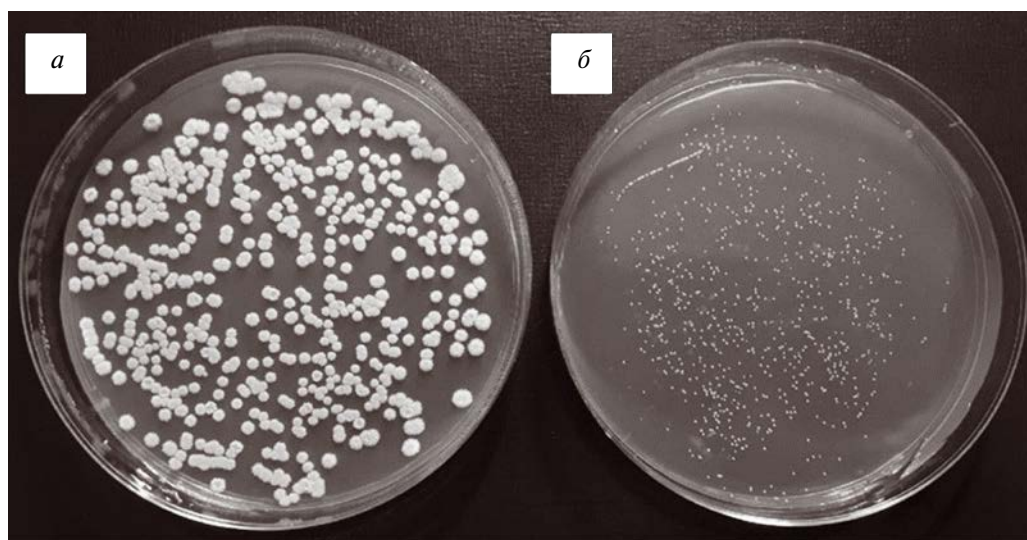


Рис. 2. Пример предварительного посева гомогената мух из линии Мн (а) и линии Мбд (б) перед началом тестирования.

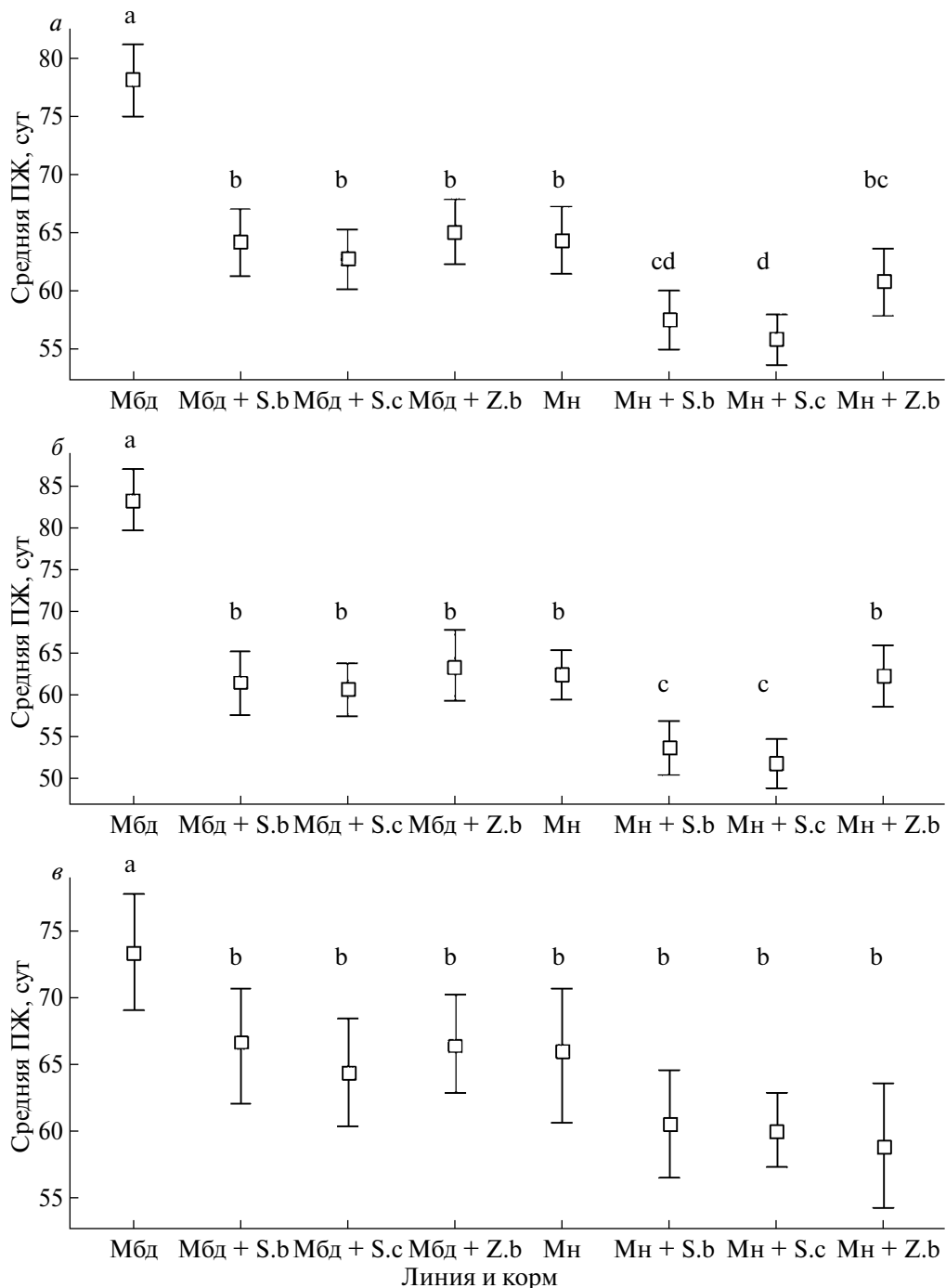


Рис. 3. Средняя ПЖ (сут) мух *a*) обоих полов, *б*) самцов, *в*) самок линий Мн и Мбд на корме Н без подсева или на корме Н с подсевом дрожжей S.b – *S. bacillaris*, S.c – *S. cerevisiae*, Z.b – *Z. bailii*. 95%-ный доверительный интервал, построенный методом бутстрэппинга. Различные буквы означают достоверные различия на 5%-ном уровне значимости.

В линии Мбд любой вид подсеянных на корм дрожжей значительно понижает среднюю ПЖ примерно до уровня средней ПЖ контрольных мух (Мн на Н). На корме S.b ПЖ мух Мбд значительно снижается почти на 14 дней, с 78.1 до 64.2 дня (Мбд на S.b по сравнению с Мбд на Н). При этом “добавление” своего естественного

микробиома значительно снижает среднюю ПЖ еще почти на 7 дней, с 64.2 до 57.4 дня (Мн на S.b по сравнению с Мбд на S.b, различия статистически значимы). ПЖ мух Мбд на корме с подсевом пекарских дрожжей (S.c) значительно снижается более чем на 15 дней (Мбд на S.c по сравнению с Мбд на Н), а добавление еще и естественного

Таблица 1. Характеристики ПЖ мух Мбд и Мн на корме с подсевами различных видов дрожжей

Линия Подсев*	Мбд				Мн			
	нет	S.b	S.c	Z.b	нет	S.b	S.c	Z.b
Мухи без разделения по полу								
Число особей	126	119	118	121	114	122	116	120
Средняя ПЖ, сут	78.1	64.2	62.8	65.1	64.3	57.4	55.8	60.8
Медианная ПЖ, сут	80.0	66.0	62.5	64.0	65.5	57.0	57.0	61.5
Стандартное отклонение	17.2	16.1	14.7	15.9	16.1	15.3	11.9	16.8
КВ, %	22.3	25.1	23.4	24.5	25.0	26.7	21.3	27.6
ККВ, %	17.2	14.4	18.2	15.6	18.1	21.1	12.5	19.7
Самцы								
Число самцов	61	59	55	58	57	57	60	65
Средняя ПЖ, сут	83.9	61.8	61.0	64.5	62.7	54.0	52.1	62.6
Медианная ПЖ, сут	84.0	61.0	61.0	63.0	63.0	53.0	56.0	62.0
Стандартное отклонение	15.6	14.7	12.6	17.9	11.8	12.6	12.1	14.8
КВ, %	18.6	23.8	20.7	27.8	18.9	23.4	23.2	23.7
ККВ, %	11.9	11.1	14.8	16.7	15.1	18.9	14.3	17.7
Самки								
Число самок	65	60	63	63	57	65	56	55
Средняя ПЖ, сут	72.6	66.6	64.3	65.6	65.9	60.4	59.9	58.7
Медианная ПЖ, сут	73.0	69.0	69.0	66.0	69.0	60.0	59.5	60.0
Стандартное отклонение	17.4	17.2	16.2	14.0	19.4	16.9	10.4	18.7
КВ, %	24.0	25.8	25.2	21.3	29.4	28.0	17.3	31.9
ККВ, %	15.8	13.8	16.3	11.0	21.7	22.5	13.7	21.3

Примечание. * S.b, Z.b, S.c – подсев дрожжей видов *S. bacillaris*, *Z. bailii* и *S. cerevisiae* на корм Н соответственно. КВ – коэффициент вариации, ККВ – квартильный коэффициент вариации.

микробиома значительно сокращает жизнь на 7 дней дополнительно (Мн на S.c по сравнению с Мбд на S.c, различия статистически значимы). Средняя ПЖ мух Мбд на корме Z.b значительно снижается примерно на 13 дней (Мбд на Z.b по сравнению с Мбд на Н), а добавление к подсеvu дрожжей естественного микробиома мух сокращает жизнь еще примерно на 4 дня, однако различие средней ПЖ не достигает уровня статистической значимости (Мн на Z.b по сравнению с Мбд на Z.b).

Подсев дрожжей влияет на ПЖ самцов и самок не одинаково (рис. 3б, в, 4, табл. 1).

Согласно дисперсионному анализу, и корм, и линия, и взаимодействие факторов значительно влияют на среднюю ПЖ самцов ($p < 1 \times 10^{-5}$). Самцы Мбд на Н прожили в среднем 83.9 дней, что значительно дольше, чем самцы во всех остальных вариантах теста. В линии Мбд снижение ПЖ самцов, как и снижение ПЖ всей когорты, не зависит от вида дрожжей, посеянных на корм. Самцы Мбд на корме с подсевом любого из трех видов дрожжей живут в среднем столько же,

сколько самцы Мн на Н. Но снижение средней ПЖ самцов, вызванное подсевом какого-либо из видов дрожжей на корм, выражено сильнее, чем по когорте в целом: самцы Мбд на Н живут на 19.4–22.9 дня дольше, чем самцы Мбд на корме с подсевом или самцы Мн на Н, тогда как по когорте в целом это снижение составило лишь 13.9–15.3 дней (рис. 3б, 4а, б, табл. 1).

В линии Мн средняя ПЖ самцов снизилась только на корме с подсевами дрожжей, не характерных для мух, культивируемых на стандартном корме, т.е. *S. bacillaris* и *S. cerevisiae*. Причем средняя ПЖ самцов Мн на кормах S.b и S.c сократилась сильнее, чем для когорты в целом, на 8.7 и 10.6 дней против 6.9 и 8.5 дней соответственно. Самцы Мн на Н и Z.b имеют примерно одинаковую среднюю ПЖ (62.7 и 62.6 дней соответственно, различия статистически не значимы).

Согласно дисперсионному анализу, линия и корм значительно влияют на среднюю ПЖ самок ($p < 0.0014$), но взаимодействие факторов незначимо ($p = 0.9400$). Это означает, что подсев дрожжей на корм влияет на самок обеих линий

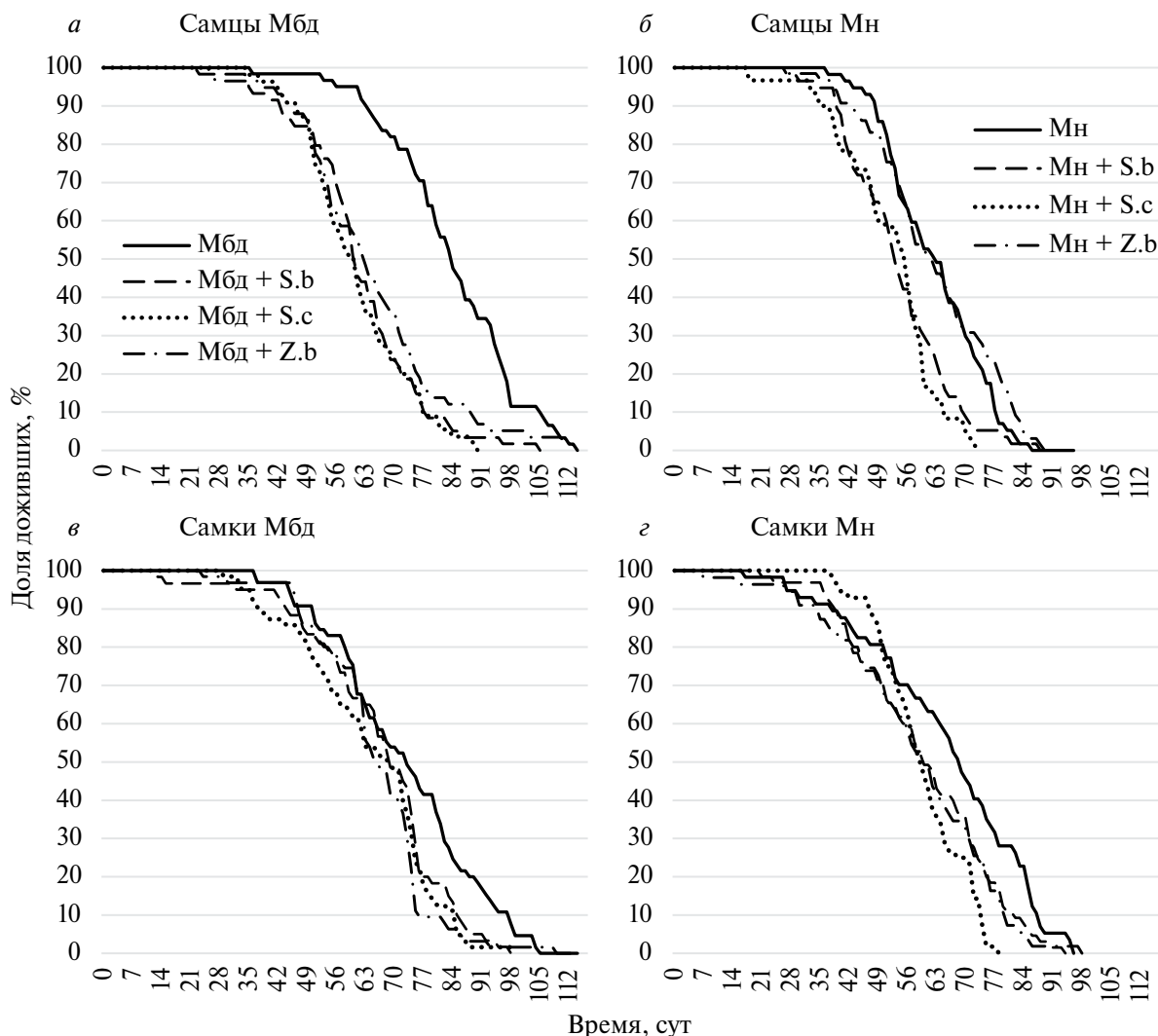


Рис. 4. Кривые выживания экспериментальных линий: *а* – самцы Мбд, *б* – самцы Мн, *в* – самки Мбд, *г* – самки Мн. По горизонтальной оси – возраст когорты, сут; по вертикальной – доля выживших мух, %. Обозначения подсевок аналогичны рис. 3.

мух сходным образом. Самки Мбд на корме Н живут в среднем на 6–13.9 дней дольше, чем самки во всех прочих вариантах теста (различия по средней ПЖ статистически значимы) (рис. 3*в*, 4*в*, *г*, табл. 1). При этом самки Мбд на Н живут лишь на 6.7 дня дольше, чем самки Мн на Н, тогда как для когорты эта разница составляет 13.8 дней, а для самцов – 21.2 дня. Статистически значимых различий по средней ПЖ самок во всех остальных вариантах теста обнаружить не удалось. Несмотря на это, наблюдается тенденция к более сильному снижению ПЖ самок при подсеве дрожжей на корм в дополнение к естественной микробиоте мух Мн. Для самцов и когорты в целом ПЖ мух Мн на корме

с подсевом *S. bacillaris* и *S. cerevisiae* значительно ниже, чем во всех остальных вариантах теста.

Для того чтобы проверить, как влияет подсев дрожжей на представителей разного пола, мы пронормировали ПЖ самок и самцов во всех вариантах теста с подсевом дрожжей на “базовую” ПЖ, т.е. ПЖ самок и самцов соответствующих линий, тестируемых на корме Н без подсева. Благодаря дисперсионному анализу и тесту Ньюмена–Кейлса удалось подтвердить описанные выше наблюдения: средняя ПЖ самцов из линии Мбд снижается при всех видах подсева значительно сильнее, чем средняя ПЖ самок. Для линии Мн эффект на ПЖ самцов и самок от подсева дрожжей *S. bacillaris* и *S. cerevisiae* не различается, а при

подсева дрожжей *Z. bailii* средняя ПЖ самцов снижается не так сильно, как средняя ПЖ самок.

Возрастная динамика плодовитости самок.

Плодовитость мух оценивалась по числу яиц, отложенных на свежий корм в течение часа. Сопоставление плодовитости в расчете на одну самку на корме с различными подсевами представлено на рис. 5. В табл. 2 приведены расчеты среднего возраста самки, откладывающей яйца (СВС), и суммарного коэффициента плодовитости (СКП).

На рис. 5 видно, что дрожжи, как подсеянные, так и присутствующие в естественной микробиоте, усиливают интенсивность откладки яиц. Самая низкая плодовитость наблюдается у самок из линии Мбд, тестируемых на корме без подсева дрожжей, причем пик заметно сдвинут на поздний возраст, тогда как в других вариантах теста к этому времени уже шел спад плодовитости. Это наглядно характеризуется самым низким из восьми вариантов значением СКП, согласно которому за всю жизнь самка Мбд на Н отложила на свежий корм (в течение первого часа после помещения корма в бокс) в среднем чуть больше 9 яиц, и самым высоким СВС, равным 40.2 дня. Этот возраст как раз примерно совпадает с пиком плодовитости на графике (рис. 5). Кроме того, самки в этом варианте теста не только прожили дольше всех, но и дольше

всех откладывали яйца на свежий корм (замедленное репродуктивное старение).

При этом подсев дрожжей сильнее влияет на плодовитость мух Мбд и сглаживает различия между линиями. Согласно рис. 5, суммарная плодовитость на корме с подсевом дрожжей *S. bacillaris* в обеих линиях сопоставима. СВС составил 29.6 и 28.1 дней в линиях Мбд и Мн соответственно, а СКП – 55.3 и 56.1 яиц соответственно. А на корме с двумя другими подсевами при сопоставимом СВС плодовитость самок Мбд была выше, чем самок Мн: 44.6 яиц против 25.6 яиц на корме с пекарскими дрожжами и 60.7 против 47.6 яиц на корме с дрожжами *Z. bailii*. Согласно результатам дисперсионного анализа и теста Ньюмена–Кейлса, средняя плодовитость в данных вариантах теста также значимо не различается. Подсев дрожжей на корм “возвращает” пик репродукции самок Мбд на более ранний возраст, примерно такой же, как у Мн (табл. 2, СВС).

Согласно дисперсионному анализу, вид дрожжей, подсеянных на корм, значимо влияет на среднюю плодовитость самок ($p < 0.0002$), в отличие от линии мух ($p = 0.9246$) или взаимодействия факторов ($p = 0.1607$). В линии Мн плодовитость на корме Н примерно сопоставима с плодовитостью на корме с пекарскими дрожжами, при этом подсев пекарских дрожжей сдвинул репродукцию самок Мн на более ранний возраст. А плодовитость на корме с дрожжами

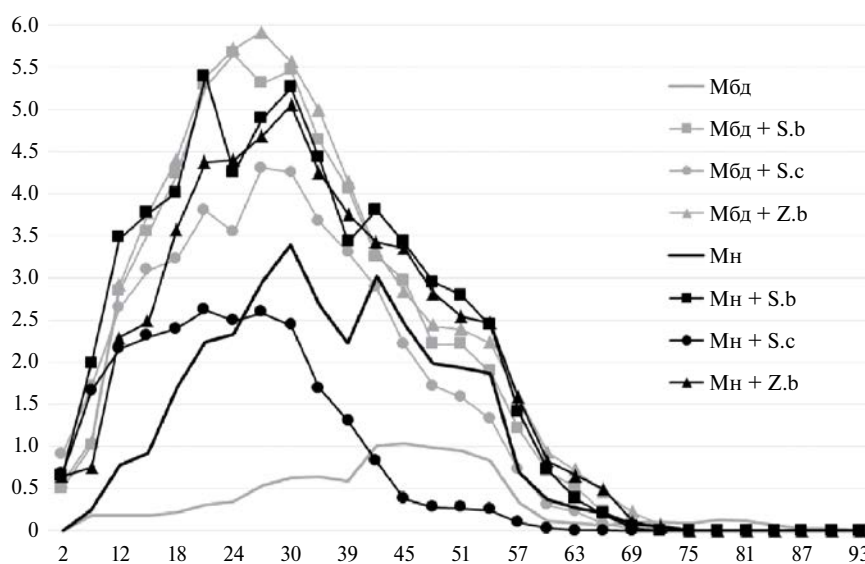


Рис. 5. Возрастная динамика плодовитости самок из линий Мбд и Мн на корме Н или том же корме с подсевом одного из трех видов дрожжей. По горизонтальной оси — возраст мух (сут) с момента выхода из куколки, по вертикальной — среднее число яиц в расчете на одну самку. Данные сглажены методом скользящей средней. Обозначения подсева аналогичны рис. 3.

Таблица 2. Средний возраст самки, откладывающей яйца (СВС), и суммарный коэффициент плодовитости (СКП)

Линия	Мбд				Мн			
	нет	S.b	S.c	Z.b	нет	S.b	S.c	Z.b
СВС, сут	40.2	29.6	27.5	30.2	34.2	28.1	22.2	30.8
СКП, яиц	9.2	55.3	44.6	60.7	29.3	56.1	25.6	47.6

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены максимальное и минимальное значения СВС и СКП.

Z. bailii (напомним, что они встречаются у дрозофил, культивируемых на стандартном корме) сопоставима с плодовитостью на корме с подсевом дрожжей *S. bacillaris* (не встречающихся в микробиоме мух, культивируемых на стандартном корме, но характерных для линий, живущих на соленом корме), причем эта плодовитость значительно выше, чем при тестировании на корме Н без подсева и корме с пекарскими дрожжами (рис. 5, черная линия с маркерами). На плодовитость самок Мбд подсевы разных видов дрожжей действуют примерно так же, как на Мн (о чем свидетельствует незначимость переменной “линия”). Число яиц, откладываемых самками на корм с пекарскими дрожжами меньше, чем на корм с двумя другими подсевами, тогда как плодовитости на корме с дрожжами *Z. bailii* и *S. bacillaris* примерно сопоставимы (рис. 5, серые линии с маркерами).

Состав и структура дрожжевой микробиоты, развивающейся на корме. Для оценки состава микробиоты, развивающейся в боксах, через семь недель после начала теста был проведен посев корма, освоенного мухами в течение трех дней (рис. 6):

1. Для мух из линии Мн характерны дрожжи вида *P. occidentalis*. В линии Мн во всех вариантах теста этот вид дрожжей стабильно высевается.

2. Во всех пробах обнаруживается тот вид дрожжей, который был засеян на корм исследователем.

3. Ни один из трех видов дрожжей, подсевавшихся на корм искусственно (*S. bacillaris*, *S. cerevisiae*, *Z. bailii*), не был высеян из тех боксов, где мухи не тестировались на корме с подсевом данного вида дрожжей. Это свидетельствует об отсутствии случайной контаминации путем переноса микробиоты из одного экспериментального бокса в другой.

4. На корме из бокса “Мбд на Н” не было обнаружено никакой дрожжевой микробиоты, поэтому данный вариант посева не представлен на рис. 6 (однако была обнаружена устойчивая

к левомицетину бактериальная микробиота, анализ которой выходит за рамки данного исследования). Данный результат совпадает с результатами предварительного посева – в посевах гомогената мух линии Мбд перед началом теста не было обнаружено никакой дрожжевой микробиоты (рис. 2б). Это свидетельствует об отсутствии случайного загрязнения боксов с мухами Мбд микробиотой из других боксов.

5. Во всех вариантах теста с участием мух Мбд и какого-либо из подсевов дрожжей обнаружены дрожжи *P. occidentalis*, характерные для линии Мн, предковой к линии Мбд (рис. 6б, г, е). В обсуждении мы рассмотрим гипотезы, объясняющие, по какой причине может быть получен столь интересный и неожиданный результат.

В ходе контрольного посева исследовался также корм из бокса, не содержащего мух (центральный квадрат на рис. 1). На данном корме, простоявшем в боксе три дня, никакой микробиоты не было обнаружено. Для отслеживания возможной контаминации в чистые боксы, не содержащие мух, на три дня ставились чашки Петри с кормом Н, засеянным каждым из видов дрожжей, используемых в тесте. Контрольный посев этого корма выявил только те дрожжи, которые были засеяны на него изначально, никакая другая микробиота за три дня на них не развивалась, что свидетельствует о герметичности экспериментальных боксов и низкой вероятности контаминации эксперимента дрожжами извне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Взаимосвязь между диетой, ПЖ и динамикой плодовитости

Взаимодействие дрозофил и микробиоты, а также компонентов микробиоты между собой создает сложную систему взаимных влияний. Бактерии внутри мухи могут вытеснять друг друга (Sannino et al., 2018) или подавлять выделением антибиотиков (Lee et al., 2023), что, в свою очередь, может повышать ПЖ хозяина.

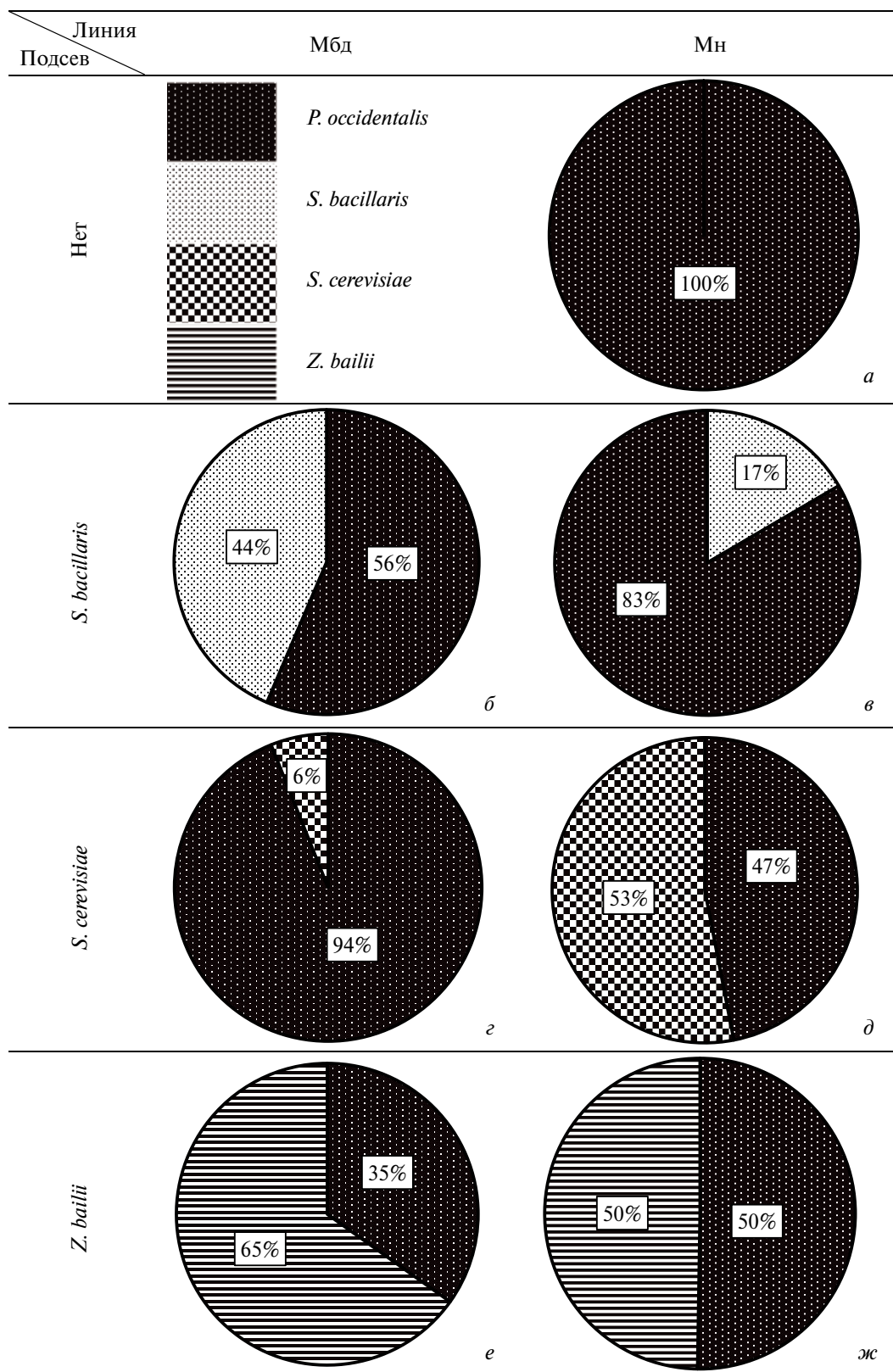


Рис. 6. Структура дрожжевой микробиоты, развившейся на трехдневном корме Н без подсева (а) или на корме Н с подсевом дрожжей *S. bacillaris* (б, в), *S. cerevisiae* (г, д), *Z. bailii* (е, ж) обжитом мухами из линии Мн (а, в, д, ж) и линии Мбд (б, г, е). Вариант теста, где мухи из линии Мбд тестируются на корме без подсева, не изображен, так как микробиота в этом варианте теста не была обнаружена.

Бактериальная компонента микробиоты способствует переносу дрожжей из личинки через метаморфоз во взрослую муху (Guilhot et al., 2021). Взаимодействия между хозяином и микробиотой прослеживаются не только на уровне организмов в целом, но и на уровне отдельных метаболических путей. Микробиота дрозофил может продуцировать витамины, необходимые для развития мух (Sannino et al., 2018). Показано, что тиамин (витамин В1), который важен для развития личинок и их перехода на стадию куколки, дрозофилы получают от симбиотических бактерий. Если в микробиоте мух будут только бактерии, не способные синтезировать тиамин, то личинки будут медленно развиваться, не смогут превратиться в куколку и погибнут. Однако влияние ассоциированной микробиоты на организм хозяина зависит от многих сторонних факторов. Один и тот же вид бактерий может как повышать, так и сокращать ПЖ мух, что показала Анжела Дуглас в своем обзоре влияния *Lactobacillus plantarum* на дрозофил (Douglas, 2018b). Бактерия *L. plantarum* в некоторых работах ведет себя как полезный пробиотик, тогда как в других приводит к нарушению кишечного эпителия и сокращению ПЖ. Такое различие автор объясняет влиянием возраста мух, отличиями в генотипах линий дрозофил, разными штаммами *L. plantarum* и различиями в лабораторном корме. Данный пример показывает, почему результаты исследований, полученных в разных лабораториях, могут быть не полностью сопоставимы.

Еще в 1927 г. Штейнфельд установил, что дрозофилы, пищеварительный тракт которых лишен микробиоты, живут дольше, чем контрольные мухи (цит. по: Gould et al., 2018). В ряде работ показано, что изменения в составе микробиоты (в том числе увеличение доли гамма-протеобактерий с возрастом) вызывают дисбактериоз и дисфункцию кишечного барьера у пожилых мух, приводя к гибели (Clark et al., 2015; Lee et al., 2022). В исследовании Гулда и коллег (Gould et al., 2018) были оценены ПЖ, плодовитость и время развития мух, лишенных кишечной микробиоты, и тех же мух, живущих на корме, засеянном одним из пяти главных компонент их бактериальной кишечной микробиоты или всеми их комбинациями (от двух до пяти компонентов). Выяснилось, что мухи, лишенные бактериальной микробиоты, живут значительно дольше, чем мухи, содержащиеся на корме, засеянном отдельными видами бактерий или любыми их комбинациями. Однако плодовитость (оцениваемая в единицу времени) самок с более низкой ПЖ выше, чем у долгожительниц, причем это

не связано с разной двигательной активностью дрозофил. Данный результат согласуется с идеей об “эволюционном компромиссе” (trade-off) между размножением и долголетием. Гулд и коллеги определили приспособленность как функцию времени развития, ПЖ и плодовитости, определяющую скорость роста численности популяции, и показали, что она одинакова для короткоживущих и долгоживущих мух. Иными словами, в зависимости от состава микробиоты мухи перераспределяют ресурсы между ПЖ и плодовитостью, на практике подтверждая эволюционную гипотезу “одноразовой сомы”. Вальгерс показал, что та же закономерность наблюдается и у диких мух (Walters et al., 2020).

Полученные нами результаты с участием дрожжевой микробиоты во многом схожи по тенденциям с результатами Гулда и коллег. Наибольшую ПЖ имеют мухи Мбд, содержащиеся на корме с нистатином, характеризующиеся обедненной дрожжевой микробиотой и тестируемые на корме без привнесения дрожжей (Мбд на Н). Такие мухи в среднем живут дольше, чем мухи той же линии (Мбд) на корме с подсевами дрожжей, и дольше, чем мухи Мн, сохраняющие свою естественную микробиоту.

Подсев дрожжей на корм в дополнение к естественной дрожжевой микробиоте может как понизить среднюю ПЖ мух, так и оставить ее неизменной. В линии Мн только подсевы “чужеродных” дрожжей *S. bacillaris* и *S. cerevisiae*, не встречающихся в микробиоме мух, живущих на стандартном корме, значимо сокращают среднюю ПЖ (на 6.9 и 8.5 дней соответственно). Подсев дрожжей *Z. bailii* не снизил значимо ПЖ в линии Мн. Дрожжи *Z. bailii* встречаются и даже являются массовыми в некоторых репликах линий мух, содержащихся на стандартном корме Н (Dmitrieva et al., 2019). Несмотря на то, что в используемой в настоящем исследовании линии Мн данный вид дрожжей не обнаружен, он может быть более благоприятен для линии Мн, чем другие виды дрожжей, не встречающиеся у мух, культивируемых на корме Н.

Полученные результаты указывают на то, что дрожжевая микробиота, как подсеянная на корм, так и естественная (находящаяся на поверхности тела и в кишечнике мух Мн), значительно сокращает среднюю ПЖ дрозофил: разница между средней ПЖ Мбд на Н и самой короткоживущей когортой (Мн на S.c) составила 22.3 дня (рис. 3а). У самцов этот эффект проявляется сильнее, чем у самок (рис. 3б, в). Любая дрожжевая микробиота сокращает жизнь самцов примерно на треть, но дополнительная микробиота (подсеянная на корм) снижает ПЖ самцов Мн, только если данный вид

дрожжей не встречается в составе естественной микробиоты мух, живущих в стандартных условиях. Средняя ПЖ самок также снижается в присутствии дрожжевой микробиоты, но эффект не такой сильный, как для самцов. ПЖ самок в самом “худшем случае” (в присутствии своей микробиоты и подсева пекарских дрожжей) сокращается менее чем на 20% по сравнению с самыми долгоживущими самками Мбд, тестируемыми на корме без подсева.

Гулд и коллеги (Gould et al., 2018) в попытках объяснить полученные ими результаты предположили, что наблюдаемое сокращение ПЖ мух при засева корма компонентами бактериальной микробиоты может быть обусловлено прямым вредом, наносимым бактериями хозяину: потребление питательных веществ, выделение токсичных метаболитов, вызывающих у хозяина иммунный ответ (Rolig et al., 2015), или нанесение физического повреждения клеткам хозяина бактериальными системами секреции, как показали Фаст с коллегами (Fast et al., 2018b). Причем на среднюю ПЖ самцов и самок изменения в бактериальной микробиоте оказывают сходное влияние. Однако вряд ли такое объяснение подойдет для нашего случая с дрожжевой микробиотой. Ведь дрожжи являются одним из важнейших источников питания мух на личиночной и имагинальных стадиях жизненного цикла (Cooper, 1960; Begon, 1982; Anagnostou et al., 2010). Также нами показано, что сила влияния дрожжей на среднюю ПЖ для самцов и самок (особенно из линии Мбд) различается.

В эксперименте Чиппиндейла с коллегами (Chippindale et al., 1993) мух не лишали дрожжевой микробиоты, а лишь варьировали объем доступных живых пекарских дрожжей в корме. Эксперимент показал увеличение средней ПЖ мух в линиях, тестируемых на корме, засеянном наименьшим количеством живых дрожжей. По-видимому, в нашем тесте, так же как и в тесте Чиппиндейла, умеренная дрожжевая диета продлевает жизнь мухам обоих полов, например, путем снижения окислительного стресса, через понижение уровня инсулина и/или инсулиноподобного фактора роста (IGF) и подавления сигнального пути TOR и т.д. (Zheng et al., 2005; Partridge et al., 2011; Tatar et al., 2014).

Заметим, что корм Н и без подсева живых дрожжей является очень калорийным, а подсев живых дрожжей еще повышает его калорийность и значимо снижает ПЖ мух (Keebaugh et al., 2019). Мэйр с коллегами (Mair et al., 2005) предложили этому объяснение. Они провели тест, в котором снизили потребление мухами дрожжей и сахара и показали, что у мух, потребляющих меньше дрожжей, ПЖ

увеличилась гораздо сильнее, чем у мух, получающих меньше сахара. Иными словами, не количество калорий, а именно качественный состав пищи влияет на ПЖ (Min, Tatar, 2006). Данный результат уточнил Грандисон с коллегами (Grandison et al., 2009), показав, что дефицит метионина в корме сокращает плодовитость, а соотношение метионина и других незаменимых аминокислот влияет на ПЖ. Жизнь сокращается только в том случае, если дрожофилы получают “стандартное” количество метионина и других незаменимых кислот одновременно (как в стандартном лабораторном корме), все остальные комбинации метионина и аминокислот обеспечивают долгую жизнь. По-видимому, именно с этим фактом связано то, что не во всех тестах с ограниченной диетой удается продлить жизнь модельным организмам (Mattison et al., 2012; Taormina, Mirisola, 2014).

Показано, что присутствие живых дрожжей *S. cerevisiae* в корме влияет на размер и плодовитость дрожофил, значительно увеличивает скорость их развития, но, очевидно, сокращает их жизнь (Lewis, Hamby, 2019; Murgier et al., 2019). Среди механизмов сокращения ПЖ, возможно, стоит рассматривать влияние белков с амилоидными свойствами, входящих в состав клеточной стенки дрожжей *S. cerevisiae*, которые могут быть индукторами развития системных амилоидозов (Рекстина и др., 2016; Калелина и др., 2021). Некоторые из веществ-промоуторов амилоидозов, поступаая с кормом, могут на начальном этапе заметно увеличивать двигательную активность мух, но впоследствии сокращают их активность и ПЖ (Pokrzywa et al., 2017). Что согласуется с наблюдаемыми нами результатами: подсев дрожжей *S. cerevisiae* на корм существенно сокращает ПЖ мух (в особенности самцов) и смещает репродукцию самок на более ранний возраст (особенно в линии Мн) (рис. 3–5).

Нельзя исключать, что на ПЖ может повлиять консистенция корма, ведь корм, засеянный живыми дрожжами, значительно более липкий, чем незасеянный. Такую гипотезу рассматривали Чиппиндейл с коллегами (Chippindale et al., 1993), но не нашли ей статистического подтверждения. В нашем тесте корм, засеянный дрожжами, был липким, но большей смертности от прилипания мух к корму визуально отмечено не было. Именно для исключения подобных недоразумений в бокс ставилась чашка с кормом Н без подсева, чтобы у мух в доступе всегда была пища, даже если корм с дрожжами изначально оказался бы для них неадекватной консистенции.

Белки, источником которых для мух являются дрожжи, — не просто пища, но и “строительный материал” для формирования половых продуктов. Это отчасти может объяснить, почему дрожжевая микробиота сокращает ПЖ самок слабее, чем ПЖ самцов: часть энергии и питательных веществ от потребляемых дрожжей самка тратит на формирование яиц, поэтому та часть пищи, которую самка расходует на другие метаболические процессы, меньше, чем у самцов, не формирующих “дорогостоящие” яйца.

Учет плодовитости самок показал, что дрожжи способствуют, во-первых, более интенсивной откладке яиц на свежий корм, во-вторых, сдвигу репродукции на более ранний возраст и ускоренному репродуктивному старению. Это справедливо как для естественной дрожжевой микробиоты мух (сравнение Мбд на корме Н с Мн на корме Н), так и для вариантов с подсевами дрожжей на корм, причем подсев дрожжей на корм сглаживает различия по плодовитости между линиями с естественной и обедненной дрожжевой микробиотой (рис. 5).

Добавление дрожжевой микробиоты к естественной микробиоте приводит к росту плодовитости или по меньшей мере не снижает ее (как в варианте Мн + S.c, рис. 5). Повышение общей плодовитости выражено у мух в присутствии *S. bacillaris* и *Z. bailii*. Сдвиг репродукции на ранний возраст и ускоренное репродуктивное старение сильнее выражены в присутствии *S. cerevisiae*, чем в присутствии *S. bacillaris* и *Z. bailii* (рис. 5).

Между средней ПЖ самок и средним возрастом самки, откладывающей яйца (СВС), наблюдается

значимая положительная взаимосвязь ($p < 0.03$): у самок, живущих дольше, репродуктивное старение замедлено, репродукция смещена на более поздний возраст и, как правило, увеличен возраст, когда самка еще откладывает яйца, по сравнению с самками, имеющими более низкую ПЖ (рис. 5, 7).

При этом нет четкой обратной зависимости между ПЖ и суммарной плодовитостью (СКП) ($p = 0.274$), это означает, что связь между двумя данными показателями объясняется эволюционным компромиссом не полностью, и есть еще недоучтенные факторы (рис. 7). Одним из таких факторов может быть бактериальный компонент симбиотической микробиоты, оказывающий влияние на мух и дрожжи. Данный вопрос требует дополнительного исследования.

Роль дрозофил в поддержании симбиотического дрожжевого сообщества

Ранее считалось, что кишечная микробиота дрозофил является в основном транзитной, т.е. поступает в кишечник с пищей, а ее развитие в самом кишечнике минимально (Blum et al., 2013). Однако позднее появились работы, свидетельствующие о более сложном и специфичном взаимодействии некоторых бактерий с желудочно-кишечным трактом дрозофил, что способствует формированию стабильной кишечной микробиоты, как минимум бактериальной (Obadia et al., 2017; Pais et al., 2018; Vandehoef et al., 2020). Известно, что дрожжи в сообществе влияют друг на друга (Liu et al., 2015), и мухи влияют на свое симбиотическое дрожжевое сообщество (Starmer et al., 1990; Stamps et al., 2012),

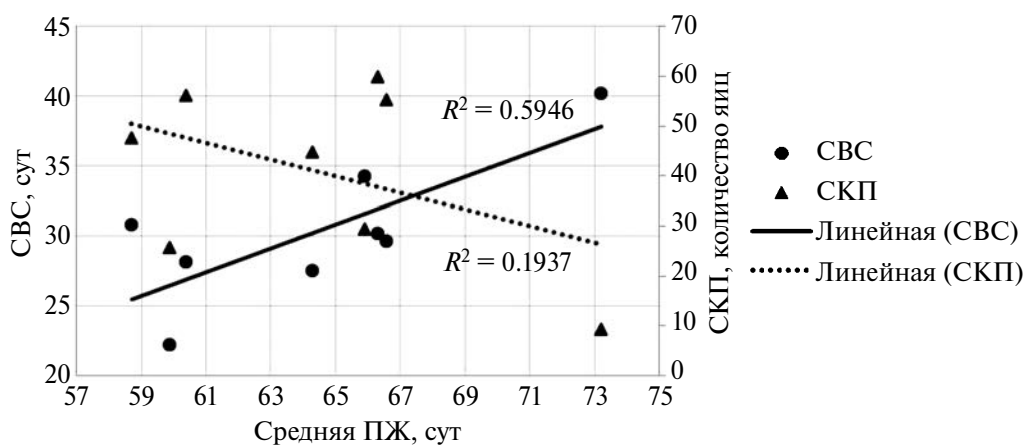


Рис. 7. Взаимосвязь средней ПЖ со средним возрастом самки, откладывающей яйца (СВС), и суммарным коэффициентом плодовитости (СКП).

но механизмы этих взаимодействий изучены довольно слабо.

По-видимому, наши результаты свидетельствуют о том, что между дрозофилами и дрожжами также могут формироваться устойчивые специфические связи. Один из необычных результатов состоит в том, что в вариантах теста, где мухи Мбд жили на корме с подсевом живых дрожжей, обнаружен не только вид дрожжей, внесенный на корм, но и дрожжи *P. occidentalis*, типичные для предковой линии Мн (рис. 6б, г, е). Однако они не обнаружены в посевах гомогенатов мух Мбд перед началом теста (рис. 2б) и не высеваются из бокса, где мухи Мбд тестируются на корме Н без подсева. Повторение данного результата в трех боксах с подсевом различных видов дрожжей, во-первых, исключает возможность контаминации, во-вторых, позволяет с большой вероятностью утверждать, что на поверхности тела и/или в кишечнике мух Мбд (полученных из линии Мн путем содержания на корме с антимикотическим препаратом) могут сохраняться клетки дрожжей *P. occidentalis* в малоактивном состоянии. Жизнь на корме Н, не содержащем жизнеспособных дрожжей, не приводит к активации их роста. Тогда как жизнь на корме Н с подсевом какого-либо вида живых дрожжей приводит к их активации, причем настолько, что за три дня они становятся доминирующими в боксах Мбд + S.b (56%) и Мбд + S.c (94%), а в боксе Мбд + Z.b их доля в дрожжевом сообществе, развивающемся на корме, составляет более трети (около 35%). Подобные взаимоотношения (индукция роста одних видов в присутствии других) часто наблюдаются у прокариот (Epstein, 2013; Harcombe et al., 2018), наличие их у эукариот требует дополнительных исследований. Однако в наших предыдущих экспериментах было показано, что дрожжи *P. occidentalis* являются постоянным компонентом кишечной микробиоты дрозофил разных лабораторных линий (Dmitrieva et al., 2019, 2023), а в литературе постоянно встречаются сведения об обнаружении этого вида дрожжей как непосредственно на дрозофилах и в их экскрементах, так и на плодах или других часто посещаемых дрозофилами субстратах (Hedrick, Burke, 1951; Barker et al., 1984; Morais et al., 1995; Trindade et al., 2002; Starmer et al., 2003; Arroyo-López et al., 2006).

Дрожжевое сообщество, формирующееся за три дня на освоенном мухами корме, может указывать на то, насколько тот или иной вид дрожжей присущ дрозофилам. Так как дрожжи *Z. bailii* встречаются в линиях Мн, то, скорее всего, они коэволюционировали вместе с мухами данной линии и хорошо

приспособлены к жизни в их дрожжевом сообществе (данный вид дрожжей составляет 65% дрожжевого микробиома в варианте теста Мбд + Z.b); вид *S. bacillaris* редко обнаруживается у мух линии Мн, но встречается в нашем эволюционном эксперименте в линии дрозофил, адаптирующихся к корму с повышенным содержанием соли, поэтому его доля в дрожжевом сообществе в боксе Мбд + S.b составляет чуть меньше половины (44%); *S. cerevisiae* крайне редко встречается у дрозофил (Hoang et al., 2015) и не встречается у мух в нашем эволюционном эксперименте, возможно, поэтому данный вид не адаптирован к жизни в мушином дрожжевом сообществе и его доля в варианте теста Мбд + S.c составляет всего 6%. Однако в вариантах теста с мухами Мн доли рассматриваемых видов дрожжей в сложившемся на корме сообществе иные. Скорее всего, это обусловлено влиянием естественного микробиома мух Мн на подсеянные дрожжи. Этот вопрос уходит в плоскость взаимодействия между видами и штаммами дрожжей в зависимости от исходного соотношения их численности и пока остается за рамками данного исследования.

На основе структуры дрожжевых сообществ на рис. 6б, г, е и сопоставления ее со структурой сообществ для линии Мн (рис. 6а, в, д, ж) можно предположить, что наличие дрожжей любого из трех видов достаточно для активации роста дрожжей *P. occidentalis*. Далее, то, в каком соотношении будут представлены дрожжи различных видов на корме, зависит и от изначально засеянного на него вида дрожжей, и от взаимодействия между видами дрожжей, и от самой мухи (с ее исходным микробиомом).

Другая гипотеза, объясняющая появление дрожжей *P. occidentalis* в боксах “линия Мбд + подсев”, связана с взаимодействием дрожжевого и бактериального компонентов микробиоты. Возможно, в линии мух Мбд, содержащихся на антимикотическом препарате нистатине, бактерии при ослаблении конкуренции с дрожжами развиваются активнее и не дают отдельным оставшимся клеткам дрожжей размножаться в варианте теста Мбд на Н без подсева. В присутствии же подсеянных дрожжей, возможно, образуется спирт, часть чувствительных к нему бактерий погибает, и единичные клетки дрожжей, оставшихся на поверхности тела и/или в кишечнике мух Мбд, приобретают возможность расти и размножаться. Так, известно, что многие дрожжи способны сбраживать сахар даже в аэробных условиях (эффект Кребтри), данный процесс хоть и является энергетически менее

выгодным, но сопровождается образованием спирта, повышением температуры и выделением углекислого газа, что может приводить к подавлению бактерий (Thomson et al., 2005; Piškur et al., 2006; Goddard, 2008).

Также стоит принять во внимание, что нистатин является препаратом актиномицетного происхождения и подавляет рост грибов, в том числе дрожжевых. Механизм действия данного препарата основан на разрушении клеточных мембран, тогда как *P. occidentalis* является аскоспоровым видом дрожжей, и, вероятно, его аскоспоры в меньшей степени подвержены воздействию данного антибиотика, чем вегетативные клетки, и в его отсутствии способны дать начало размножению дрожжей, сохранившихся в виде спор.

ВЫВОДЫ

Многokrратно показано, что микробиота, ассоциированная с *D. melanogaster*, влияет на скорость развития личинок, ПЖ имаго, динамику их смертности, плодовитость и т.д. Существует значительное количество исследований, посвященных многоплановому, опосредованному разными факторами влиянию бактериальной микробиоты и отдельных ее компонентов на параметры жизненного цикла дрозофил. В то же время в состав мушиной микробиоты также входят дрожжи — неотъемлемый источник пищи для мух как на личиночной, так и на имагинальных стадиях развития. Влияние дрожжевого компонента на параметры жизненного цикла изучено слабо, еще меньше известен вклад отдельных видов дрожжей в этот процесс. В настоящей работе мы оценили влияние естественной микробиоты мух, а также двух неизученных ранее видов дрожжей, характерных для микробиоты дрозофил, *S. bacillaris* и *Z. bailii*, на ПЖ, динамику смертности и плодовитость контрольных линий мух и мух с обедненной дрожжевой микробиотой.

Известно, что при культивировании мух на стандартном богатом лабораторном корме подавление бактериальной микробиоты повышает среднюю ПЖ и снижает плодовитость. Мы показали, что подавление только дрожжевой микробиоты, как на субстрате, так на поверхности тела и в кишечнике мухи, ведет к росту средней ПЖ и снижению плодовитости. Это согласуется с гипотезой о компромиссе между продолжительностью жизни и плодовитостью, которая лежит в основе теории “одно-разовой сомы”.

Как естественная дрожжевая микробиота (которую муха приобретает сразу после выхода

из куколки путем поедания обжитого корма), так и подсев дрожжей любого вида на корм приводят к значимому сокращению средней ПЖ мух обоих полов. Причем средняя ПЖ самцов сокращается примерно на треть, а самок — примерно на 20%.

Подсев на корм дрожжей, не характерных для мух, содержащихся на стандартном корме (в нашем случае это *S. bacillaris* и *S. cerevisiae*), в дополнение к естественной дрожжевой микробиоте снижает среднюю ПЖ. Причем для самцов этот эффект достигает статистической значимости. Данный результат согласуется с показанным ранее более сильным сокращением ПЖ по мере роста бактериальной нагрузки.

Долгая жизнь и замедленное репродуктивное старение “бездрожжевых” мух не позволяют им достичь той же суммарной плодовитости, что и у мух в присутствии дрожжей. По-видимому, более высокая приспособленность последних объясняет, почему в ходе эволюции дрожжи стали обязательным компонентом ассоциированной с мухами микробиоты.

Подсев дрожжей на корм провоцирует в линии мух с обедненной дрожжевой микробиотой размножение дрожжей *P. occidentalis*, не высеваемых в отсутствие подсева дрожжей на корм, но характерных для предковой линии. Данный неожиданный результат свидетельствует о необходимости более глубокого изучения сложных взаимосвязей макроорганизма и компонентов его микробиоты, в особенности дрожжевой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00227, <https://rscf.ru/project/22-24-00227/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания выполненных авторами исследований с участием людей или использованием теплокровных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дмитриева А.С., Ивницкий С.Б., Марков А.В., 2016. Адаптация *Drosophila melanogaster* к неблагоприятному кормовому субстрату сопровождается расширением трофической ниши // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 4. С. 249–261.

- Ивницкий С.Б., Максимова И.А., Панченко П.Л., Дмитриева А.С., Качалкин А.В. и др., 2018. Роль микробиома в адаптации *Drosophila melanogaster* к кормовому субстрату с повышенной концентрацией NaCl // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 393–403.
- Калебина Т.С., Рекстина В.В., Горковский А.А., Королев А.Г., Ерещенко М.И. и др., 2021. Сочетанное воздействие белка с амилоидными свойствами Vgl2p и других компонентов клеточных стенок дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* на состояние кожных покровов и поведение мышей // Иммунопатология, аллергология, инфектология. № 3. С. 86–97.
<https://www.doi.org/10.14427/jipai.2021.3.86>
- Панченко П.Л., Корнилова М.Б., Перфильева К.С., Марков А.В., 2017. Симбиотическая микробиота вносит вклад в адаптацию *Drosophila melanogaster* к неблагоприятной кормовой среде // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 341–351.
- Рекстина В.В., Горковский А.А., Безсонов Е.Е., Калебина Т.С., 2016. Амилоидные белки поверхности микроорганизмов: структура, свойства и значение для медицины // Вестн. РГМУ. № 1. С. 4–13.
- Anagnostou C., Dorsch M., Rohlf M., 2010. Influence of dietary yeasts on *Drosophila melanogaster* life-history traits // Ent. Exp. et Appl. V. 136. № 1. P. 1–11.
- Anbutsu H., Moriyama M., Nikoh N., Hosokawa T., Futahashi R., et al., 2017. Small genome symbiont underlies cuticle hardness in beetles // PNAS. V. 114. P. 8381–8391.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1712857114>
- Arias-Rojas A., Iatsenko I., 2022. The role of microbiota in *Drosophila melanogaster* aging // Front. Aging. V. 3. Art. 909509.
<https://doi.org/10.3389/fragi.2022.909509>
- Arroyo-López F.N., Durán-Quintana M.C., Ruiz-Barba J.L., Querol A., Garrido-Fernández A., 2006. Use of molecular methods for the identification of yeast associated with table olives // Food Microbiol. V. 23. № 8. P. 791–796.
- Barker J.S.F., East P.D., Phaff H.J., Miranda M., 1984. The ecology of the yeast flora in necrotic *Opuntia* cacti and of associated *Drosophila* in Australia // Microb. Ecol. № 10. P. 379–399.
<https://doi.org/10.1007/BF02015562>
- Begon M., 1982. Yeast and *Drosophila*. The Genetics and Biology of *Drosophila*. L.: Academic Press. P. 345–384.
- Blum J.E., Fischer C.N., Miles J., Handelsman J., 2013. Frequent replenishment sustains the beneficial microbiome of *Drosophila melanogaster* // mBio. V. 4. Art. e00860.
- Bordenstein S.R., Theis K.R., 2015. Host biology in light of the microbiome: Ten principles of holobionts and hologenomes // PLoS Biol. V. 13. № 8. Art. e1002226.
- Brummel T., Ching A., Seroude L., Simon A.F., Benzer S., 2004. *Drosophila* lifespan enhancement by exogenous bacteria // PNAS. V. 101. P. 12974–12979.
- Chandler J.A., Innocent L.V., Martinez D.J., Huang I.L., Yang J.L., et al., 2022. Microbiome-by-ethanol interactions impact *Drosophila melanogaster* fitness, physiology, and behavior // iScience. V. 25. № 4. Art. 104000.
- Chippindale A.K., Leroi A.M., Kim S.B., Rose M.R., 1993. Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life-history evolution. I. Nutrition and the cost of reproduction // J. Evol. Biol. V. 6. P. 171–193.
- Claesson M.J., Cusack S., O'Sullivan O., Greene-Diniz R., Weerd H., de, et al., 2011. Composition, variability, and temporal stability of the intestinal microbiota of the elderly // PNAS. V. 108. P. 4586–4591.
- Clark R.I., Salazar A., Yamada R., Fitz-Gibbon S., Morselli M., et al., 2015. Distinct shifts in microbiota composition during *Drosophila* aging impair intestinal function and drive mortality // Cell Rep. V. 12. № 10. P. 1656–1667.
- Cooper D.M., 1960. Food preferences of larval and adult *Drosophila* // Evolution. V. 14. P. 41–55.
- Currie C.C., Poulsen M., Mendenhall J., Boomsma J., Billen J., 2006. Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants // Science. V. 311. P. 81–83.
- Dmitrieva A.S., Ivnitky S.B., Maksimova I.A., Panchenko P.L., Kachalkin A.V., Markov A.V., 2019. Symbiotic yeasts affect adaptation of *Drosophila melanogaster* to food substrate with high NaCl concentration // PLoS One. V. 14. № 11. Art. e0224811.
- Dmitrieva A.S., Maksimova I.A., Kachalkin A.V., Markov A.V., 2021. Age-related changes in the yeast component of the *Drosophila melanogaster* microbiome // Microbiology. V. 90. № 2. P. 229–236.
<https://doi.org/10.1134/S0026261721020028>
- Dmitrieva A.S., Yakovleva E.Y., Maksimova I.A., Belov A.A., Markov A.V., 2023. Changes in the symbiotic yeast of *Drosophila melanogaster* during adaptation to substrates with an increased NaCl content // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. V. 13. № 1. P. 1–8.
<https://doi.org/10.1134/S2079086423010036>
- Douglas A.E., 2018a. The *Drosophila* model for microbiome research // Lab Animal. V. 47. № 6. P. 157–164.
- Douglas A.E., 2018b. Contradictory results in microbiome science exemplified by recent *Drosophila* research // mBio. V. 9. № 5. Art. e01758–18.
<https://doi.org/10.1128/mbio.01758-18>
- Epstein S.S., 2013. The phenomenon of microbial uncultivability // Curr. Opin. Microbiol. V. 16. № 5. P. 636–642.
<https://doi.org/10.1016/j.mib.2013.08.003>
- Erkosar B., Storelli G., Defaye A., Leulier F., 2013. Host-intestinal microbiota mutualism: “learning on the fly” // Cell Host Microbe. V. 13. P. 8–14.
- Fast D., Duggal A., Foley E., 2018a. Monoassociation with *Lactobacillus plantarum* disrupts intestinal homeostasis in adult *Drosophila melanogaster* // mBio. V. 9. № 4. Art. e01114–18.
- Fast D., Kostiuk B., Foley E., Pukatzki S., 2018b. Commensal pathogen competition impacts host viability // PNAS. V. 115. P. 7099–7104.
- Francis A., 2008. Business Mathematics and Statistics. 6th ed. L.: Cengage learning EMEA. 666 p.

- Goddard M.R., 2008. Quantifying the complexities of *Saccharomyces cerevisiae*'s ecosystem engineering via fermentation // Ecology. V. 89. P. 2077–2082. <https://doi.org/10.1890/07-2060.1>
- Gould A.L., Zhang V., Lamberti L., Jones E.W., Obadia B., et al., 2018. Microbiome interactions shape host fitness // PNAS. V. 115. № 51. P. E11951–E11960.
- Grandison R., Piper M., Partridge L., 2009. Amino-acid imbalance explains extension of lifespan by dietary restriction in *Drosophila* // Nature. V. 462. P. 1061–1064. <https://doi.org/10.1038/nature08619>
- Guilhot R., Rombaut A., Xuéreb A., Howell K., Fellous S., 2021. Influence of bacteria on the maintenance of a yeast during *Drosophila melanogaster* metamorphosis // Anim. Microbiome. V. 68. № 3. P. 1–8. <https://doi.org/10.1186/s42523-021-00133-0>
- Harcombe W.R., Chacón J.M., Adamowicz E.M., Chubiz L.M., Marx C.J., 2018. Evolution of bidirectional costly mutualism from byproduct consumption // PNAS. V. 115. № 47. P. 12000–12004. <https://doi.org/10.1073/pnas.1810949115>
- Hedrick L.R., Burke G.C., 1951. Two new yeasts from Hawaiian fruit flies // Mycopathol. Mycol. Appl. V. 6. P. 92–95. <https://doi.org/10.1007/BF02279182>
- Hoang D., Kopp A., Chandler J.A., 2015. Interactions between *Drosophila* and its natural yeast symbionts – Is *Saccharomyces cerevisiae* a good model for studying the fly-yeast relationship? // Peer J. V. 3. Art. e1116.
- Keebaugh E.S., Yamada R., Ja W.W., 2019. The nutritional environment influences the impact of microbes on *Drosophila melanogaster* life span // mBio. V. 10. № 4. Art. e00885. <https://doi.org/10.1128/mbio.00885-19>
- Keuls M., 1952. The use of the “Studentized range” in connection with an analysis of variance // Euphytica. V. 1. P. 112–122.
- Klepsatel P., Procházka E., Gáliková M., 2018. Crowding of *Drosophila* larvae affects lifespan and other life-history traits via reduced availability of dietary yeast // Exp. Gerontol. V. 110. P. 298–308.
- Kosakamoto H., Yamauchi T., Akuzawa-Tokita Y., Nishimura K., Soga T., et al., 2020. Local necrotic cells trigger systemic immune activation via gut microbiome dysbiosis in *Drosophila* // Cell Rep. V. 32. № 3. Art. 107938.
- Lee H.Y., Lee S.H., Min K.J., 2022. The increased abundance of commensal microbes decreases *Drosophila melanogaster* lifespan through an age-related intestinal barrier dysfunction // Insects. V. 13. № 2. Art. 219. <https://doi.org/10.3390/insects13020219>
- Lee H.Y., Lee S.H., Lee J.H., Lee W.J., Min K.J., 2019. The role of commensal microbes in the lifespan of *Drosophila melanogaster* // Aging. V. 11. № 13. P. 4611–4640. <https://doi.org/10.18632/aging.102073>
- Lee H.Y., Lee J.H., Kim S.H., Jo S.Y., Min K.J., 2023. Probiotic *Limosilactobacillus reuteri* (*Lactobacillus reuteri*) extends the lifespan of *Drosophila melanogaster* through insulin/IGF-1 signaling // Aging Dis. V. 14. № 4. P. 1407–1424. <https://doi.org/10.14336/AD.2023.0122>
- Lefwich P.T., Hutchings M.I., Chapman T., 2018. Diet, gut microbes and host mate choice: Understanding the significance of microbiome effects on host mate choice requires a case by case evaluation // Bioessays. V. 40. № 12. Art. 1800053.
- Lewis M.T., Hamby K.A., 2019. Differential impacts of yeasts on feeding behavior and development in larval *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) // Sci. Rep. V. 9. Art. 13370. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48863-1>
- Li Y., Xu S., Wang L., Shi H., Wang H., et al., 2023. Gut microbial genetic variation modulates host lifespan, sleep, and motor performance // ISME J. V. 17. № 10. P. 1733–1740. <https://doi.org/10.1038/s41396-023-01478-x>
- Liu G.-L., Chi Z., Wang G.-Y., Wang Z.-P., Li Y., Chi Z.-M., 2015. Yeast killer toxins, molecular mechanisms of their action and their applications // Crit. Rev. Biotechnol. V. 35. № 2. P. 222–234.
- Mair W., Piper M.D.W., Partridge L., 2005. Calories do not explain extension of life span by dietary restriction in *Drosophila* // PLOS Biol. V. 3. № 7. P. 1305–1311.
- Margulis L., Fester R., 1991. Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis. Cambridge: MIT Press. 454 p.
- Markov A.V., Ivniitsky S.B., Kornilova M.B., Naimark E.B., Shirokova N.G., Perfliieva K.S., 2016. Maternal effect obscures adaptation to adverse environments and hinders divergence in *Drosophila melanogaster* // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. V. 6. 429–435. <https://doi.org/10.1134/S2079086416050054>
- Markov A.V., Lazebny O.E., Goryacheva I.I., Antipin M.I., Kulikov A.M., 2009. Symbiotic bacteria affect mating choice in *Drosophila melanogaster* // Anim. Behav. V. 77. P. 1011–1017.
- Matthews M.K., Malcolm J., Chaston J.M., 2021. Microbiota influences fitness and timing of reproduction in the fruit fly *Drosophila melanogaster* // Microbiol. Spectr. V. 9. № 2. Art. e0003421. <https://doi.org/10.1128/Spectrum.00034-21>
- Matthews M.K., Wilcox H., Hughes R., Veloz M., Hammer A., et al., 2020. Genetic influences of the microbiota on the life span of *Drosophila melanogaster* // Appl. Environ. Microbiol. V. 86. № 10. Art. e00305-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.00305-20>
- Mattison J.A., Roth G.S., Beasley M.T., Tilmont E.M., Handy A.M., et al., 2012. Impact of caloric restriction on health and survival in rhesus monkeys from the NIA study // Nature. V. 489. № 7415. P. 318–321.
- Maynard C., Weinkove D., 2018. The Gut Microbiota and Ageing. Biochemistry and Cell Biology of Ageing: Part I. Biomedical Science. N.Y.: Springer. P. 351–371. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2835-0_12
- McFall-Ngai M.J., 2002. Unseen forces: the influence of bacteria on animal development // Develop. Biol. V. 242. P. 1–14.

- Min K.J., Tatar M., 2006. *Drosophila* diet restriction in practice: Do flies consume fewer nutrients? // Mech. Ageing Dev. V. 127. № 1. P. 93–96.
- Morais P.B., Martins M.B., Klaczko L.B., Mendonca-Hagler L.C., Hagler A.N., 1995. Microbiology yeast succession in the Amazon fruit *Parahancornia amapa* as resource partitioning among *Drosophila* spp. // Appl. Environ. Microbiol. V. 61. № 12. P. 4251–4257.
- Mousseau T.A., Uller T., Wapstra E., Badyaev A.V., 2009. Evolution of maternal effects: past and present // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. V. 364. P. 1035–1038.
- Murgier J., Everaerts C., Farine J.P., Ferveur J.F., 2019. Live yeast in juvenile diet induces species-specific effects on *Drosophila* adult behaviour and fitness // Sci. Rep. V. 9. Art. 8873. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45140-z>
- Obadia B., Güvener Z.T., Zhang V., Ceja-Navarro J.A., Brodie E.L., et al., 2017. Probabilistic invasion underlies natural gut microbiome stability // Curr. Biol. V. 27. P. 1999–2006.
- Onuma T., Yamauchi T., Kosakamoto H., Kadoguchi H., Kurai-shi T., et al., 2023. Recognition of commensal bacterial peptidoglycans defines *Drosophila* gut homeostasis and lifespan // PLoS Genet. V. 19. № 4. Art. e1010709.
- Pais I.S., Valente R.S., Sporniak M., Teixeira L., 2018. *Drosophila melanogaster* establishes a species-specific mutualistic interaction with stable gut-colonizing bacteria // PLoS Biol. V. 16. Art. e2005710.
- Partridge L., Alic N., Bjedov I., Piper M.D.W., 2011. Ageing in *Drosophila*: The role of the insulin/Igf and TOR signalling network // Exp. Gerontol. V. 46. P. 376–381.
- Piškur J., Rozpędowska E., Polakova S., Merico A., Compagno C., 2006. How did *Saccharomyces* evolve to become a good brewer? // Trends Genet. V. 22. № 4. P. 183–186. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.02.002>
- Pokrzywa M., Pawełek K., Kucia W.E., Sarbak S., Chorell E., et al., 2017. Effects of small-molecule amyloid modulators on a *Drosophila* model of Parkinson's disease // PLoS One. V. 12. № 9. Art. e0184117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184117>
- Ren C., Webster P., Finkel S., Tower J., 2007. Increased internal and external bacterial load during *Drosophila* aging without lifespan trade-off // Cell Metab. V. 6. P. 144–152.
- Ridley E., Wong A., Westmiller S., Douglas A., 2012. Impact of the resident microbiota on the nutritional phenotype of *Drosophila melanogaster* // PLoS One. V. 7. Art. e36765.
- Rolig A.S., Parthasarathy R., Burns A.R., Bohannan B.J.M., Guillemin K., 2015. Individual members of the microbiota disproportionately modulate host innate immune responses // Cell Host Microbe. V. 18. P. 613–620.
- Rosenberg E., Koren O., Reshef L., Efrony R., Zilber-Rosenberg I., 2007. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution // Nat. Rev. Microbiol. V. 5. № 5. P. 355–362.
- Rosenberg E., Sharon G., Zilber-Rosenberg I., 2009. The hologenome theory of evolution contains Lamarckian aspects within a Darwinian framework // Environ. Microbiol. V. 11. № 12. P. 2959–2962.
- Ryu J.H., Ha E.M., Lee W.J., 2010. Innate immunity and gut-microbe mutualism in *Drosophila* // Dev. Comp. Immunol. V. 34. № 4. P. 369–376.
- Sannino D.R., Dobson A.J., Edwards K., Angert E.R., Buchon N., 2018. The *Drosophila melanogaster* gut microbiota provisions thiamine to its host // mBio. V. 9. № 2. e00155–18.
- Schretter C.E., Vielmetter J., Bartos I., Marka Z., Marka S., et al., 2018. A gut microbial factor modulates locomotor behaviour in *Drosophila* // Nature. V. 563. P. 402–406.
- Sharon G., Segal D., Ringo J.M., Hefetz A., Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., 2010. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* // PNAS. V. 107. P. 20051–20056.
- Shukla A.K., Johnson K., Giniger E., 2021. Common features of aging fail to occur in *Drosophila* raised without a bacterial microbiome // iScience. V. 24. № 7. P. 1–22.
- Simon J.C., Marchesi J.R., Mouguel C., Selosse M.A., 2019. Host-microbiota interactions: From holobiont theory to analysis // Microbiome. V. 7. № 1. P. 1–5.
- Smith P., Willemsen D., Popkes M., Metge F., Gandiwa E., et al., 2017. Regulation of life span by the gut microbiota in the short-lived African turquoise killifish // eLife. V. 6. Art. e27014.
- Stamps J.A., Yang L.H., Morales V.M., Boundy-Mills K.L., 2012. *Drosophila* regulate yeast density and increase yeast community similarity in a natural substrate // PLoS One. V. 7. № 7. Art. e42238.
- Starmer W.T., 1981. A comparison of *Drosophila* habitats according to the physiological attributes of the associated yeast communities // Evolution. V. 35. № 1. P. 38–52.
- Starmer W.T., Barker J.S.F., Phaff H.J., Fogleman J.C., 1986. Adaptations of *Drosophila* and yeasts: their interactions with the volatile 2-propanol in the cactus–microorganism–*Drosophila* model system // Aust. J. Biol. Sci. V. 39. № 1. P. 69–78.
- Starmer W.T., Lachance M.A., Phaff H.J., Heed W.B., 1990. The biogeography of yeasts associated with decaying cactus tissue in North America, the Caribbean and northern Venezuela // Evol. Biol. V. 24. P. 253–296.
- Starmer W.T., Schmedicke R.A., Lachance M.A., 2003. The origin of the cactus-yeast community // FEMS Yeast Res. V. 3. № 4. P. 441–448.
- Storelli G., Defaye A., Erkosar B., Hols P., Royet J., Leulier F., 2011. *Lactobacillus plantarum* promotes *Drosophila* systemic growth by modulating hormonal signals through TOR-dependent nutrient sensing // Cell Metab. V. 14. P. 403–414.
- Taormina G., Mirisola M.G., 2014. Calorie restriction in mammals and simple model organisms // BioMed Res. Int. V. 2014. Art. 308690.
- Tatar M., Post S., Yu K., 2014. Nutrient control of *Drosophila* longevity // Trends Endocrinol. Metab. V. 25. № 10. P. 509–517.

- Thomson J.M., Gaucher E.A., Burgan M.F., De Kee D.W., Li T., et al., 2005. Resurrecting ancestral alcohol dehydrogenases from yeast // *Nat. Genet.* V. 37. P. 630–635. <https://doi.org/10.1038/ng1553>
- Trindade R.C., Resende M.A., Silva C.M., Rosa C.A., 2002. Yeasts associated with fresh and frozen pulps of Brazilian tropical fruits // *Syst. Appl. Microbiol.* V. 25. № 2. P. 294–300.
- Tukey J., 1949. Comparing individual means in the analysis of variance // *Biometrics.* V. 5. P. 99–114.
- Vandehoef C., Molaei M., Karpac J., 2020. Dietary adaptation of microbiota in *Drosophila* requires NF- κ B-dependent control of the translational regulator 4E-BP // *Cell Rep.* V. 31. № 10. Art. 107736.
- Walters A.W., Matthews M.K., Hughes R.C., Malcolm J., Rudman S., et al., 2020. The microbiota influences the *Drosophila melanogaster* life history strategy // *Mol. Ecol.* V. 29. № 3. P. 639–953.
- Yakovleva E.U., Merzlikin D.S., Zavialov A.E., Maslov A.A., Mironova E.A., Markov A.V., 2023. Both genes and microbiome modulate the effect of selection for longevity in *Drosophila melanogaster* // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* V. 13. № 3. P. 258–274. <https://doi.org/10.1134/S2079086423030106>
- Yakovleva E.U., Naimark E.B., Markov A.V., 2016. Adaptation of *Drosophila melanogaster* to unfavorable growth medium affects lifespan and age-related fecundity // *Biochemistry.* V. 81. № 12. P. 1445–1460. <https://doi.org/10.1134/S0006297916120063>
- Yamada R., Deshpande S.A., Bruce K.D., Mak E.M., Ja W.W., 2015. Microbes promote amino acid harvest to rescue undernutrition in *Drosophila* // *Cell. Rep.* V. 10. P. 865–872. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.01.018>
- Yamashita K., Oi A., Kosakamoto H., Yamauchi T., Kadoguchi H., et al., 2021. Activation of innate immunity during development induces unresolved dysbiotic inflammatory gut and shortens lifespan // *Dis. Models Mech.* V. 14. № 9. Art. dmm049103.
- Yamauchi T., Oi A., Kosakamoto H., Akuzawa-Tokita Y., Murakami T., et al., 2020. Gut bacterial species distinctively impact host purine metabolites during aging in *Drosophila* // *iScience.* V. 23. № 9. P. 1–28.
- Zhang F., Wang L., Jin J., Pang Y., Shi H., et al., 2023. Insights into the genetic influences of the microbiota on the life span of a host // *Front. Microbiol.* V. 14. Art. 1138979. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1138979>
- Zheng J., Mutcherson R., Helfand S.L., 2005. Calorie restriction delays lipid oxidative damage in *Drosophila melanogaster* // *Aging Cell.* V. 4. № 4. P. 209–216.
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // *FEMS Microbiol. Rev.* V. 32. № 5. P. 723–735.

Different species of yeast alter lifespan and fecundity of *Drosophila melanogaster*

E. Yu. Yakovleva^{a, *}, I. A. Maximova^b, D. S. Merzlikin^a, A. V. Kachalkin^{b, c}, A. V. Markov^d

^aLomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Biological Evolution
Leninskie gory, 1, Moscow, 119991 Russia

^bLomonosov Moscow State University, Soil Science Faculty, Department of Soil Biology
Leninskie gory, 1, Moscow, 119991 Russia

^cSkryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Pushchino Biological Research Center
Prospect Nauki, 5, Moscow Region, Pushchino, 142290 Russia

^dBorisyak Paleontological Institute RAS
Profsoyuznaya, 123, Moscow, 117997 Russia

*E-mail: e.u.yakovleva@gmail.com

Many studies have shown that associated microbiota influences the life history traits of *Drosophila melanogaster*. The increase in bacterial load reduces lifespan but may increase fecundity. Paradoxically, the influence of yeast microbiota, a key food source for fruit flies, on life history traits is much less studied. In this work, we assessed the influence of natural yeast microbiota, as well as individual yeast species, on lifespan, age-related dynamics of fecundity, and mortality in the control fly line and the fly line with depleted yeast microbiota. We used *Starmerella bacillaris*, *Zygosaccharomyces bailii*, and *Saccharomyces cerevisiae* as individual yeast species for testing. We have shown that the decrease in the amount of symbiotic yeast on the medium, on the surface of the body, or in the fly intestine leads to an increase in lifespan and a decrease in fecundity for flies reared on standard medium. It is consistent with the “disposable soma” hypothesis. At the same time, an increase in lifespan does not compensate for the decrease in fecundity; therefore, the decrease in the number of yeasts leads to a decrease in fly fitness. Inoculation of *S. cerevisiae* on the medium shifts the reproduction of the control flies to an earlier age, while two other yeast species increase fertility significantly. Inoculation of *S. bacillaris* and *S. cerevisiae* (not typical for the microbiota of tested fly lines) on the medium reduces lifespan more than yeast *Z. bailii*, which is typical for the microbiota of the control line. Yeast microbiota reduces the lifespan of the *Drosophila* males more than the females. The results indicate deep coevolutionary relationships between the components of the yeast microbiota and the host organism, requiring further studies within the hologenome theory of evolution.

УДК 574.34:512.643.8

МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ: АЛЬПИЙСКИЕ МАЛОЛЕТНИКИ НА ГРАНИ СТАБИЛЬНОСТИ

© 2024 г. Д. О. Логофет^{1,*}, Л. Л. Голубятников¹, Е. С. Казанцева¹, И. Н. Белова¹,
Н. Г. Уланова^{2,**}, Т. В. Полошева^{1,2}, Д. К. Текеев³

¹Институт физики атмосферы им. А. М. Обухова РАН, лаборатория математической экологии
Пыжневский пер., 3, Москва, 119017 Россия

²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра экологии и географии растений
Ленинские горы, Москва, 119234 Россия

³ФГБУ «Тебердинский национальный парк»
Бадукский пер., 1, Теберда, Карачаево-Черкесская Республика, 369210 Россия

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

Поступила в редакцию 15.11.2023 г.

После доработки 01.12.2023 г.

Принята к печати 05.12.2023 г.

Стадийную структуру ценопопуляций проломника *Androsace alba* и незабудочника кавказского *Eritrichium caucasicum* наблюдали на постоянных площадках в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа ежегодно в течение 14 лет (2009–2022 гг.), накапливая данные типа “идентифицированные особи” согласно известным шкалам онтогенеза. Данные позволяют калибровать соответствующие матричные модели динамики популяций, из которых можно получить различные количественные характеристики объекта мониторинга – в частности, оценить меру жизнеспособности. Известный подход к прогнозу жизнеспособности локальной популяции состоит в оценке ее стохастической скорости роста (λ_s) при определенном сценарии случайных смен состояний среды из тех, что наблюдались за период мониторинга. Однако в литературе предлагались лишь искусственные модели случайности, участвующие в расчетах λ_s . Наша более реалистичная модель случайности (РМС) связана с вариациями погодных и микроклиматических условий местообитания, и она восстанавливается по достаточно длинному (60 лет) временному ряду погодного показателя, который оказался видоспецифичным у модельных малолетников. Использование РМС в расчетах λ_s методом Монте-Карло обеспечивает более надежные и точные оценки стохастических скоростей роста популяций, чем оценки по известной методике с искусственной моделью случайности. Полученные оценки λ_s сравниваются между двумя видами, а также у каждого из них по данным мониторинга разной длительности. Сравнение позволяет сделать вывод, вынесенный в заголовок статьи.

DOI: 10.31857/S0044459624030022, EDN: vdkldt

Когда рассматривается вопрос об оценке жизнеспособности ценопопуляции растений по данным многолетнего мониторинга ее структуры, традиционный для отечественной школы ботаники подход через определение различных морфологических индексов (критику и ссылки см. в работе Логофет и др., 2019) уступает место новой парадигме популяционного исследования – построению и анализу матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой (Логофет,

Уланова, 2021). В этой парадигме 14 лет мониторинга стадийной структуры ценопопуляции обеспечивают данные для калибровки 13 проекционных матриц популяции (ПМП) – главного инструмента дальнейшего анализа модели (Логофет, Уланова, 2021), причем каждая пара последовательных лет дает свою годовичную ПМП.

Среди многих, связанных с матричными моделями концепций, понятие стохастической скорости роста популяции (Cohen, 1979; Tuljapurkar, 1986,

1990; Caswell, 2001; Sanz, 2019) отличается и привлекательным термином, и элегантностью формализма. Суть понятия состоит в том, что “популяция развивается в случайно изменяющейся среде, и каждая годичная ПМП считается опосредованным выражением того комплекса условий среды, под действием которого определен набор демографических параметров — элементов этой матрицы — сформировался к моменту очередного наблюдения” (Логофет, Уланова, 2021, с. 251). Тогда “случайная среда”, изменяющаяся в долгой череде лет, эквивалентна смене матриц в столь же длинной последовательности, а случайность процесса реализуется случайным выбором матрицы из доступного набора годичных ПМП на каждом шаге этой последовательности (Логофет и др., 2019; подробнее см. в Разделе 2.4.2).

В настоящей работе стохастическая скорость роста ценопопуляций малолетних травянистых видов *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* в альпийском местообитании оценивается по данным 14-летнего мониторинга их стадийной структуры согласно известным шкалам онтогенеза. После описания объекта исследования и характера данных в Разделе 1, мы предлагаем краткий экскурс в формализм матричных моделей (Раздел 2) и излагаем концепцию стохастической скорости роста на примере изучаемых видов с учетом видовых особенностей калибровки соответствующих годичных ПМП. В Разделе 3 представляем наш оригинальный метод построения модели случайности, которая связана с вариациями условий конкретного местообитания (альпийской пустоши) и используется нами в оценке стохастической скорости роста. Раздел 4 посвящен изложению полученных результатов, которые комментируются там же и обсуждаются в Разделе 5.

1. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕР ДАННЫХ

1.1. Проломник *Androsace albana* Stev.

A. albana — травянистый двулетний розеточный стержнекорневой монокарпик (Шишкин, Бобров, 1952; Шхагапсоев, 1999). Вид включен в “Красную книгу Краснодарского края” (2007) и “Красную книгу Республики Адыгея” (2012). Этот светолюбивый вид произрастает на альпийских лугах, осыпях и каменистых местах, трещинах известняковых скал и валунов в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах на высотах

1800–3600 м (Шишкин, Бобров, 1952; Гроссгейм, 1967; Shetekauri, 1998; Зернов, 2006, 2015).

1.2. Незабудочник кавказский *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh.

E. caucasicum — травянистый дву- или малолетний полурозеточный поликарпик (Попов, 1953; Зернов, 2006, 2015; Ахметжанова и др., 2009). Этот светолюбивый вид произрастает на лугах и скалах в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах на высоте 2000–3000 м (Попов, 1953; Гроссгейм, 1967; Цепкова, 1987; Зернов, 2006). Очень медленно восстанавливается после нарушений, так как его семенная продукция невысока, а вегетативное размножение отсутствует (Батчаева, 2005).

1.3. Данные многолетнего мониторинга

Исследования проводятся в Карачаево-Черкесской Республике, на территории Тебердинского национального парка, на горе Малая Хатипара (высота над уровнем моря 2800 м). Сбор данных по картированию маркированных особей, или *мониторинг*, осуществляли ежегодно в течение 14 лет (2009–2022 гг.) в августе, отмечая обновленные онтогенетические стадии зарекартированных ранее особей и пополнение популяций молодыми растениями согласно известным шкалам онтогенеза (рис. 1, 2; Казанцева, 2016; Логофет и др., 2016, 2017).

Отмеченные стадии онтогенеза монокарпического *A. albana* и поликарпического *E. caucasicum* имеют определенные морфологические признаки как в надземной, так и подземной части, и 14 лет мониторинга структуры ценопопуляций соответствующим образом дополнили истории их изменений (табл. 1).

Всего за 14 лет наблюдений с 2009 по 2022 г. на постоянных площадках для *A. albana* было отмечено 1362 особи, а для *E. caucasicum* — 1378 особей.

В данных мониторинга прослеживается развитие каждого растения обоих видов по стадиям онтогенеза, однако у *E. caucasicum* определению не поддается то, в какой стадии (**g** или **gt**) находилось родительское растение каждой особи пополнения. Это обстоятельство уточняет характер данных мониторинга как “идентифицированные особи с неопределенными родителями” (Логофет, 2010, с. 30), в результате чего возникает понятие “репродуктивная неопределенность” (Логофет и др., 2016, с. 111), формализация которого представлена в следующем разделе.

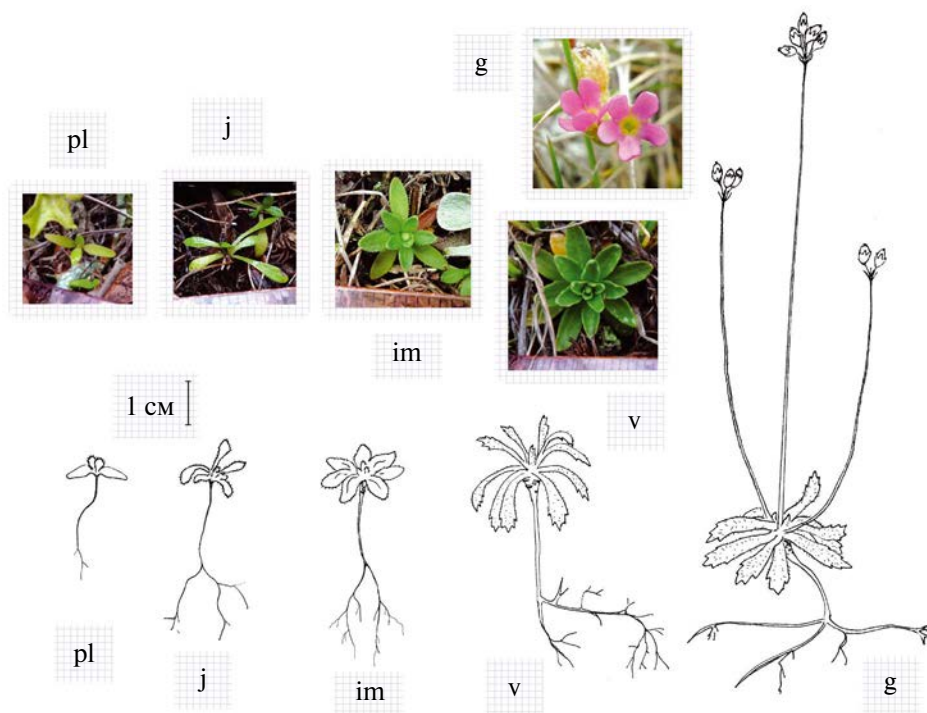


Рис. 1. Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Androsace albana*: **pl** – проростки, **j** – ювенильные растения, **im** – имматурные, **v** – взрослые вегетативные, **g** – генеративные (Логофет et al., 2023).

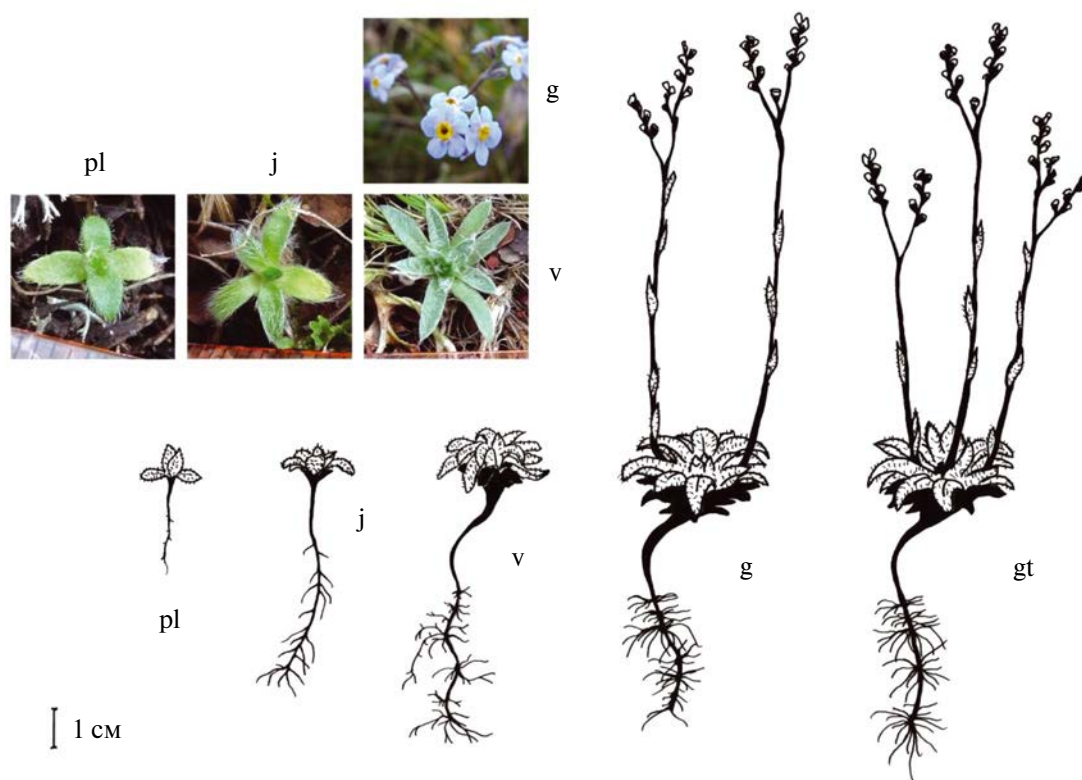


Рис. 2. Шкала онтогенеза альпийского малолетника *Eritrichium caucasicum*: **pl** – проростки, **j** – молодые особи, **v** – взрослые вегетативные растения, **g** – генеративные, **gt** – генеративные на стадии последнего цветения (Логофет и др., 2023).

Таблица 1. Структура ценопопуляций по годам согласно данным учетов 2009–2022 гг. (продолжение табл. 1 из Логофет и др., 2023; Logofet et al., 2023)

Стадия	Численность стадийных групп <i>A. albana</i> в год наблюдения													
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
pl	37	320	19	49	19	16	4	10	3	12	13	3	8	29
j	110	48	45	86	137	98	19	29	8	23	38	3	10	45
im	99	55	43	87	95	34	10	13	12	13	2	4	6	5
v	35	26	57	58	73	50	20	22	28	23	23	19	15	19
g	13	1	1	4	6	3	4	2	1	2	1	2	5	1
Стадия	Численность стадийных групп <i>E. caucasicum</i> в год наблюдения													
j	149	31	150	211	119	99	49	73	13	49	72	7	19	65
va	80	136	129	181	296	166	128	103	75	66	42	45	28	59
g	10	9	10	9	6	11	17	1	5	3	1	13	15	3
gt	4	1	3	7	1	4	8	1	1	1	1	2	3	1

2. МАТРИЧНЫЕ МОДЕЛИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

2.1. Граф жизненного цикла *A. albana*

Граф жизненного цикла (ГЖЦ) особей вида как основа матричной модели определяется шкалой онтогенеза (рис. 1) и способом ежегодного мониторинга ценопопуляции (рис. 3; Логофет, Уланова, 2021). ГЖЦ – это сжатое графическое представление наших знаний о том, как особи развиваются от рождения до смерти и когда производят потомство; он согласован со шкалой онтогенеза и строго соответствует структуре рассматриваемой популяции: его вершины (или узлы) соответствуют компонентам вектора структуры, а направленные ребра (или дуги) показывают переходы, которые особи совершают (или могли бы совершить) между структурными

группами за фиксированный промежуток времени Δt , называемый *временным шагом*.

2.2. Граф жизненного цикла *E. caucasicum*

На рис. 4 показан ГЖЦ *E. caucasicum*, который согласован со стадийной структурой ценопопуляции, ежегодно наблюдаемой в поле.

Стадию проростка и ювенильную растение проходит за один сезон, и потому их объединили в одну стадию **j**. Направленные в нее дуги ГЖЦ следует понимать как *виртуальное* пополнение. Параметры семенного размножения весьма неопределенны в полевых условиях, и потому стадия семени сознательно исключена из модельного жизненного цикла. Возможность и корректность такого исключения при калибровке модели по данным типа “идентифицированные особи” ранее постулировалась (Логофет и др., 2016, Приложение А), а позднее была доказана математически (Logofet et al., 2020b) на основе результатов

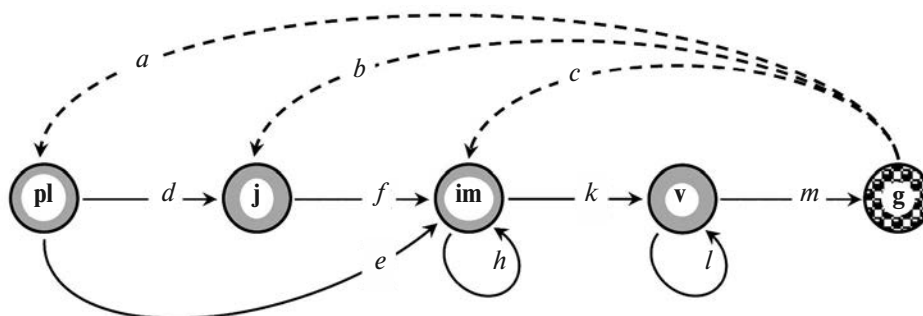


Рис. 3. Граф жизненного цикла проломника *A. albana*: обозначения стадий, как на рис. 1; штриховые стрелки – пополнение популяции, обнаруженное в соответствующих стадиях (Logofet et al., 2023).

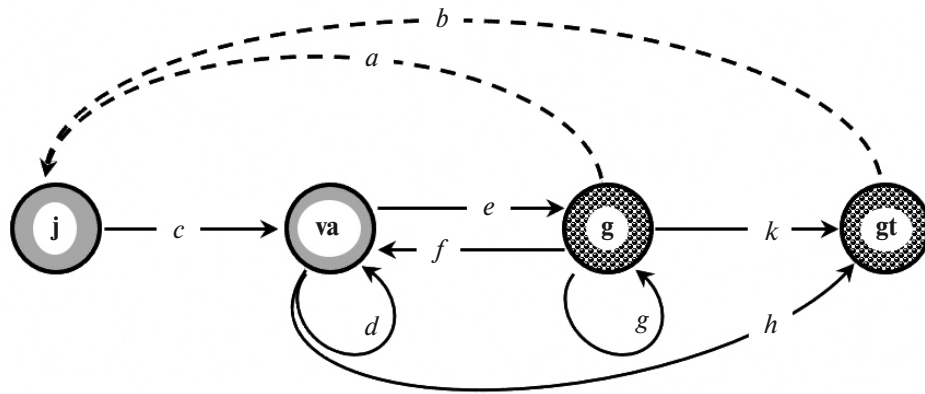


Рис. 4. Граф жизненного цикла проломника *E. caucasicum*: **j** – молодые особи (проростки и ювенильные растения); **va** – виргинильные и взрослые растения в вегетативном состоянии; **g** – генеративные; **gt** – терминально-генеративные; штриховые стрелки – ежегодное пополнение популяции (Логофет и др., 2023).

решения новых математических задач, замотивированных в практике модельных исследований (подробнее обсуждается в Разделе 5).

По общей направленности развития особи ГЖЦ воспроизводит шкалу онтогенеза, однако наличие в жизненном цикле нетривиальных задержек \circlearrowleft в стадиях **va** и **g**, возврата **va** \leftarrow **g**, а также ускоренного перехода **va** \cup **gt** есть проявление *поливариантности* онтогенеза (Жукова, 1983, 1986; Жукова, Комаров, 1990) *E. caucasicum* в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа (Логофет и др., 2016). Смысл параметров a, b, \dots, k, l, m , приписанных дугам ГЖЦ, разъясняется в следующем разделе.

2.3. Основные модельные уравнения

Заданные ГЖЦ (рис. 3, 4) и соответствующие им проекционные матрицы популяции (L_A и L_E) связывает известное фундаментальное соотношение между ориентированным графом и ассоциированной с ним матрицей (Harary et al., 1965; Логофет, Уланова, 2018), в результате чего матрицы имеют следующее строение (*pattern*):

$$L_A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & a \\ d & 0 & 0 & 0 & b \\ e & f & h & 0 & c \\ 0 & 0 & k & l & 0 \\ 0 & 0 & 0 & m & 0 \end{bmatrix}; \quad (1)$$

$a, b, \dots, k, l, m \geq 0;$

$$L_E = \begin{bmatrix} 0 & 0 & a & b \\ c & d & e & 0 \\ 0 & f & h & 0 \\ 0 & k & l & 0 \end{bmatrix}; \quad a, b, \dots, k, l \geq 0. \quad (2)$$

Количественные значения демографических параметров a, b, \dots, k, l, m априори не известны, однако данные наблюдений двух последовательных лет позволяют однозначно вычислить (*калибровать*) все из них, кроме a и b – параметров пополнения популяции *E. caucasicum*, – как частоты соответствующих событий перехода, которые неявно содержатся в ежегодных картах площадок (Logofet et al., 2021, 2023). Если $g(t)$ и $gt(t)$ суть численности генеративных и терминально-генеративных, а $j(t+1)$ – ювенильных растений, которые зафиксированы в последовательные годы t и $t+1$, то значения a и b связаны очевидным соотношением, вытекающим из строения ГЖЦ:

$$j(t+1) = ag(t) + bgt(t), \quad (3)$$

которое можно назвать *уравнением пополнения*. Оно выражает формальный смысл репродуктивной неопределенности: неопределенные параметры пополнения определены с точностью до известного линейного соотношения (3).

Уравнение (3) выполняется для каждой пары последовательных лет наблюдений, причем неизвестными выступают параметры a и b , а коэффициенты при них и левая часть уравнения суть целые числа, известные из наблюдений. Поэтому уравнение (3) имеет конечное число решений,

равное числу способов, какими известное количество особей пополнения можно составить из вкладов двух родительских групп. Если любой из вкладов может быть нулевым, то это число равно $j(t+1) + 1$.

Обозначая

$$\mathbf{x}_E(t) = [j(t), v(t), g(t), gt(t)]^T \quad (4)$$

вектор (столбец благодаря символу T , означающему транспонирование) стадийной структуры *E. caucasicum*, наблюдаемой в год t , получаем из ГЖЦ основное модельное уравнение в векторно-матричной форме:

$$\mathbf{x}_E(t+1) = \mathbf{L}_E(t)\mathbf{x}_E(t), \quad (5)$$

$$t = 2009, 2010, \dots, 2021,$$

где *годовая (annual) ПМП* $\mathbf{L}_E(t)$ имеет строение (2). В силу репродуктивной неопределенности уравнение (5) выполняется не для одной, а для целого набора $\{\mathbf{L}_E(t)\}$ годовых матриц (Логофет и др., 2023).

Попытка избавиться от репродуктивной неопределенности путем агрегации двух генеративных стадий в одну приводит к качественному искажению главного показателя агрегированной модели по сравнению с исходной (Logofet, 2017).

Ситуация с *A. albana* проще: векторы структуры

$$\mathbf{x}_A(t) = [pl(t), j(t), im(t), v(t), g(t)]^T \quad (6)$$

удовлетворяют аналогичному уравнению

$$\mathbf{x}_A(t+1) = \mathbf{L}_A(t)\mathbf{x}_A(t), \quad (7)$$

$$t = 2009, 2010, \dots, 2021,$$

с годичной ПМП строения (1), калибруемой однозначно по данным каждой пары последовательных лет наблюдений (Logofet et al., 2023).

2.4. Показатели стабильности популяции

В теоретической популяционной экологии и генетике в качестве показателей приспособленности популяции традиционно выступают меры, связанные так или иначе со скоростью роста популяции (Свирижев, Логофет, 1978; Свирижев, Пасеков, 1982). Их конкретная форма определяется математическим формализмом используемых моделей, а в матричных моделях популяций роль показателей приспособленности выполняют *асимптотическая скорость роста* (λ_1) и вычисляемая на ее основе *стохастическая скорость роста* (λ_S). Эти показатели представлены в двух следующих подразделах.

2.4.1. Асимптотическая скорость роста, λ_1

Очевидным решением уравнения (5) или (7), когда матрица \mathbf{L} остается постоянной во времени, выступает траектория

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{L}^t \mathbf{x}(0), \quad t = 1, 2, \dots, \quad (8)$$

которая и описывает модельную *динамику* популяции. Важное следствие из классической теоремы Перрона–Фробениуса для неотрицательных матриц (Гантмахер, 1967, с. 355), давно и многократно установленное в разных источниках, касается *асимптотического* поведения траекторий (4). Точнее, справедливо предельное соотношение:

$$\mathbf{x}(t)_t \rightarrow \infty \rightarrow (\lambda_1)^t \mathbf{x}^*, \quad (9)$$

где $\mathbf{x}^* > 0$ есть собственный вектор, отвечающий доминантному собственному числу $\lambda_1(\mathbf{L}) > 0$, с нормой, зависящей от начального вектора $\mathbf{x}(0)$ (Логофет, Уланова, 2018, с. 124). Отсюда следует, что

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{x}(t) = \begin{cases} \infty, & \text{если } \lambda_1 > 1, \\ \mathbf{x}^*, & \text{если } \lambda_1 = 1, \\ \mathbf{0}, & \text{если } \lambda_1 < 1, \end{cases} \quad (10)$$

и потому λ_1 называется *асимптотической скоростью роста* популяции (*asymptotic growth rate*; Caswell, 2001).

Когда матрица \mathbf{L} задана в численном виде, ее доминантное собственное число и соответствующий собственный вектор вычисляются рутинным образом в любой современной системе математического обеспечения, такой как MatLab (<https://www.mathworks.com/help/matlab/ref/eig.html>); в случае репродуктивной неопределенности, выраженной условием (3), результатом служит определенный интервал (*диапазон*) значений λ_1 , задающий количественные “границы приспособленности” вида в местных условиях (На земле..., 2015). При этом годовые ПМП часто дают результаты, противоположные по условиям (10) (Логофет и др., 2023; Logofet et al., 2023), и потому асимптотическая скорость роста дает лишь локальную во времени меру приспособленности. Ее отличие от 1 можно трактовать как локальную *меру стабильности* популяции:

$$\lambda_1 - 1 \begin{cases} > 0 & \text{стабильный рост} \\ < 0 & \text{стабильная убыль} \end{cases} \quad (11)$$

Известный подход к оценке жизнеспособности локальной популяции по данным многолетнего мониторинга ее структуры представлен в следующем подразделе.

2.4.2. Стохастическая скорость роста, λ_S

Согласно концепции стохастической скорости роста (λ_S ; Caswell, 2001), популяция развивается в условиях, которые меняются от года к году каким-то случайным образом, и тогда каждая годовая ПМП, – а в случае репродуктивной неопределенности весь диапазон $\{\mathbf{L}(t)\}$, – считается опосредованным выражением того комплекса

условий среды, под действием которого определенный набор демографических параметров сформировался к моменту очередного наблюдения (Pollard, 1966; Tuljapurkar, 1986, 1990). Совокупность всех годовых наборов $\{L(t)\}$, полученная в результате длительного мониторинга структуры популяции, отражает тогда весь диапазон случайных вариаций среды, реализованный за годы мониторинга. Судьба популяции в долговременной перспективе — это результат применения к начальному вектору структуры $x(0)$ бесконечной последовательности ПМП, выбранных случайным образом из доступных наборов годовых ПМП на каждом шаге последовательности. Математически установлено, что у такой последовательности существует конечный предел (Furstenberg, Kesten, 1960; Оселедец, 1968; Cohen, 1976, 1979), и он позволяет определить величину λ_S как

$$\begin{aligned} \log \lambda_S &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} N(\tau) = \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \log \|L_{\tau-1} \dots L_0 x(0)\|_1, \end{aligned} \quad (12)$$

где $\|\dots\|_1$ обозначает норму вектора по сумме модулей компонент (Caswell, 2001).

Среди различных методов оценки λ_S (обзор Sanz, 2019) наиболее надежным следует признать аппроксимацию бесконечной последовательности (12) ее конечным членом, причем тем точнее, чем дальше будет отстоять этот член от начала (Мир Математики, 2023). Далекий конечный член можно вычислить методом Монте-Карло, если задано правило случайного выбора годичной ПМП из их доступной совокупности на каждом шаге последовательности. Самое простое (и популярное в литературе) правило состоит в независимом (от предыдущего шага) выборе с неизменной (от шага к шагу) вероятностью каждой из данных матриц. Такая модель случайной среды была названа *iid* (*independent, identically distributed*) матрицами (Cohen, 1979; Caswell, 2001; Buckley et al., 2010), а ее искусственный характер ставит под сомнение надежность получаемых оценок (Логофет, Уланова, 2021).

3. РЕАЛИСТИЧНАЯ МОДЕЛЬ СЛУЧАЙНОСТИ В ОЦЕНКЕ λ_S

В настоящей работе мы используем оригинальную методику построения *реалистичной модели случайности* (РМС; Logofet et al., 2023) в виде марковской цепи переходов между 13

состояниями среды, которые отождествляются с 13 заданными годовыми ПМП и соответствующими значениями их λ_1 . За переходные вероятности цепи принимаем частоты соответствующих переходов, имевших место в длинном (порядка 60 точек) временном ряду ключевого метеофактора, повлиявшего на рост и развитие растений за период наблюдений. РМС уже улучшила оценки λ_S по сравнению с *iid* у обоих видов по 10 и 11 годовым ПМП соответственно (Logofet et al., 2020a, 2021).

Ключевые метеофакторы определяли путем вычисления корреляций ряда из 13 (медианных в годовом наборе) значений $\lambda_1(t)$, $t = 2009, 2010, \dots, 2021$, с аналогичными рядами 29 погодных и микроклиматических показателей, а затем среди найденных “зависимых переменных” выбирали те же или имеющие высокую значимую корреляцию с ними, для которых имеются более длинные (порядка 60 лет) продолжающиеся ряды наблюдений на ближайшей к альпийскому местообитанию метеостанции (Тиберда). Проведена статистическая обработка данных с построением регрессионных моделей (Pinheiro et al., 2021) с помощью RStudio (<https://www.R-project.org/>).

За 14 лет мониторинга (13 годовых ПМП) ключевым метеофактором для *A. albana* оказалась сумма осадков за август–сентябрь предыдущего года, а для *E. caucasicum* — средняя температура сентября и октября предыдущего года. По сравнению с предыдущим периодом для *A. albana* (Logofet et al., 2020a, 2023) не произошла смена фактора, а для *E. caucasicum* (Logofet et al., 2021; Логофет и др., 2023) — произошла со средней минимальной температуры мая и июня (2020, 2021 гг.) на среднюю температуру сентября и октября предыдущего года.

Далее, ряд из 13 *справочных* значений $\theta(t)$, $t = 2010, \dots, 2022$ рассматриваем как короткую реализацию дискретной цепи Маркова из 13 состояний и каждому из более длинного ряда значений θ назначаем ближайшее справочное. Таким образом получаем длинную реализацию марковской цепи блужданий по 13 состояниям, и она оказалась достаточно длинной, чтобы восстановить по ней переходную матрицу этой цепи, что и обеспечило РМС в выборе из 13 годовых ПМП *A. albana* и 13 наборов $\{L(t)\}$ *E. caucasicum* в ходе машинных экспериментов Монте-Карло для оценки λ_S (эти матрицы представлены в Разделе 4. Результаты).

В случае репродуктивной неопределенности после выбора годичного набора возникает вопрос о выборе одной ПМП из этого набора, т.е. одного из допустимых значений параметра a . Два простых решения – это выбор согласно дискретному аналогу нормального распределения на соответствующем отрезке значений и равновероятный выбор из заданного набора. Интуиция подсказывает, что в первом случае диапазоны оценок λ_S должны быть уже, чем во втором.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

Тринадцать годичных ПМП, калиброванных по данным 14-летнего мониторинга стадийной структуры ценопопуляции *A. albana*, и 13 наборов $\{L(t)\}$ годичных ПМП, калиброванных по аналогичным данным для *E. caucasicum*, представлены в табл. 2 и 3 соответственно. Поскольку значения репродуктивных параметров a и b в каждом годичном наборе ограничено уравнением пополнения (3), значение b (элемент (1, 4) матрицы $L(a; t)$) выражено через параметр a , допустимые значения которого $\{a\}$ показаны в явном виде. Среди них всегда существует такое a° , которое дает “медианное” значение $\lambda_1(a^\circ)$, наиболее близкое к среднему (см. сноску к табл. 3). По расположению значений $\lambda_1(L(t))$

у *A. albana* и диапазонов $\lambda_1(L(t))$ у *E. caucasicum* относительно $\lambda_1 = 1$ можно судить, был ли прошедший год благоприятным для ценопопуляции или нет (если только 1 не попадает внутрь диапазона, как в случае $t = 2012$). Однако о долгосрочной перспективе можно лишь строить догадки, сравнивая количество благоприятных и неблагоприятных лет. Четырнадцатый год (2021–2022) мониторинга, в отличие от предыдущего, оказался благоприятным для обоих видов малолетников, причем значение $\lambda_1(2021) = 1.1143$ у *A. albana* (табл. 2) оказалось внутри диапазона возможных значений $\{\lambda_1(2021; a)\}$ (табл. 3).

Наши РМС в изменениях условий местообитания представляют собой дискретные (с шагом в 1 год) цепи Маркова с 13 состояниями, которые отождествляются с годами мониторинга с 2009 по 2022 г. и маркируются вторым годом из пары лет. Восстановленные по длинным рядам погодного показателя (своего для каждого вида), переходные матрицы цепи размера 13×13 показаны в табл. 4 (пустые клетки содержат нулевые значения). Их общим характерным свойством является отсутствие нулевых значений на первой поддиагонали, что обеспечено способом построения цепи: какими бы ни были случайные переходы в длинной реализации процесса, ее финальный участок – это всегда путь $2010 \rightarrow 2011 \rightarrow \dots \rightarrow 2022$,

Таблица 2. Годичные ПМП для *A. albana* по данным 2009–2022 гг. (продолжение ряда в табл. 3 из Логофет и др., 2019)

Год переписи, t	Матрица $L(t): t \rightarrow t + 1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2009 $j = 0$	$L_0 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 30/13 \\ 8/37 & 0 & 0 & 0 & 40/13 \\ 2/37 & 22/110 & 28/99 & 0 & 3/13 \\ 0 & 0 & 7/99 & 19/35 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/35 & 0 \end{bmatrix}$	0.5661	$\begin{bmatrix} 10.61 \\ 18.20 \\ 16.99 \\ 51.59 \\ 2.60 \end{bmatrix}$
2010 $j = 1$	$L_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/1 \\ 14/30 & 0 & 0 & 0 & 31/1 \\ 4/30 & 22/48 & 17/55 & 0 & 0/1 \\ 0 & 0 & 34/55 & 23/26 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/26 & 0 \end{bmatrix}$	1.2283	$\begin{bmatrix} 15.90 \\ 31.99 \\ 18.25 \\ 32.83 \\ 1.03 \end{bmatrix}$

Таблица 2. Продолжение

Год переписи, t	Матрица $L(t): t \rightarrow t + 1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2011 $j = 2$	$L_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 49/1 \\ 1/19 & 0 & 0 & 0 & 85/1 \\ 6/19 & 35/45 & 21/43 & 0 & 25/1 \\ 0 & 0 & 10/43 & 48/57 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4/57 & 0 \end{bmatrix}$	1.5779	$\begin{bmatrix} 17.20 \\ 30.40 \\ 39.39 \\ 12.45 \\ 0.55 \end{bmatrix}$
2012 $j = 3$	$L_3 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 19/4 \\ 1/49 & 0 & 0 & 0 & 136/4 \\ 10/49 & 45/86 & 39/87 & 0 & 1/4 \\ 0 & 0 & 28/87 & 45/58 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 6/58 & 0 \end{bmatrix}$	1.2641	$\begin{bmatrix} 6.01 \\ 43.15 \\ 29.67 \\ 19.56 \\ 1.60 \end{bmatrix}$
2014 $j = 5$	$L_5 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 4/3 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 19/3 \\ 2/16 & 2/98 & 6/34 & 0 & 0/3 \\ 0 & 0 & 4/34 & 16/50 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 4/50 & 0 \end{bmatrix}$	0.3988	$\begin{bmatrix} 17.20 \\ 30.40 \\ 39.39 \\ 12.45 \\ 0.55 \end{bmatrix}$
2015 $j = 6$	$L_6 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 10/4 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 29/4 \\ 0 & 10/19 & 3/10 & 0 & 0/4 \\ 0 & 0 & 5/10 & 17/20 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2/20 & 0 \end{bmatrix}$	1.0679	$\begin{bmatrix} 9.19 \\ 26.66 \\ 18.28 \\ 41.94 \\ 3.93 \end{bmatrix}$
2016 $j = 7$	$L_7 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 3/2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 8/2 \\ 2/10 & 5/29 & 5/13 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 8/13 & 20/22 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/22 & 0 \end{bmatrix}$	0.9611	$\begin{bmatrix} 5.26 \\ 14.04 \\ 6.02 \\ 71.30 \\ 3.37 \end{bmatrix}$

Таблица 2. Окончание

Год переписи, t	Матрица $L(t): t \rightarrow t + 1$	$\lambda_1(L(t))$	Вектор x^* , %
2017 $j = 8$	$L_8 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 12/1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 23/1 \\ 3/3 & 2/8 & 8/12 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/12 & 21/28 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 2/28 & 0 \end{bmatrix}$	1.1206	$\begin{bmatrix} 12.93 \\ 24.78 \\ 42.13 \\ 18.95 \\ 1.21 \end{bmatrix}$
2018 $j = 9$	$L_9 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 13/2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 38/2 \\ 1/12 & 1/23 & 0/13 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/13 & 22/23 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/23 & 0 \end{bmatrix}$	0.9617	$\begin{bmatrix} 13.23 \\ 38.65 \\ 2.89 \\ 43.27 \\ 1.96 \end{bmatrix}$
2019 $j = 10$	$L_{10} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 3/1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 3/1 \\ 1/13 & 1/19 & 2/4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/4 & 18/23 & 0 \\ 0 & 0 & 0/4 & 2/23 & 0 \end{bmatrix}$	0.8496	$\begin{bmatrix} 18.45 \\ 18.45 \\ 6.84 \\ 51.04 \\ 5.22 \end{bmatrix}$
2020 $j = 11$	$L_{11} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 8/2 \\ 1/3 & 0 & 0 & 0 & 9/2 \\ 2/3 & 2/3 & 2/4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2/4 & 13/19 & 0 \\ 0 & 0 & 0/4 & 5/19 & 0 \end{bmatrix}$	1.3008	$\begin{bmatrix} 15.88 \\ 21.94 \\ 31.49 \\ 25.53 \\ 5.16 \end{bmatrix}$
2021 $j = 12$	$L_{12} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 29/5 \\ 1/8 & 0 & 0 & 0 & 44/5 \\ 1/8 & 2/5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 5/6 & 14/15 & 0 \\ 0 & 0 & 0/6 & 1/15 & 0 \end{bmatrix}$	1.1143	$\begin{bmatrix} 14.86 \\ 24.21 \\ 10.36 \\ 47.72 \\ 2.85 \end{bmatrix}$

Таблица 3. Однопараметрические наборы годичных ПМП $L(t; a)$, калиброванных по данным *E. caucasicum* в годы $t, t + 1$, и соответствующие границы значений $\lambda_1(L(t; a))$ (расширение табл. 2 из Logofet et al., 2021)

t $j = t - 2008$	Матрица $L(a; t) = L_j(a)$	Уравнение пополнения (2); {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)^1$	Диапазон $\lambda_1(L(t))$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2009 1	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (31-10a)/4 \\ 68/149 & 63/80 & 5/10 & 0 \\ 0 & 6/80 & 3/10 & 0 \\ 0 & 0/80 & 1/10 & 0 \end{bmatrix}$	$10a + 4b = 31;$ $\{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{31}{10}\}$ $\frac{14}{10}, 0.948257$	0.903487	0.994929
2010 2	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (150-9a)/1 \\ 17/31 & 106/136 & 6/9 & 0 \\ 0 & 9/136 & 1/9 & 0 \\ 0 & 2/136 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$	$9a + b = 150;$ $\{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{150}{9}\}$ $\frac{87}{9}, 1.383299$	1.246008	1.520056
2011 3	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (211-10a)/3 \\ 76/150 & 101/129 & 4/10 & 0 \\ 0 & 7/129 & 2/10 & 0 \\ 0 & 4/129 & 3/10 & 0 \end{bmatrix}$	$10a + 3b = 211;$ $\{0, \frac{1}{10}, \frac{2}{10}, \dots, \frac{211}{10}\}$ $\frac{121}{10}, 1.371439$	1.247556	1.494775
2012 4	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (119-9a)/7 \\ 137/211 & 153/181 & 6/9 & 0 \\ 0 & 6/181 & 0/9 & 0 \\ 0 & 0 & 1/9 & 0 \end{bmatrix}$	$9a + 7b = 119;$ $\{0, \frac{1}{9}, \frac{2}{9}, \dots, \frac{119}{9}\}$ $\frac{52}{9}, 1.010985$	0.921284	1.100408
2013 5	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (99-6a)/1 \\ 23/119 & 139/296 & 4/6 & 0 \\ 0 & 9/296 & 2/6 & 0 \\ 0 & 4/296 & 0/6 & 0 \end{bmatrix}$	$6a + b = 99;$ $\{0, \frac{1}{6}, \frac{2}{6}, \dots, \frac{99}{6}\}$ $\frac{49}{6}, 0.822941$	0.786419	0.858779
2014 6	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-11a)/4 \\ 22/99 & 103/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 14/166 & 3/11 & 0 \\ 0 & 3/166 & 5/11 & 0 \end{bmatrix}$	$11a + 4b = 49;$ $\{0, \frac{1}{11}, \frac{2}{11}, \dots, \frac{49}{11}\}$ $\frac{28}{11}, 0.874279$	0.837632	0.911936

Таблица 3. Продолжение

t $j = t - 2008$	Матрица $L(a; t) = L_j(a)$	Уравнение пополнения (2); {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)$	Диапазон $\lambda_1(L(t))$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2015 7	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (73-17a)/8 \\ 9/49 & 86/128 & 8/17 & 0 \\ 0 & 0/128 & 1/17 & 0 \\ 0 & 1/128 & 0/17 & 0 \end{bmatrix}$	$17a + 8b = 73;$ $\{0, \frac{1}{17}, \frac{2}{17}, \dots, \frac{73}{17}\}$ $\frac{38}{17}, 0.685245$	0.671875	0.698697
2016 8	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (13-a)/1 \\ 15/73 & 60/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 5/103 & 0/1 & 0 \\ 0 & 1/103 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$	$a + b = 13;$ $\{0, 1, 2, \dots, 13\}$ $5, 0.712283$	0.644885	0.790195
2017 9	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (49-5a)/1 \\ 5/13 & 58/75 & 3/5 & 0 \\ 0 & 2/75 & 1/5 & 0 \\ 0 & 0/75 & 1/5 & 0 \end{bmatrix}$	$5a + b = 49;$ $\{0, \frac{1}{5}, \frac{2}{5}, \dots, \frac{49}{5}\}$ $\frac{26}{5}, 0.942585$	0.939603	0.945573
2018 10	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (72-3a)/1 \\ 2/49 & 40/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \\ 0 & 1/66 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$3a + b = 72;$ $\{0, \frac{1}{3}, \frac{2}{3}, \dots, \frac{72}{3}\}$ $\frac{39}{3}, 0.669523$	0.642064	0.697567
2019 11	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (7-a)/1 \\ 31/72 & 14/42 & 0/1 & 0 \\ 0 & 12/42 & 1/1 & 0 \\ 0 & 2/42 & 0/1 & 0 \end{bmatrix}$	$a + b = 7;$ $\{0, 1, 2, \dots, 7\}$ $2, 1.237478$	1.000000	1.495474
2020 12	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (19-13a)/2 \\ 1/7 & 26/45 & 1/13 & 0 \\ 0 & 9/45 & 6/13 & 0 \\ 0 & 0 & 3/13 & 0 \end{bmatrix}$	$13a + 2b = 19;$ $\{0, \frac{1}{13}, \frac{2}{13}, \dots, \frac{19}{13}\}$ $\frac{11}{13}, 0.816248$	0.787582	0.845745

Таблица 3. Окончание

$j = t - 2008$	Матрица $L(a; t) = L_j(a)$	Уравнение пополнения (2); {значения a } $a^\circ, \lambda_1(a^\circ)$	Диапазон $\lambda_1(L(t))$	
			$\lambda_{1\min}$	$\lambda_{1\max}$
2021 13	$\begin{bmatrix} 0 & 0 & a & (65-15a)/3 \\ 27/28 & 14/15 & 0 & 0 \\ 1/28 & 2/15 & 0 & 0 \\ 0 & 1/15 & 0 & 0 \end{bmatrix}$	$15a + 3b = 65;$ $\{0, \frac{1}{15}, \frac{2}{15}, \dots, \}$ $\frac{31}{15}, 1.088927$	1.049216	1.128370

Примечание. ¹⁾ Ближайшее к среднему значению λ_1 : $\lambda_1(a^\circ) = \min_a \{|\lambda_1(a) - (\lambda_{1\min} + \lambda_{1\max})/2|\}$.

Таблица 4. Переходные матрицы марковской цепи по 13 состояниям, соответствующим годам переходов

Куда переход	Исходящие состояния для <i>A. albana</i>												
2010			1/5									1/6	
2011	1	1/8					1/8		1/3			1/6	2/8
2012		2/8		1/5			1/8						1/8
2013		1/8	1/5				1/8	1/7					1/8
2014				1/5		1/5							
2015		1/8		1/5	1/2	1/5		1/7					
2016		1/8		1/5	1/2	1/5	1/8	1/7				1/6	
2017		1/8				1/5	3/8		1/3			1/6	
2018			1/5					1/7					1/8
2019									1/3				
2020										1			
2021			1/5	1/5		1/5					1		2/8
2022		1/8	1/5				1/8	3/7				2/6	1/8
Куда переход	Исходящие состояния для <i>E. caucasicum</i>												
2010						1/7		1/10					
2011	1/2											1/2	1/3
2012		1	6/19	1/2		1/7		4/10	4/10	1/3			1/3
2013			2/19										
2014			1/19	1/2									
2015			2/19		1/2		1/2	2/10					
2016						1/7			2/10				
2017			5/19			3/7	1/2	1/10					
2018			1/19			1/7		1/10	2/10	1/3			
2019			2/19						2/10				
2020										1/3			
2021								1/10			1		
2022	1/2				1/2							1/2	1/3

Таблица 5. Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *A. albana* методом Монте-Карло

Длина последовательности	Число реализаций	Диапазон вариаций в оценке λ_s и ширина диапазона в сравнении моделей случайности	
		PMC	<i>iid</i> согласно <i>ss</i> *
1×10^5	13	[1.073269, 1.076514] 0.003245	[1.099776, 1.106508] 0.006733
	33	[1.072334, 1.078425] 0.006092	[1.099776, 1.106867] 0.007091
	100	[1.070872, 1.078425] 0.007553	[1.099776, 1.107393] 0.007618
2×10^5	13	[1.073273, 1.076199] 0.002926	[1.102438, 1.104949] 0.002512
	33	[1.072216, 1.076498] 0.004282	[1.101727, 1.105207] 0.003481
	100	[1.071682, 1.077245] 0.005563	[1.100828, 1.106454] 0.005626
3×10^5	13	[1.073363, 1.075947] 0.002584	[1.102548, 1.105443] 0.002895
	33	[1.072737, 1.076137] 0.003400	[1.102534, 1.105443] 0.002909
	100	[1.071593, 1.076499] 0.004906	[1.101879, 1.105443] 0.003563
5×10^5	13	[1.073553, 1.075148] 0.001595	[1.102793, 1.104717] 0.001923
	33	[1.072952, 1.075148] 0.002196	[1.102611, 1.105105] 0.002494
	100	[1.072101, 1.075493] 0.003392	[1.101949, 1.105105] 0.003156
1×10^6	13	[1.073660, 1.074676] 0.001015	[1.103148, 1.104037] 0.000889
	33	[1.073660, 1.074819] 0.001158	[1.102739, 1.104114] 0.001375
	100	[1.073558, 1.074819] 0.001261	[1.102643, 1.104221] 0.001578
	1000	[1.073164, 1.074819] 0.001655	[1.102308, 1.104544] 0.002236
Масштабирующие множители		coef_zero = 0.99988 coef_infin = 1.07415	coef_zero = 0.99988 coef_infin = 1.10389

Примечание. Использован генератор MT19937-64 псевдослучайных чисел, равномерно распределенных в (0, 1). Машинный “ноль” задан как 0.000021; машинная “бесконечность” как 2.1×10^{10} .

который отвечает реальной последовательности лет мониторинга.

Несложно убедиться, что обе матрицы являются *стохастическими* (все суммы по столбцам равны 1), *неразложимыми* (*irreducible*; Horn, Johnson, 1990) и *примитивными* (Логофет, Уланова, 2018). Неразложимость гарантирует присутствие всех годовичных ПМП в достаточно длинной последовательности из определения λ_s (12), а примитивность исключает заикливание этой последовательности на каком-то подмножестве матриц

(Logofet, 1993, 2018; Логофет, Уланова, 2018). Из названных свойств переходных матриц следует также существование устойчивого предельного распределения *ss** состояний цепи у каждой из них и сходимость к *ss** из любого начального распределения (Kemeny, Snell, 1976). Эти распределения также использованы в расчетах λ_s по модели *iid* с целью сравнения результатов.

Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *A. albana* согласно PMC (табл. 4) представлены в табл. 5. В целях

сравнения использован прежний план экспериментов Монте-Карло (Logofet et al., 2021) по длине последовательности (12) и количеству повторений эксперимента, но вместо равновероятных *iid* матриц (несостоятельность которых больше не вызывает никаких сомнений) мы использовали распределение *ss**. Машинная реализация длинной последовательности (порядка 0.5–1 млн членов) сталкивается с принципиальными техническими трудностями: из-за конечности разрядной сетки и неизбежного округления далекие члены последовательности (12) превращаются в 0 либо уходят в бесконечность, теряя смысл теоретического предела. Оригинальный прием нормирования каждого очередного члена (Logofet et al., 2020a, 2021) устраняет это препятствие, а соответствующие технические параметры приведены в последней строке таблицы и в виде сноски.

Данные табл. 5 однозначно показывают незначительный рост популяции *A. albana*: $\lambda_s > 1$ в сотых долях, — и подтверждают интуитивные ожидания величины разброса оценок в зависимости от длины последовательности и количества повторений. Согласно общим представлениям (Раздел 2.4.2), наиболее надежным диапазоном оценок следует считать результат 1000 повторений эксперимента с последовательностью длиной в 1 млн членов. При этом и разброс оценок, и их диапазон у РМС определенно меньше, чем у модели *iid*, т.е. РМС дает более надежный и более точный результат. По сравнению с 11 годами мониторинга (2009–2019 гг., Logofet et al., 2020a), дававшими диапазон $\lambda_s \in [0.924874, 0.926079] < 1$, т.е. прогноз на убыль популяции, расширение базы прогноза на 3 года, неблагоприятный из которых только один (2019–2020, табл. 2), закономерно переводит оценки в область $\lambda_s > 1$, т.е. прогнозирует рост.

Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* на основе РМС (табл. 4) представлены в табл. 6. Картина в целом аналогична результатам для *A. albana* (табл. 5) как по количественным значениям λ_s (разница порядка -0.02), так и в части сравнения с моделью *iid*. Результаты при нормальном и равновероятном выборе ПМП из реализованного годового набора различаются незначительно (в 4–5-м знаке), а искусственная модель случайности завышает оценку λ_s по сравнению с реалистичной.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Четырнадцатилетняя история мониторинга ценопопуляций альпийских малолетников *A. albana* и *E. caucasicum* на постоянных площадках и разработки соответствующих матричных моделей динамики популяций со стадийной структурой отражает определенные этапы в развитии моделей и, как следствие, в пополнении наших знаний об объектах такими количественными оценками (обзор Логофет, Уланова, 2021), получить которые вне модели невозможно. Например, средний возраст первого цветения и средняя продолжительность жизни у *E. caucasicum* оказались равными 12 и 13 годам соответственно по данным всего лишь 6-летних наблюдений (Логофет и др., 2017). Практика исследований замотивировала ряд новых понятий и нетривиальных задач и в теории неотрицательных матриц, частным случаем которых выступают ПМП.

Уместный пример — оригинальная концепция *структурно-геометрического* среднего (Logofet, 2018), или *структурно-мультипликативного* среднего (Protasov et al., 2022) неотрицательных матриц. Согласно основному уравнению матричной модели (5), (7), вектор $x(2009)$ структуры популяции в начальный момент наблюдений преобразуется в вектор $x(2022)$ структуры в конечный момент путем умножения первого на каждую из 13 годовых ПМП в хронологическом порядке:

$$x(2022) = L(2021) L(2020) \dots L(2009) x(2009). \quad (13)$$

То же самое должна делать и средняя матрица G за 13 умножений, откуда получаем

$$G^{13} = L(2021) L(2020) \dots L(2009) = \mathbf{ProdL} \quad (14)$$

— *уравнение осреднения*. Матрица G при этом должна иметь *строение (pattern)*, отвечающее заданному ГЖЦ, и находиться в количественных границах калиброванных ПМП. Но рутинное извлечение корня 13-й степени из заданного произведения (\mathbf{ProdL}) возвращает матрицу, которая нарушает даже свойство неотрицательности, не говоря уже о прочих ограничениях, а в современной теории матриц такое осреднение не рассматривалось. Поэтому поиск средней матрицы G сводили к некоторой трудно решаемой нелинейной задаче оптимизации ошибки приближения с известными ограничениями (Logofet, 2019; Protasov et al., 2022). Наилучшее решение удалось найти недавно (Logofet, 2023) средствами линейного программирования, и тем самым создан еще один эффективный инструмент для

Таблица 6. Оценки стохастической скорости роста ценопопуляции *E. caucasicum* методом Монте-Карло

Длина последовательности	Число реализаций	Диапазон вариаций в оценке λ_s и ширина диапазона в сравнении моделей случайности			
		PMC		<i>iid</i> согласно <i>ss</i> *	
		<i>a</i> нормальное	<i>a</i> равномерное	<i>a</i> нормальное	<i>a</i> равномерное
1×10^5	13	[1.056993, 1.060556] 0.003562	[1.057583, 1.060576] 0.002992	[1.070008, 1.072635] 0.002627	[1.069978, 1.072634] 0.002656
	33	[1.056993, 1.061240] 0.004247	[1.056522, 1.060576] 0.004054	[1.069861, 1.072966] 0.003105	[1.069978, 1.072634] 0.002656
	100	[1.056993, 1.061315] 0.004321	[1.056282, 1.061393] 0.005111	[1.068695, 1.073569] 0.004874	[1.068682, 1.072763] 0.004081
2×10^5	13	[1.058075, 1.060066] 0.001991	[1.057851, 1.060255] 0.002403	[1.070604, 1.072193] 0.001589	[1.070146, 1.071937] 0.001791
	33	[1.057599, 1.060066] 0.002467	[1.057851, 1.060255] 0.002403	[1.070235, 1.072332] 0.002097	[1.070146, 1.072516] 0.002370
	100	[1.057599, 1.060731] 0.003131	[1.057372, 1.060905] 0.003533	[1.069562, 1.073007] 0.003445	[1.069447, 1.072709] 0.003261
3×10^5	13	[1.058121, 1.059922] 0.001801	[1.057918, 1.059890] 0.001972	[1.070716, 1.072187] 0.001471	[1.070208, 1.071694] 0.001486
	33	[1.058121, 1.059922] 0.001801	[1.057876, 1.060036] 0.002160	[1.070261, 1.072192] 0.001931	[1.069841, 1.072097] 0.002255
	100	[1.057391, 1.060479] 0.003088	[1.057405, 1.060111] 0.002705	[1.069465, 1.072340] 0.002876	[1.069781, 1.072414] 0.002632
5×10^5	13	[1.058646, 1.059595] 0.000948	[1.058233, 1.059584] 0.001351	[1.070363, 1.071685] 0.001322	[1.070740, 1.071735] 0.000996
	33	[1.058218, 1.059595] 0.001377	[1.057944, 1.059781] 0.001837	[1.070363, 1.071817] 0.001454	[1.070010, 1.071735] 0.001726
	100	[1.057466, 1.059842] 0.002376	[1.057944, 1.059900] 0.001956	[1.069973, 1.072182] 0.002209	[1.069473, 1.071995] 0.002522
1×10^6	13	[1.058687, 1.059219] 0.000531	[1.058150, 1.059144] 0.000994	[1.070897, 1.071432] 0.000535	[1.070255, 1.071199] 0.000944
	33	[1.058115, 1.059223] 0.001108	[1.058150, 1.059144] 0.000994	[1.070637, 1.071432] 0.000795	[1.070255, 1.071436] 0.001181
	100	[1.058115, 1.059264] 0.001149	[1.058150, 1.059221] 0.001071	[1.070071, 1.071652] 0.001580	[1.070255, 1.071499] 0.001244
	1000	[1.057738, 1.059308] 0.001570	[1.057939, 1.059331] 0.001393	[1.070071, 1.071687] 0.001615	[1.070131, 1.071670] 0.001539
Масштабирующие множители		coef_zero = 0.99843 coef_infin = 1.05865		coef_zero = 0.99843 coef_infin = 1.07101	

Примечание. Использован генератор MT19937-64 псевдослучайных чисел, равномерно распределенных в (0, 1). Машинный “ноль” задан как 0.000021; машинная “бесконечность” как 2.1×10^{10} .

количественной оценки состояния локальной популяции по данным многолетнего мониторинга ее структуры согласно стадиям онтогенеза.

Онтогенез изучаемых видов, как известно (Казанцева, 2016; Казанцева и др., 2016), начинается со стадии семени, однако ни запасы семян в почве, ни параметры семенного размножения не поддаются надежным количественным

оценкам в поле. Поэтому стадия семени исключена из модельного жизненного цикла организмов *A. albana* и *E. caucasicum*, а реальное семенное размножение заменено на виртуальное пополнение популяций (рис. 3, 4). На ранних этапах наших исследований (Логофет и др., 2016, 2017) возможность такой замены постулировалась, а соответствующие параметры пополнения

эффективно калибровались по данным мониторинга. Однако некоторые авторы относили стадию покоящегося семени к разряду “загадочных (cryptic) стадий жизни” (Nguyen et al., 2019), пренебрежение которыми снижает качество модели. Дискуссия по этому поводу на страницах журнала “Ecological Modelling” (Kendall et al., 2019; Nguyen et al., 2019; Che-Castaldo et al., 2020) замотивировало скрупулезное исследование последствий в случае *A. albana* путем рассмотрения всех неопределенностей, присущих семенной модели, и сравнения результатов двух альтернативных моделей (Logofet et al., 2020b).

Расследование оказалось математически возможным и прагматически плодотворным благодаря оригинальной концепции *индикатора потенциального роста* (Логофет, Белова, 2007), т.е. такой числовой функции $R(L)$ от ПМП L , которая обладает индикаторным свойством (Логофет, 2012):

$$R(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \Leftrightarrow \lambda_1(L) \begin{cases} < \\ = \\ > \end{cases} 1 \quad (15)$$

(символ \Leftrightarrow читается “если и только если”). Там же был предложен простой индикатор

$$R_1(L) = 1 - \det(I - L), \quad (16)$$

а его индикаторное свойство (15) было доказано (Protasov, Logofet, 2014) для класса ПМП $L = T + F$, у которых ранг матрицы плодовитости F равен 1, – в частности, когда у F есть только один ненулевой столбец или одна строка. В терминах ГЖЦ это означает единственную репродуктивную группу (столбец) или единственную стадию, где происходит пополнение популяции (строка), и ГЖЦ на рис. 3, очевидно, удовлетворяет такому ограничению на строение ПМП. Затем было показано, что в широких диапазонах значений неопределенных параметров семенного размножения невозможно качественное различие в поведении траекторий сравниваемых моделей (Logofet et al., 2020b). Тем самым корректность исключения стадии семян была доказана математически.

Представленные в настоящей статье РМС для прямого вычисления оценок стохастической скорости роста λ_S – это очередной пример того, как решение замотивированных математических задач улучшает демографические инструменты. Улучшенный (в смысле сужения диапазона оценок по сравнению с моделью *iid*) прогноз состояния локальных популяций после 14 лет мониторинга показывает слабый рост у обоих видов

(табл. 5, 6). Аналогичное улучшение после 11 лет показало диапазон $\lambda_S \in [0.924874, 0.926079]$, т.е. убыль популяции *A. albana* (Logofet et al., 2020a, Table 4), и $\lambda_S \in [0.921158, 0.922505]$, т.е. убыль популяции *E. caucasicum* после 12 лет мониторинга (Logofet et al., 2021, Table 4). После 13 лет $\lambda_S \in [1.068490, 1.069733]$ у *A. albana* (Logofet et al., 2023, Table 4) и $\lambda_S \in [0.891496, 0.892851]$ у *E. caucasicum* (Логофет и др., 2023, табл. 4). Очевидно, методика оценки λ_S по РМС закономерно чутко реагирует на добавление очередной годичной ПМП $L(t)$ изменением оценок в ту же сторону, куда изменилась ее асимптотическая скорость роста $\lambda_1(L(t))$ (табл. 2, 3). Это значит, что ценопопуляции обоих видов альпийских малолетников балансируют на грани стабильного существования в тех условиях среды, что имели место за весь период мониторинга. Эпизод качественного различия прогноза λ_S у видов после 13 лет мониторинга свидетельствует, что есть такой критический фактор (факторы) среды, на изменения которого растения *A. albana* и *E. caucasicum* реагирует по-разному.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Четырнадцатилетняя история мониторинга структуры ценопопуляций малолетних видов *Androsace albana* и *Eritrichium caucasicum* по стадиям онтогенеза на постоянных площадках в условиях альпийского пояса Северо-Западного Кавказа содержит уникальные материалы для построения и анализа матричных моделей динамики популяций с дискретной структурой. Наряду с получением новых количественных характеристик ценопопуляций, не доступных вне модели, история примечательна постановкой и решением новых математических задач, замотивированных практикой модельных исследований: задачи структурно-мультипликативного осреднения неотрицательных матриц (частным случаем которых выступают годичные ПМП), вопрос корректности исключения стадии покоящихся семян из ГЖЦ, проблемы реалистичной модели случайности в деле прогноза жизнеспособности популяции как стохастической скорости роста (λ_S) при сценарии случайных смен состояний среды из числа наблюдавшихся за период мониторинга. При удлинении периода с 11 до 14 лет настроенные соответствующим образом РМС прогнозируют незначительные вариации λ_S вокруг критического значения $\lambda_S = 1$ у обоих видов. Иными словами, популяции *A. albana* и *E. caucasicum* балансируют на грани стабильности

в наблюдавшихся условиях среды, а вопрос их выживания при иных изменениях остается открытым.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, грант № 22-24-00628.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания выполненных авторами исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Семенова Е.В., Елумеева Т.Г., Герасимова М.А., 2009. Атлас сосудистых растений альпийского стационара Тебердинского заповедника. М.: б.и. 117 с.
- Батчаева О.М., 2005. Восстановительная динамика и горизонтальная структура альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа (на примере Тебердинского заповедника). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь: Ставропольский гос. ун-т. 23 с.
- Гантмахер Ф.Р., 1967. Теория матриц. М.: Наука. 576 с.
- Гроссгейм А.А., 1967. Флора Кавказа. Т. VII. Л.: Наука. 894 с.
- Жукова Л.А., 1983. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 3. С. 361–374.
- Жукова Л.А., 1986. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ. С. 104–114.
- Жукова Л.А., Комаров А.С., 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 4. С. 450–461.
- Зернов А.С., 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во науч. изда. КМК. 664 с.
- Зернов А.С., 2015. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. М.: Т-во науч. изда. КМК. 454 с.
- Казанцева Е.С., 2016. Популяционная динамика и сезонная продуктивность малолетних альпийских растений Северо-Западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 165 с.
- Казанцева Е.С., Онипченко В.Г., Богатырев В.А., Кипкеев А.М., Ровная Е.Н., 2016. Параметры семенного возобновления альпийских малолетников и их сравнение с многолетними растениями // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. Т. 121. № 4. С. 43–51.
- Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы), 2007. Изд. 2-е / Отв. ред. Литвинская С.А. Краснодар: ООО “Дизайн Бюро № 1”. 640 с.
- Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч., 2012. Изд. 2-е / Управление по охране окружающей среды, природным ресурсам и чрезвычайным ситуациям РА; отв. ред. Замотайлов А.С.; глав. ред. разд. “Растения” и “Грибы” Сиротюк Э.А. (Куваева); научн. ред. части 1: Сиротюк Э.А. (Куваева), Акатова Т.В., Липка О.Н. Майкоп: Качество. Ч. 1: Растения и грибы. 340 с.
- Логофет Д.О., 2010. Свирежевский принцип замещения и матричные модели динамики популяций со сложной структурой // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 1. С. 30–40.
- Логофет Д.О., 2012. Ещё раз о проекционных матрицах: индикатор потенциального роста и польза индикации // Фунд. и прикл. математика. Т. 17. № 6. С. 41–63.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., 2007. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фунд. и прикл. математика. Т. 13. № 4. С. 145–164.
- Логофет Д.О., Белова И.Н., Казанцева Е.С., Онипченко В.Г., 2016. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*Eritrichium caucasicum*) как объект математического моделирования. I. Граф жизненного цикла и неавтономная матричная модель // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 2. С. 106–121.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онипченко В.Г., 2017. Сколько лет живет альпийский малолетник? Модельный подход // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 5. С. 63–80.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онипченко В.Г., 2019. Неутешительный прогноз выживания ценопопуляции *Androsace albana* в случайно меняющейся среде // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 3. С. 200–213.
- Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Уланова Н.Г., Хомутовский М.И., Текеев Д.К., 2023. Тринадцать лет мониторинга ценопопуляции *Eritrichium caucasicum*: стохастическая скорость роста в условиях репродуктивной неопределенности // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 2. С. 114–126.
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2018. Матричные модели в популяционной биологии. Уч. пособие, 2-е изд. М.: МАКС Пресс. 128 с.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=32701104>
- Логофет Д.О., Уланова Н.Г., 2021. От мониторинга популяции к математической модели: Новая парадигма популяционного исследования // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 4. С. 243–269.

- <https://doi.org/10.31857/S0044459621040035>
- Мир Математики, 2023. <https://matworld.ru/posledovatelnosti/chislovye-posledovatelnosti.php>
- На земле и под землёй: границы приспособленности для ценопопуляции клонального растения с поливариантным онтогенезом, 2015. Итоговый научный отчет по проекту РФФИ № 13-04-01836-а. <https://istina.msu.ru/projects/8473479/>
- Оседедец В.И., 1968. Мультипликативная эргодическая теорема. Характеристические показатели Ляпунова динамических систем // Тр. ММО (Изд. МГУ). Т. 19. С. 179–210.
- Понов М.Г., 1953. Сем. Boraginaceae // Флора СССР / Под ред. Шишкина Б.К. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 752 с.
- Свиричев Ю.М., Логофет Д.О., 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Свиричев Ю.М., Пасеков В.П., 1982. Основы математической генетики. М.: Наука. 511 с.
- Цепкова Н.Л., 1987. К синтаксономии пастбищных сообществ высокогорных лугов Центрального Кавказа // Тр. Высокогорного геофизического ин-та. № 68. С. 82–96.
- Шишкин Б.К., Бобров Е.Г., 1952. Род *Androsace* // Флора СССР / Под ред. Шишкина Б.К., Боброва Е.Г. Т. 18. М.; Л.: АН СССР. С. 221–243.
- Шхагапсоев С.Х., 1999. Морфоструктура подземных органов растений первичнообнаженных склонов Кабардино-Балкарии. Нальчик: Кабардино-Балкарский гос. ун-т им. Х.М. Бербекова. 72 с.
- Buckley Y.M., Ramula S., Blomberg S.P., Burns J.H., Crone E.E., et al., 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: A synthesis of matrix population models in a phylogenetic context // *Ecol. Lett.* V. 13. P. 1182–1197. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01506.x>
- Caswell H., 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer. 722 p.
- Che-Castaldo J., Jones O., Kendall B.E., Burns J.H., Childs D.Z., et al., 2020. Comments to “Persistent problems in the construction of matrix population models” // *Ecol. Model.* V. 416. Art. 108913. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108913>
- Cohen J.E., 1976. Ergodicity of age structure in populations with Markovian vital rates, I: Countable states // *J. Amer. Stat. Ass.* V. 71. P. 335–339.
- Cohen J.E., 1979. Comparative statics and stochastic dynamics of age-structured populations // *Theor. Popul. Biol.* V. 16. № 2. P. 159–171. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90011-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(79)90011-X)
- Furstenberg H., Kesten H., 1960. Products of random matrices // *Ann. Math. Stat.* V. 31. P. 457–469.
- Harary F., Norman R.Z., Cartwright D., 1965. *Structural Models: An Introduction to the Theory of Directed Graphs*. N.-Y.: Wiley. Chap. 7.
- Horn R.A., Johnson C.R., 1990. *Matrix Analysis*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 561 p.
- Kemeny J.G., Snell J.L., 1976. *Finite Markov Chains*. Berlin: Springer. 238 p. (на русском: *Кемени Дж., Снелл Дж.*, 1970. Конечные цепи Маркова. М.: Наука. 271 с.)
- Kendall B.E., Fujiwara M., Diaz-Lopez J., Schneider S., Voigt J., Wiesner S., 2019. Persistent problems in the construction of matrix population models // *Ecol. Model.* V. 406. P. 33–43.
- Logofet D.O., 1993. *Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology*. Boca Raton: CRC Press. 308 p. Stereotype reissue: CRC Press, 2018.
- Logofet D.O., 2017. Aggregation may or may not eliminate reproductive uncertainty // *Ecol. Model.* V. 363. P. 187–191.
- Logofet D.O., 2018. Averaging the population projection matrices: heuristics against uncertainty and nonexistence // *Ecol. Complex.* V. 33. № 1. P. 66–74.
- Logofet D.O., 2019. Does averaging overestimate or underestimate population growth? It depends // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108744. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108744>
- Logofet D.O., 2023. Pattern-multiplicative average of non-negative matrices revisited: Eigenvalue approximation is the best of versatile optimization tools // *Mathematics*. V. 11. Art. 3237. <https://doi.org/10.3390/math11143237>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Belova I.N., Ulanova N.G., 2023. Thirteen years of monitoring an alpine short-lived perennial: Novel methods disprove the former assessment of population viability // *Ecol. Model.* V. 477. Art. 110208. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110208>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G., 2020a. Realistic choice of annual matrices contracts the range of λ_s estimates // *Mathematics*. V. 8. № 12. Art. 2252. <https://doi.org/10.3390/math8122252>
- Logofet D.O., Golubyatnikov L.L., Kazantseva E.S., Ulanova N.G., 2021. “Realistic choice of annual matrices contracts the range of λ_s estimates” under reproductive uncertainty too // *Mathematics*. V. 9. № 23. Art. 3007. <https://doi.org/10.3390/math9233007>
- Logofet D.O., Kazantseva E.S., Onipchenko V.G., 2020b. Seed bank as a persistent problem in matrix population models: From uncertainty to certain bounds // *Ecol. Model.* V. 438. Art. 109284. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109284>
- Nguyen V., Buckley Y.M., Salguero-Gomez R., Wardle G.M., 2019. Consequences of neglecting cryptic life stages from demographic models // *Ecol. Model.* V. 408. Art. 108723. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108723>

- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D.*, 2021. R Core Team. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3.1–128. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Pollard J.H.*, 1966. On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models // *Biometrika*. V. 53 P. 397–415.
- Protasov V. Yu., Logofet D.O.*, 2014. Rank-one corrections of nonnegative matrices, with an application to matrix population models // *SIAM J. Matrix Anal. Appl.* V. 35. № 2. P. 749–764.
- Protasov V. Yu., Zaitseva T.I., Logofet D.O.*, 2022. Pattern-multiplicative average of nonnegative matrices: When a constrained minimization problem requires versatile optimization tools // *Mathematics*. V. 10. Art. 4417. <https://doi.org/10.3390/math10234417>
- Sanz L.*, 2019. Conditions for growth and extinction in matrix models with environmental stochasticity // *Ecol. Model.* V. 411. Art. 108797. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108797>
- Shetekauri Sh.*, 1998. Spatial distribution characteristics of glacial relief flora of the high mountains of the Caucasus // *Feddes Repert.* V. 109. P. 465–472.
- Tuljapurkar S.D.*, 1986. Demography in stochastic environments. II. Growth and convergence rates // *J. Math. Biol.* V. 24. P. 569–581.
- Tuljapurkar S.D.*, 1990. *Population Dynamics in Variable Environments*. N.Y.: Springer. 154 p.

Long-term monitoring of population structure: Alpine short-lived perennials on the verge of stability

D. O. Logofet^{a, *}, L. L. Golubyatnikov^a, E. S. Kazantseva^a,
I. N. Belova^a, N. G. Ulanova^{b, **}, T. V. Poloshevets^{a, b}, D. K. Tekeev^c

^a*Institute of Atmospheric Physics, RAS, Laboratory of Mathematical Ecology
Pyzhevsky Lane, 3, Moscow, 119017 Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plant Ecology and Geography
Lenin Hills, Moscow, 119234 Russia*

^c*FGBU “Teberdinsky National Park”*

Baduksky per., 1, Teberda, Karachay-Cherkess Republic, 369210 Russia

*E-mail: danilal@postman.ru

**E-mail: nulanova@mail.ru

The local population stage structures of the primrose *Androsace albana* and the Caucasian forget-me-not *Eritrichium caucasicum* were observed at permanent sites in the alpine belt of the North-West Caucasus annually for 14 years (2009–2022), accumulating data of the “identified individuals” type according to known ontogenetic scales. The data allow us to calibrate the corresponding matrix models of population dynamics, from which we can obtain various quantitative characteristics of the monitoring object, in particular, estimate the measure of viability. A well-known approach to predicting the viability of a local population is to estimate its stochastic growth rate (λ_s) under a certain scenario of random changes in environmental conditions from those observed during the monitoring period. However, only artificial randomness models involved in λ_s calculations are proposed in the literature. Our more realistic randomness model (RRM) is associated with variations in the weather and microclimatic conditions of the habitat. It is reconstructed from a sufficiently long (60 years) time series of the weather indicator, which has turned out to be species-specific in the model perennials. The use of RRM in λ_s calculations by the Monte Carlo method provides the more reliable and accurate estimates of stochastic population growth rates than those using the well-known technique with an artificial randomness model. The obtained λ_s estimates are compared between the two species, as well as between those for each of the species obtained from the monitoring data of different durations. The comparison allows us to draw the conclusion given in the paper title.

УДК 582.766.5:581.332

СТРУКТУРА ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РОДА *CESTRUM* (SOLANACEAE). ТИПИЧНАЯ ФОРМА И ОТКЛОНЕНИЯ (МОРФОЗЫ)

© 2024 г. А. Е. Пожидаев*, В. В. Григорьева**, А. Н. Семенов

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

*E-mail: pae62@mail.ru

**E-mail: grigorieva@binran.ru

Поступила в редакцию 07.04.2023 г.

После доработки 21.03.2024 г.

Принята к публикации 25.04.2024 г.

Изучена индивидуальная изменчивость морфологических признаков пыльцы 55 видов рода *Cestrum* (Solanaceae) при помощи светооптического (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Типичные пыльцевые зерна изученных видов 3-кольпоратные; оры экваториально вытянутые, у пыльцы некоторых видов образуют сплошной экваториальный оровый пояс; скульптура гладкая, струйчатая, морщинистая или бугорчатая, а также существуют промежуточные варианты. Описаны размах и структура изменчивости морфологических признаков пыльцы (число и расположение апертур и скульптура поверхности) в изученных образцах видов *Cestrum* на индивидуальном уровне и на уровне рода в целом. Изменчивость изученных признаков пыльцы укладывается в непрерывные, закономерные, транзитивно упорядоченные (таксон-неспецифичные и рангово-независимые; поверх границ родства таксонов и гомологии структур) геометрические ряды. Признаки пыльцы малоинформативны для уточнения секционного деления рода (все секции рода палиноморфологически неоднородны), хотя они могут использоваться для диагностики отдельных видов. Изученные виды не удается распределить на какие-либо четкие группы в соответствии с рассмотренной системой рода — признаки пыльцы перекрывающиеся, их изменчивость параллельна и транзитивна. Различение дискретных признаков в непрерывном многообразии имеет характер скорее логический и требует существенной (с теоретической точки зрения) редукции естественного многообразия — наблюдаемой изменчивости. В неделимые (непрерывные) и целостные (упорядоченные) ряды оказываются объединены типичная и атипичная изменчивость форм расположения апертур. Различные формы расположения апертур могут быть типичными в разных таксонах, принадлежать не разным архетипам (схема тела разных таксонов), а вместе с атипичными формами пыльцы выстраиваются в непрерывные и геометрически упорядоченные транзитивные (параллельные) морфологические ряды. Описанные свойства структуры индивидуальной изменчивости рассматриваются с позиции нетипологической модели биологической формы (метаморфоз).

DOI: 10.31857/S0044459624030031, EDN: vdchqa

РЕДУКЦИИ КАК СПОСОБ ОБЪЯСНЕНИЯ (КАРТИНА МИРА)

Биология, как и вся европейская наука, родилась в рамках онтологических редукций, возникших еще в донаучный период в классической метафизике (представление о роде как сущности, идее, форме; определение понятия через ближайший род и видовое отличие; объяснение через подведение под понятие) вне задачи описания структуры биологической изменчивости (Куприянов, 2005; Поздняков, 2015; Любарский, 2018). Это в итоге определило и ограничило набор тех

метафор и интуиций (дискретный тип, дискретно-иерархическая классификация, дивергентное генеалогическое древо), которые легли в основу научного подхода к изучению природы (научная картина мира).

Онтологическая редукция предмета исследования происходит в момент, когда мы начинаем говорить не о целостном мире, вполне нечленораздельном в наивном опыте, а решаем различать предметы по признакам (ввиду практической необходимости). Цель этой редукции — в описании наличной изменчивости (познание начинается

с “наречения имен”, поэтому Линней и называл себя “новым Адамом”). Нарекая (означивая) типичные, наиболее распространенные формы или признаки живых тел (пыльцевых зерен), мы выделяем их онтологически, наделяем их индивидуальную форму собственным бытием, свойством быть. Редукция состоит в том, что сходство типичных форм рассматривается как наиболее существенное, субстанциональное свойство. Отсюда возникает представление о биологической реальности как о разнообразии дискретных типов признаков, исходно разделенных небытием на неперекрывающиеся классы (дискретные типы, монофилетические таксоны), и о родо-видовой организации живого, его иерархии (классификация), а затем и генеалогии (филогения).

Действительно, кажется логически вполне допустимым и даже интуитивно верным и ожидаемым, что дискретные (в силу поголовной смертности) живые тела должны и признаки иметь дискретные, а потому могут быть без остатка, с точностью до живого тела, распределены по дискретным (неперекрывающимся) классам и подклассам (логические роды и виды). Тогда соблюдается логическая эквивалентность процедур (типологический универсум; In Memoriam..., 2007; Любарский, 2018; Павлинов, 2018, с. 158) делительных мерономических классификаций частей живых тел (деление архетипа на мероны, части и признаки; система гомологизаций; диагноз; интенционал, содержание понятия “таксон”) и объединительных таксономических классификаций самих живых тел (экстенционал, объем понятия “таксон”).

Кажется не менее верным, что атипичная изменчивость является результатом уклонений от морфологически центральной типичной формы и прочно ассоциируется с беспорядком и неопределенной множественностью подлунного мира (акциденции).

Однако, несмотря на интуитивную ясность и даже проверенную опытом эффективность типологического подхода, который, кажется, не нуждается в специальных доказательствах, в действительности то, что типичная форма является признаком таксона (типологического или филогенетического), доказывать не просто, не прибегая к дополнительным онтологическим и метафизическим предположениям, которые сами нуждаются в последовательном обосновании (Оскольский, 2007; Поздняков, 2015; Любарский, 2018).

В то же время наблюдаемая биологическая изменчивость неоднократно давала повод для описания существования параллельного морфологического сходства (независимого, в неродственных таксонах), выходящего за рамки родо-видовой

упорядоченности и выстраиваемого в последовательные (трансформационные, генеративные и генетические) ряды. Эта изменчивость отразилась в представлениях об очень разных явлениях (лестница существ, параллелизм, метаморфоз, рефрен, градация, клина), от многих из которых, когда-то казавшихся вполне очевидными (Мирзоян, 2013), отказались как от “метафизики” и натурфилософских выдумок в пользу идеи дискретных типов, дивергентной эволюции, генеалогического древа и монофилии таксонов.

Атипичную изменчивость изредка описывают как всевозможные модификации, морфозы, отклонения (Чупов, 1972), а чаще вовсе не фиксируют ни в систематических, ни в морфологических исследованиях. Прежде всего на том основании, что эти отклонения всегда редки, выглядят необычно и устойчиво не наследуются; эта изменчивость не может быть обобщена до родовых понятий. Очередная редукция произошла на наших глазах. Из типичных, таксоноспецифичных форм, описанных морфологом, систематик отбирает случаи апоморфного сходства, и только синапоморфии используются для эволюционных построений (реконструкция филогенеза). Практически это означает, что большая часть изменчивости, по сути, игнорируется (так как не несет филогенетического сигнала) и выводится из-под эволюционной интерпретации, а значит, и причинного (научного) объяснения (картина мира).

Поклоение мужских гаметофитов (пыльцевые зерна, содержащиеся в одном бутоне, пыльнике, микроспоры постмейотической тетрады; результат бесполого размножения — популяция гаплоидных, близкородственных гаметофитов, одноклеточных, на момент заложения апертур) может служить экстремальной моделью полной индивидуальной изменчивости полного поколения генеалогической клады в разных таксонах.

Пыльца — это онтологически полное поколение, полнота которого состоит в том, что на этом этапе жизненного цикла нет смерти как биологического явления. Содержимое пыльника — это не случайная выборка, доступная для изучения на примере спорофитного поколения, а естественный фрагмент и целостный образец генеральной совокупности (все потомки одного предка; модель полного поколения рода). В силу перечисленного задача описания свойств целостного морфологического многообразия живых тел, представляющаяся вполне фантастической на примере спорофитного поколения, оказывается технически несложной на примере полного поколения гаметофитов (пыльцы).

В качестве объекта для такого исследования послужил род *Cestrum* (триба *Cestreae* подсемейства *Cestroideae*) — второй по величине род в семействе *Solanaceae* после рода *Solanum* (Hunziker, 2001; Olmstead et al., 2008). Его представители — главным образом вечнозеленые, реже листопадные кустарники или небольшие деревья, произрастающие на юге Северной Америки, в Центральной и Южной Америке. Некоторые виды имеют декоративное, лекарственное значение и широко культивируются в странах Старого Света, частично там натурализуясь. Среди представителей рода есть растения, обладающие токсическими свойствами.

Вопросы объема рода, его систематики, а также связи с другими родами сем. *Solanaceae* до сих пор остаются не до конца решенными. Первая значительная систематическая обработка р. *Cestrum* была сделана Франси (Francey, 1935, 1936), и, согласно ей, этот род объединяет 257 видов, разделенных на 2 секции: *Eucestrum* и *Habrothamnus*. Д'Арси (D'Arcy, 1979, 1991) и Ольмстед с соавт. (Olmstead et al., 2008) рассматривают род в объеме 175 видов. Ханзикер (Hunziker, 2001) сократил объем рода до 150—200 видов. Ни (Nee, 2001), критически пересмотрев существующие системы р. *Cestrum*, сохранил в нем лишь 150 видов, распределив их по 3 секциям (*Pseudocestrum*, *Cestrum*, *Habrothamnus*) и 22 сериям.

В трибе *Cestreae* род *Cestrum* тесно связан с родами *Sessea* Ruiz. & Pav. и *Vestia* Willd. (Benítez de Rojas, D'Arcy, 1998; Olmstead et al., 2008). Сравнительный палиноморфологический анализ родов *Cestrum*, *Sessea*, *Vestia* показал, что по признакам пыльцы невозможно провести границу между этими близкими родами (Benítez de Rojas, Laportte, 2005).

В литературе приведены изображения пыльцы и данные по ее морфологии лишь для небольшого числа видов (Gentry, 1986; Silva et al., 2003; Stafford, Knapp, 2006; Barth, Duarte, 2008; Vignoli-Silva et al., 2015). Исключение составляют бразильские виды, пыльца которых изучена детально (Silva et al., 2003; Vignoli-Silva et al., 2015). Описав с помощью оптического микроскопа пыльцу 12 видов *Cestrum*, произрастающих во влажных лесах Байи на северо-востоке Бразилии, авторы (Silva et al., 2003) выделили по характеру их скульптуры три основных палинологических типа пыльцевых зерен: 1) гладкие, 2) бородавчатые, 3) струйчатые. Выявленные палиноморфологические признаки (форма пыльцевого зерна, очертания эндоапертур, скульптура поверхности) позволили авторам составить ключ для определения изученных видов *Cestrum* по их пыльце. Полученные данные позволили сделать вывод о палиноморфологической неоднородности

этого рода. Основной вывод данной работы: признаки пыльцевых зерен могут быть использованы для уточнения систематики р. *Cestrum* (Silva et al., 2003). Кроме того, авторы отмечают, что данные по морфологии пыльцы подтверждают самостоятельность некоторых спорных видов *Cestrum* (Vignoli-Silva et al., 2015). Таким образом, существует потребность в дополнительных палиноморфологических исследованиях пыльцевых зерен на примере большего числа видов р. *Cestrum*.

В работе Ни (Nee, 2001) 150 видов, насчитываемых им в роде, распределены на 3 секции (*Pseudocestrum*, *Cestrum*, *Habrothamnus*) и 22 серии (для серий приведены только типовые виды секций, а список всех видов дан по алфавиту). Это не позволило составить полный список распределения всех исследованных видов по трем секциям системы рода (Nee, 2001). Составление подобных списков требует монографической работы систематики, поэтому в настоящей работе использована более ранняя система рода по Франси (Francey, 1935, 1936), согласно которой этот род объединяет 257 видов, разделенных на 2 секции (*Habrothamnus* и *Eucestrum*). Для части исследованных видов их систематическое положение внутри рода осталось неизвестным. Поэтому задачи данного исследования сосредоточены не столько на подробном анализе размаха изменчивости и специфичности признаков пыльцы с точки зрения таксономии и филогении рода или на детальном изучении внутривидовой и популяционной изменчивости. Однако доступный материал (более 50 видов из 150—200 описанных) вполне репрезентативен для решения поставленной задачи — сравнения свойств индивидуальной изменчивости в пределах р. *Cestrum* и в других таксонах.

Статья продолжает описание свойств индивидуальной изменчивости морфологических признаков пыльцы и способов ее теоретической интерпретации (Пожидаев, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна, содержащиеся в одном-двух бутонах, взятых с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (ЛЕ). Пыльцевые зерна исследовали с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного микроскопов (СЭМ). Для светооптического исследования использовали метод ацетолизной обработки пыльцы по Эрдтману (Erdtman, 1952). Препараты изучали при помощи микроскопа Carl

Zeiss Jenaval. Для описания размаха индивидуальной изменчивости признаков пыльцы обследовались два-три препарата каждого образца (или более в случае интересной морфологии). Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в Центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучена морфология пыльцы 55 видов р. *Cestrum* (Приложение 1). Проведенное сравнительное изучение морфологии пыльцы показало, что пыльцевые зерна всех изученных видов одиночные (монады); типичной является 3-кольпоратная пыльца (рис. 1—3). Пыльцевые зерна широкоэллиптические, почти сферические или слегка сплющено-сферические. В очертании с полюса округлые, слабо-трехлопастные, реже округло-треугольные, ангулеапертурные; в очертании с экватора эллиптические или почти округлые.

Апертуры меридиональные, сложные — кольпоратные. Экзоапертуры (кольпы) длинные, глубокие, узкие или довольно широкие, сужающиеся к полюсам с закругленными концами, со слегка утолщенными и более или менее ровными краями. Эндоапертуры (оры) вытянутые, экваториально ориентированные, со слегка волнистыми, четко очерченными или с нечеткими краями, часто имеют сужение в области кольпы (*C. nocturnum*, рис. 1о; *C. viride*, рис. 3у). У некоторых видов концы экваториально вытянутых ор сливаются, образуя экваториальный пояс (рис. 1с). Концы ор часто нечеткие, иногда суженные или могут быть расщепленными у разных пыльцевых зерен в одном образце (*C. mathewsii*, рис. 3г, з'). Четкость краев и концов ор, а также форма оры — признак непостоянный и может варьировать у одного вида в разных образцах или даже в одном образце. В полярном положении пыльцевых зерен в СМ отчетливо видно, что края мезокольпиев приподымаются, эктэксина расслаивается и заметно утолщается, образуя у некоторых видов заметную (*C. euanthes*, рис. 2в; *C. viride*, рис. 3з), а у других менее выраженную (*C. mathewsii*, рис. 3в) камеру над орой. Детали строения экзо- и эндоапертур (длина и ширина, форма, степень слияния) являются признаками, которые могут характеризовать отдельные виды.

Пыльцевые зерна изученных видов р. *Cestrum* имеют средние **размеры** от 27 до 58 мкм по максимальной оси (полярной оси или экваториальному диаметру, в зависимости от формы пыльцевого зерна). Самые мелкие пыльцевые

зерна встречаются у *C. panamense* (полярная ось 27.2—43.3 мкм; экваториальный диаметр 33.9—38.8 мкм), самые крупные — у *C. hartwegii* (полярная ось 49.5—58.7 мкм, экваториальный диаметр 45.8—51.7 мкм; рис. 1е—к) и *C. amictum* (полярная ось 48.8—58.0 мкм, экваториальный диаметр 45.8—49.5 мкм). В разных образцах одного и того же вида размеры пыльцы колеблются от 3 мкм (у *C. anagyris*) до 12 мкм (у *C. bourgeanum*). Для большинства исследованных видов размах изменчивости этого признака составляет 5—7 мкм.

Экзина тектатная, колумеллы в световой микроскоп не просматриваются. Толщина экзины у пыльцы большинства изученных видов 2.0—2.8 мкм. Однако у *C. anagyris* обнаружены пыльцевые зерна с более тонкой экзиной, 1.5 мкм толщиной. Самая толстая оболочка выявлена у пыльцы *C. floribundum*, 3.2—3.4 мкм толщиной.

Использование СЭМ для исследования **скульптуры поверхности** пыльцевых зерен р. *Cestrum* показало, что пыльца изученных представителей достаточно разнообразна по признакам скульптуры. Среди изученных видов можно различать четыре крайних типа скульптуры по наличию или отсутствию соответствующих скульптурных элементов: гладкая, бугорчатая, морщинистая и струйчатая.

Гладкая (*C. euanthes*, рис. 4а) или шероховатая поверхность пыльцевых зерен без ясных перфораций (*C. dumetorum*, рис. 4б; *C. latifolium*, *C. buxifolium*, *C. hirsutum*, *C. moritzii*), иногда неровная или почти волнистая за счет редких перфораций (*C. oblongifolium*, *C. racemosum*, *C. confertum*, *C. alternifolium*, *C. flavescens*, *C. reflexum*).

Бугорчатая скульптура (*C. parqui*, рис. 4с; *C. strigillatum*, рис. 4х; *C. hirtum*, рис. 4ч) нередко хорошо просматривается на СМ. Данные СЭМ позволяют описать детали: бугорки крупные высокие (*C. elegans*, рис. 4и) или широкие плоские, округлые или чаще неправильной формы (особенно у *C. strigillatum*, рис. 4х), 3.5—5.0 мкм в диаметре; поверхность бугров более менее гладкая. Под СЭМ поверхность таких зерен иногда может выглядеть почти гладкой (*C. viride*, рис. 2к; *C. conglomeratum*, рис. 4м).

Морщинистая скульптура. Морщины короткие, беспорядочно расположенные или слабо ориентированные меридионально. Бывает крупноморщинистая (*C. psittacinum*, рис. 4н; *C. lanuginosum*; *C. anagyris*), иногда похожая на крупнобугорчатую (*C. rigidum*, рис. 4ф), с широкими, крупными скульптурными элементами и более или менее гладкой поверхностью между глубокими впадин; или мелкоморщинистая (*C. hartwegii*, рис. 4з; *C. thyrsoides*, рис. 4о; *C. nitidum*) — морщины узкие, иногда похожи на струйки, но менее единообразно ориентированы (*C. bigibbosum*, рис. 4в),

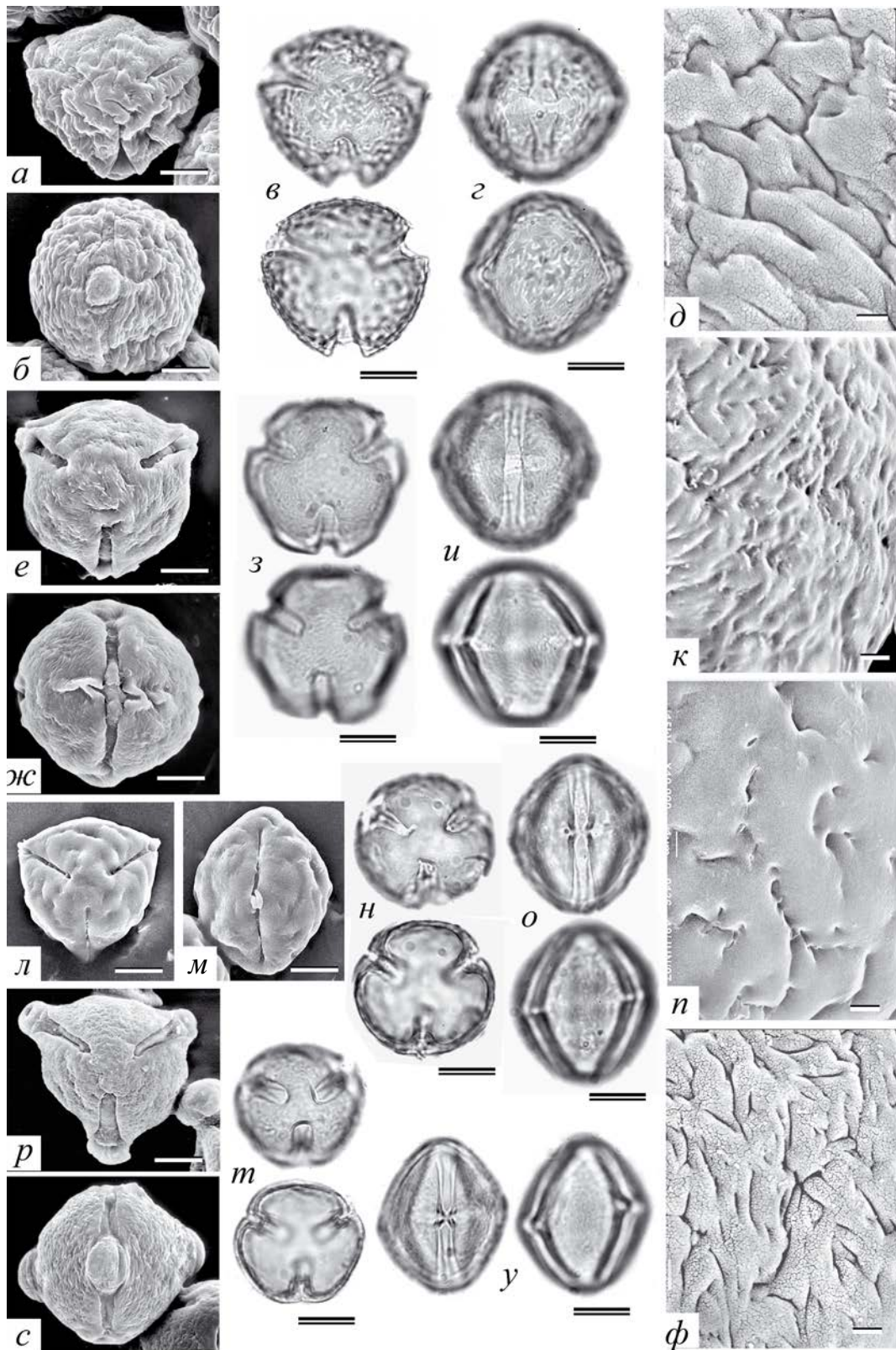


Рис. 1. Морфология типичных пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а–д — *C. elegans*, е–к — *C. hartwegii*, л–п — *C. nocturnum*, р–ф — *C. psittacinum*.

а, в, е, з, л, n, p, т — вид пыльцевого зерна с полюса; б, г, ж, и, м, o, c, y — вид пыльцевого зерна с экватора; д, к, n, ф — скульптура поверхности. а, б, д, e, ж, к, л, м, n, p, c, ф — СЭМ; в, г, з, и, n, o, т, y — СМ. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабные линейки: а–г, е–и, ж–o, з–y — 10 мкм; д, к, n, ф — 1 мкм.

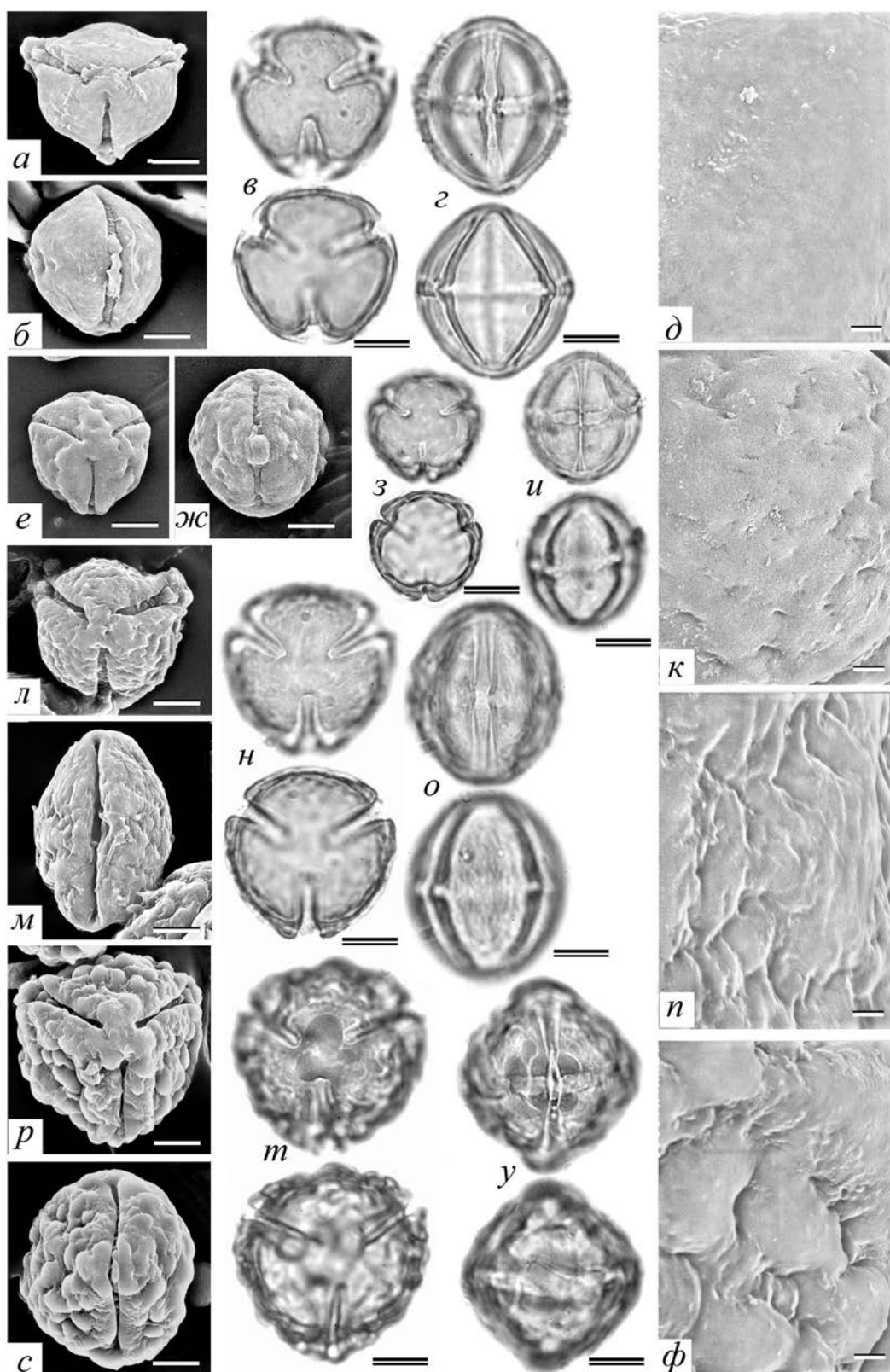


Рис. 2. Морфология типичных пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а–д — *C. euanthes*, е–к — *C. viride*, л–п — *C. parqui*, р–ф — *C. strigillatum*. а, в, е, з, л, н, р, т — вид пыльцевого зерна с полюса; б, г, ж, и, м, о, с, у — вид пыльцевого зерна с экватора; д, к, п, ф — скульптура поверхности. а, б, д, е, ж, к, л, м, n, p, c, ф — СЭМ; в, г, з, и, н, о, т, у — СМ. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабные линейки: а–г, е–и, ж–о, з–у — 10 мкм; д, к, n, ф — 1 мкм.

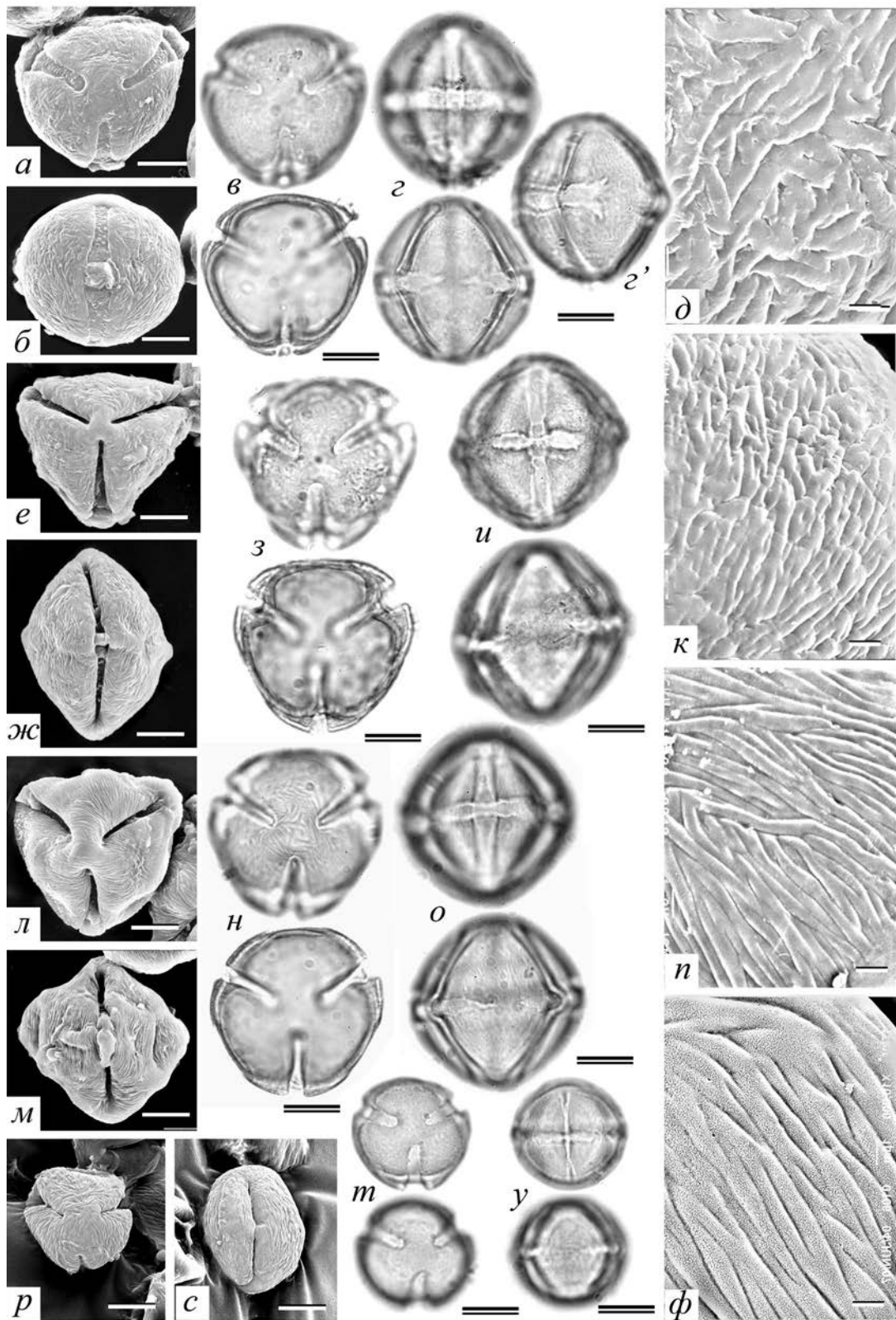


Рис. 3. Морфология типичных пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а–д – *C. mathewsii*, е–к – *C. bigibbosum*, л–п – *C. bracteatum*, р–ф – *C. subpulverulentum*.

а, в, е, з, л, н, р, т – вид пыльцевого зерна с полюса; б, г, ж, и, м, о, с, у – вид пыльцевого зерна с экватора; д, к, п, ф – скульптура поверхности. а, б, д, е, ж, к, л, м, н, р, с, ф – СЭМ; в, г, з, и, н, о, т, у – СМ. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабные линейки: а–г, е–и, ж–о, з–у – 10 мкм; д, к, п, ф – 1 мкм.

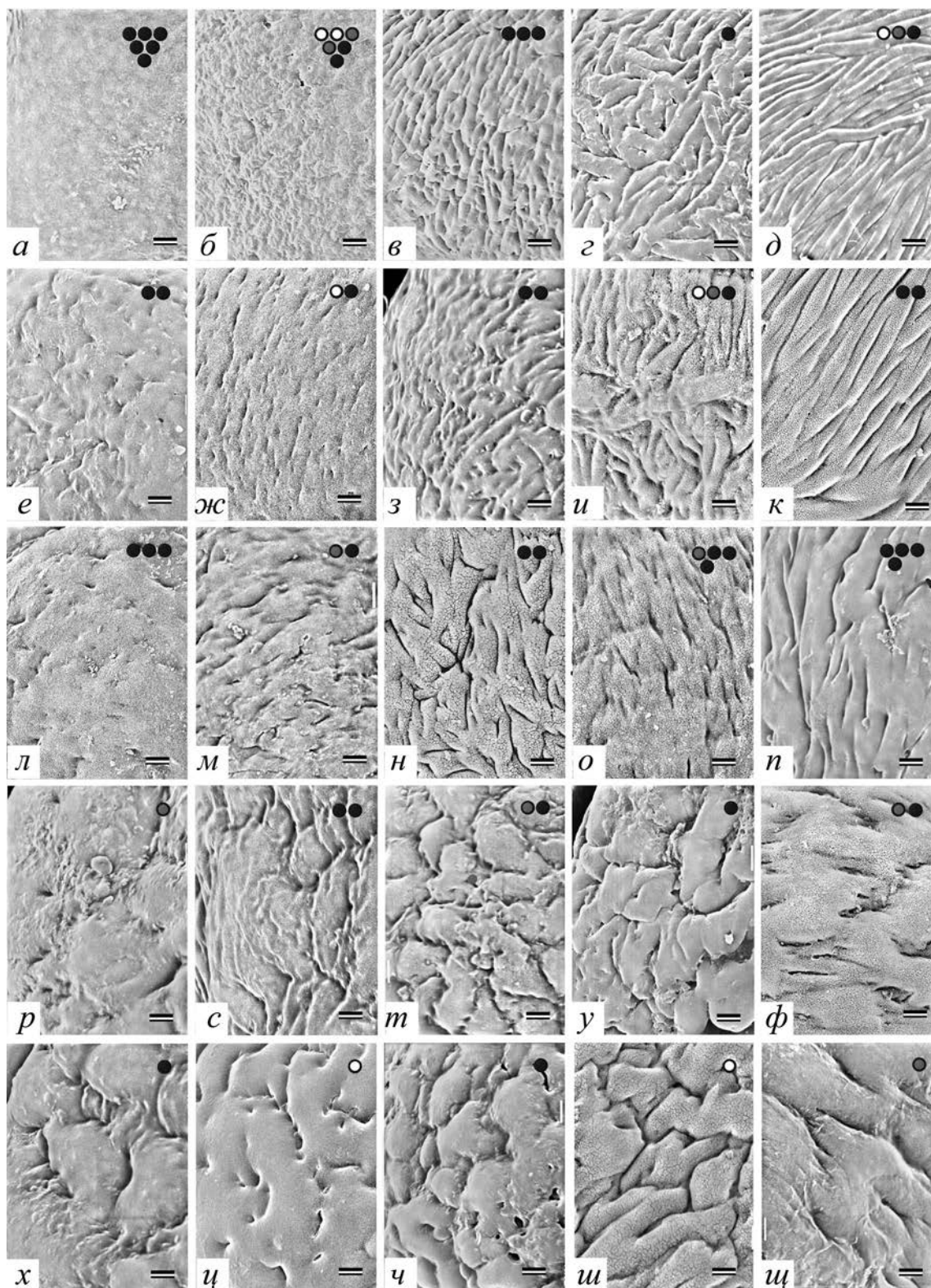


Рис. 4. Изменчивость признаков типичной скульптуры пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а — *C. euanthes*; б — *C. dumetorum*; в — *C. bigibbosum*; г — *C. mathewsii*; д — *C. bracteatum*; е — *C. microphyllum*; ж — *C. discolor*; з — *C. hartwegii*; и — *C. roseum*; к — *C. subpulverulentum*; л — *C. viride*; м — *C. anagyris*; н — *C. psittacinum*; о — *C. thyrsoides*; п — *C. diurnum*; р — *C. laxum*; с — *C. parqui*; т — *C. conglomeratum*; у — *C. jaegeri*; ф — *C. rigidum*; х — *C. strigillatum*; ц — *C. nocturnum*; ч — *C. hirtum*; ш — *C. elegans*; щ — *C. laurifolium*. Точками в правом верхнем углу кадра обозначено число видов со схожей скульптурой: белые — секция *Habrothamnus*, черные — секция *Eucestrum* (Francey, 1935, 1936), серые — секция неизвестна. Масштабная линейка — 1 мкм.

с перфорациями, собранными в неглубокие впадины (*C. psittacinum*, рис. 1р–ф; *C. discolor*, рис. 4ж).

Струйчатая скульптура под световым микроскопом едва просматривается либо совсем неразличима. Под СЭМ у пыльцы разных видов *Cestrum* струи на поверхности пыльцевых зерен различаются длиной, шириной, расположением. Струи длинные и тонкие (*C. bracteatum*, рис. 4д) или более широкие (*C. subpulverulentum*, рис. 4к), иногда похожие на морщины, но более тонкие и единообразно ориентированные более или менее меридионально. Для пыльцы *C. mathewsii* (рис. 4з) характерны разветвляющиеся струи, не имеющие общего направления. У некоторых видов скульптура на полюсах и вдоль края апертуры из струйчатой и морщинистой переходит в более гладкую (*C. rigidum*, рис. 4ф).

Кроме перечисленных терминальных форм скульптуры с хорошо выраженными признаками существуют виды с промежуточными вариантами признаков, тонкие градиенты промежуточных состояний которых не всегда однозначно позволяют отнести скульптуру вида к тому или иному варианту (рис. 4).

Описанные варианты скульптур распределены между изученными видами более или менее равномерно (рис. 4, число видов и их секционное деление показаны числом и цветом точек в правом верхнем углу); распределение вариантов скульптур по секциям также не обнаруживает какой-либо заметной специфичности (Приложение 1). В р. *Cestrum* незначительно преобладают виды с однообразной гладкой (рис. 4а), почти гладкой или шероховатой скульптурой (рис. 4а, б, е, л), у которой все скульптурные элементы (перфорации, морщины, бугорки, струи) могут быть слабо выражены или почти неразличимы. Немного меньше число видов с различными вариантами мелкоморщинистой, мелкоструйчатой скульптуры (рис. 4в–д, з–к) и с их разнообразными слабо различимыми промежуточными состояниями, с большей или меньшей выраженностью одного из вариантов признака. Меньшая доля видов с более разнообразной крупноморщинистой (рис. 4н–п, ф, ш) и крупнобугорчатой пыльцой (рис. 4р–у, х–ш). Подобные подсчеты сильно зависят от того, с какой подробностью развернут непрерывный ряд.

Индивидуальная изменчивость формы расположения апертур пыльцы в роде Cestrum

Типичные формы пыльцевых зерен по числу и расположению апертур оказываются лишь малой частью естественной изменчивости, наблюдаемой в р. *Cestrum* (рис. 5, 6а). В 29 из 55 исследованных видов (более половины; Приложение 1) в пределах одного пыльника, кроме типичной 3-кольпоратной

пыльцы, были обнаружены разнообразные атипичные формы, отклоняющиеся по числу и расположению апертур (рис. 5, 6). Все формы пыльцы, обнаруженные в р. *Cestrum*, отклоняющиеся и типичная (т.е. вся индивидуальная изменчивость), изображенные в некоторой стандартной проекции, могут быть составлены в один непрерывный геометрически упорядоченный ряд (рис. 6а). В этом ряду геометрически наиболее простая отклоняющаяся форма с одной циклической апертурой, которая делит пыльцевое зерно на две равные половины (рис. 5а, г; рис. 6а, форма А), за счет ассиметричного изгибания кольцевой апертуры в одну сторону и постепенного появления дополнительной кольпы из зачатков на противоположных сторонах циклической апертуры (рис. 5б, в; рис. 6а, формы В и С) постепенно “превращается” в типичную 3-кольпатную форму (рис. 6а, D). Ряд может быть продолжен, и за счет симметричного изгибания в обе стороны (рис. 6а, F) циклическая апертура исходной формы (рис. 6а, А) постепенно “закручивается” как шов на теннисном мяче и “превращается” в 4 W-образно расположенные кольпы (рис. 5и–л, р; рис. 6а, G). Затем 4-кольпатная W-форма (рис. 6а, G) за счет появления 2 дополнительных апертур на ее противоположных сторонах (рис. 5м, о; рис. 6а, H и I) “преобразуется” в 6-ругатную тетраэдр-форму (рис. 5н, с–у; рис. 6а, J) с 6 апертурами, расположенными глобально по ребрам. Кроме того, существуют отклоняющиеся формы 3-кольпатной пыльцы (рис. 6а, D), у которых апертуры занимают такое положение, в котором появление дополнительной апертуры (рис. 5е–з; рис. 6а, E) “превращает” ее в 6-руговую тетраэдр-форму. Также 3-кольпатная форма может быть прямо трансформирована в 6-ругатную, за счет возникновения на одном из ее полюсов широкого парасинкольпа (рис. 5ф–ч; рис. 6а, K). Вопрос о направлении ряда и предпочтительности какого-либо из возможных направлений остается открытым. В целях данной работы удобнее начинать описание ряда с геометрически наиболее простой формы (с одной циклической апертурой, которая делит пыльцевое зерно на две равные половины; рис. 5а, г; рис. 6а, А), а не, например, с типичной формы.

В изученных образцах пыльцы р. *Cestrum* обнаружен разный размах изменчивости атипичных форм: в образцах атипичные формы встречаются в неполных наборах, в небольшом числе вариантов и в разных сочетаниях (Приложение 1).

Распределение по секциям отклоняющихся форм расположения апертур также не обнаруживает какой-либо заметной специфичности.

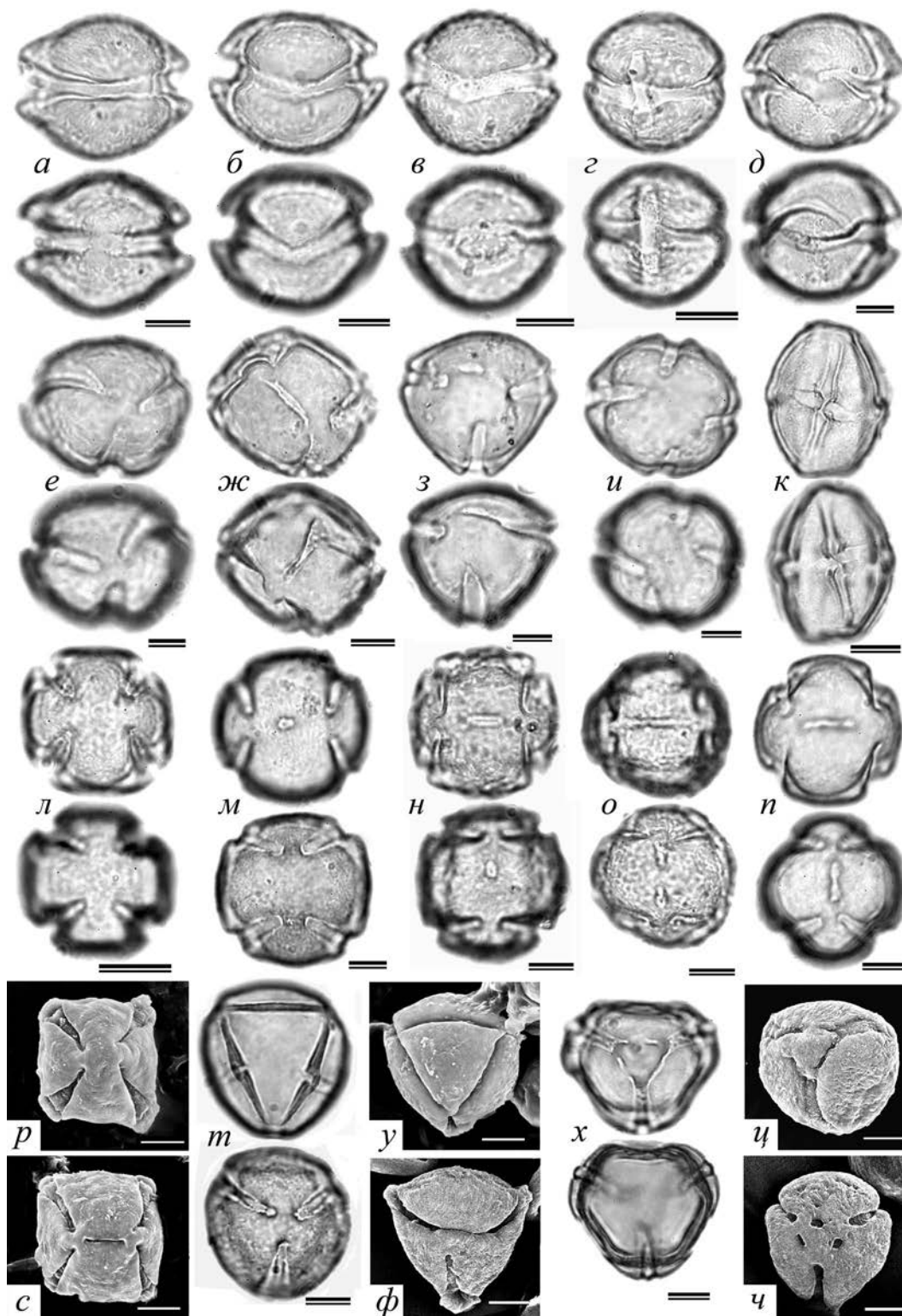


Рис. 5. Отклоняющиеся формы расположения апертур пыльцы представителей р. *Cestrum*: а — *C. benthami*; б — *C. lanatum*; в, г — *C. lanuginosum*; д — *C. fasciculatum*; е — *C. dumetorum*; ж — *C. euanthes*; з, и — *C. buxifolium*; к — *C. thyrsoides*; л — *C. dumetorum*; м — *C. anagyris*; н — *C. parqui*; о — *C. hirtum*; п — *C. buxifolium*; р — *C. anagyris*; с — *C. violaceum*; т — *C. violaceum*; у — *C. boeoneense*; ф — *C. violaceum*; х — *C. racemosum*; ц — *C. scandens*; ч — *C. violaceum*.

а — форма А; б — форма В; в, г — форма С (одно и то же пыльцевое зерно в двух разных проекциях); е–з — форма Е; и–л, р — форма Г; м, н — форма Н; о — форма И; п, с, т, у — форма Ж; ф–ч — форма К. Буквенные обозначения форм см. на рис. 6. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабная линейка — 1 мкм.

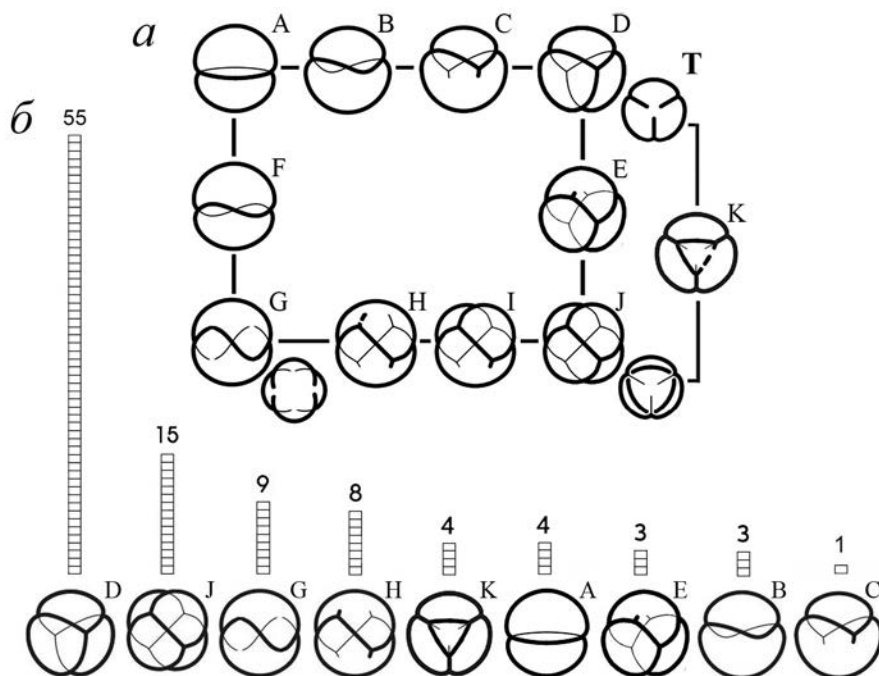


Рис. 6. Схематическое изображение форм расположения экзоапертур пыльцы представителей р. *Cestrum*; морфологический ряд (а) и распределение встречаемости форм пыльцы по числу видов р. *Cestrum* (б — высотой столбцов и цифрами у каждой формы на диаграмме указано число видов, в котором обнаружена обозначенная форма). А — циклоапертурная форма, с кольцевой апертурой, лежащей в плоскости экватора пыльцевого зерна; D — 3-кольчатая форма (типичная); G — циклоапертурная форма, с одной кольцевой апертурой, закрученной как шов на теннисном мяче (уменьшенное изображение внизу справа — 4-кольчатая форма с четырьмя W-образно попарно скошенными кольцами); J — 6-ругатая тетраэдр-форма; K — 3-кольчатая форма с парасинкольпом на одном из полюсов; B, C, F, E, H, I — промежуточные формы. Уменьшенные изображения внизу справа от форм D, G и J показывают эту же форму в другой проекции.

Упорядоченность охватывает многообразие в целом — все (редкие и даже единичные) его формы с точностью до долей процентов (Pozhidaev, 2002, fig. 3). Других форм в изученных образцах р. *Cestrum* не обнаружено. Среди отклоняющихся форм наиболее распространенными оказываются формы с симметрией, близкой к тетраэдрической (W-форма, тетраэдр-форма; рис. 6б, G–J). Остальные формы встречаются реже и у меньшего числа видов.

Во всех образцах пыльцы отклонения единичны, с частотами встречаемости, стремящимися к нулю; поэтому сравнение распределения частот встречаемости форм в каждом образце оказывается мало информативным. Содержательной оказывается более грубая оценка: сравнение широты распространения отклоняющихся форм в изученных видах — доля видов, в которой встречается данная форма (рис. 6б). Распределение встречаемости форм пыльцы по числу изученных видов имеет квазигиперболический вид, характерный для целостных систем (Чайковский, 2004).

ОБСУЖДЕНИЕ

Структура изменчивости признаков скульптуры в роде Cestrum

В р. *Cestrum* существуют виды, у пыльцы которых перечисленные выше признаки скульптуры (гладкая, морщинистая, струйчатая, бугорчатая) выражены ясно и отчетливо (рис. 4а, д, х, и). Но немало видов, пыльца которых характеризуется переходными, промежуточными признаками типичной скульптуры.

Все варианты типичных скульптур, обнаруженные у исследованных видов, удается расположить таким образом, что терминальные, хорошо различимые варианты скульптур оказываются объединены переходными вариантами с промежуточным состоянием признаков в широкий, непрерывный и упорядоченный ряд (рис. 4). Выделение каких-либо дискретных, хорошо различимых типов в непрерывном ряду и описание изменчивости с помощью классификации не соответствует свойствам наблюдаемой изменчивости. Попытка классифицирования непрерывного многообразия

приводит к необратимому искажению свойств наблюдаемой изменчивости (игнорирование ее непрерывной упорядоченности).

Учитывая непрерывный характер изменчивости признаков скульптуры в р. *Cestrum*, предлагаемые в литературе классификации скульптур (Silva et al., 2003), отражают скорее логическую возможность различения некоторых терминальных форм признака, чем реальное свойство изменчивости и распределения вариантов признака среди изученных видов. Ввести такие разграничения (свести изменчивость к дискретным типам признака) бывает тем проще, чем меньше число изученных видов (Пожидаев и др., 2023). Однако подобное деление требует значительной редукции части наблюдаемого естественного многообразия (промежуточных форм признака), существование которого мы не можем игнорировать. Хотя в задачи исследования не входило сопоставление палиноморфологических характеристик (размах и специфичность изменчивости признаков пыльцы) таксономических подразделений в системах р. *Cestrum*, полученные данные показывают, что все секции рода палиноморфологически неоднородны, во всех секциях встречаются виды с разными вариантами скульптуры (рис. 4) и строения эндоапертур.

Из-за высокой степени параллелизма морфологические признаки пыльцы оказываются малоинформативны для уточнения секционного деления рода. Признаки скульптуры изученных видов *Cestrum* достаточно стабильны и единообразны в пределах одного образца — какие-либо значительные отклонения или индивидуальная изменчивость скульптуры в исследованных образцах не обнаружены. Наличие изменчивости по признакам скульптуры обычно связано с глубокими нарушениями развития и чаще характерно для стерильной пыльцы (Tellería, Daners, 2007; Shishova et al., 2019). Это позволяет с некоторой уверенностью высказывать предположение о специфичности признаков пыльцы по отдельному образцу для вида в целом.

Структура индивидуальной изменчивости форм расположения апертур в роде *Cestrum*

Некоторые отклоняющиеся формы пыльцы р. *Cestrum* повторяют типичные формы других (далеких, неродственных) таксонов. Так, циклоапертурная форма (рис. 6a, A) не бывает типичной в сем. Solanaceae, но описана как типичная во многих группах однодольных (*Monstera*, сем. Araceae; *Rapatea*, сем. Rapateaceae; *Nyssa*, сем. Anacardiaceae) и в нескольких родах двудольных растений: *Eupomatia*, сем. Eupomatiaceae; *Pedicularis*, сем. Orobanchaceae; *Belangera*, сем. Cunoniaceae (Pozhidaev,

2000b, fig. 57); *Crypteronia*, сем. Penaeaceae (Pozhidaev, 1998, Plate I, 13); *Victoria*, *Nymphaea*, сем. Nymphaeaceae (Pozhidaev, 2000b, fig. 73, 74). 6-ругатная форма не бывает типичной в сем. Solanaceae, но является типичной в семействах Basellaceae (*Basella*), Euphorbiaceae (*Euptelea*), Fumariaceae (*Corydalis*), Cactaceae (*Rhipsalis*), Lamiaceae (*Sideritis*, подрод *Empedoclea*). Обе эти формы вместе со слитно-апертурной формой “теннисный мяч” (или раздельно-апертурной W-формой, на рис. 6a обозначенных одной буквой G), которая не бывает типичной ни в одном таксоне, являются наиболее частыми отклонениями в таксонах двудольных с типичной 3-кольчатой пыльцой. 4-кольчатая W-форма (и ее слитно-апертурный вариант) никогда не бывает типичной, но вместе с циклоапертурной и 6-руговой формами является наиболее распространенным отклонением в таксонах с 3-кольчатой и 3-кольпоратной пыльцой. Выявленные отклонения форм пыльцы и их ряды не имеют ясной таксономической значимости, таксон-неспецифичны и универсальны — повторяются подобно рефрену (In Memoriam..., 2007) во многих таксонах цветковых растений с типичной 3-кольчатой и 3-кольпоратной пыльцой: *Acer* (Pozhidaev, 1993), *Aesculus* (Pozhidaev, 1995), *Krameria* (Pozhidaev, 2002), *Scrophularia* (Шелудякова и др., 2017), *Euonymus* (Gavrilova et al., 2018), *Nicotiana* (Григорьева и др., 2019), *Galeopsis* (Пожидаев, Петрова, 2022), *Physalis*, *Rubus*, *Euphorbia*.

Ряд живых тел непрерывен — делится только на дискретные живые тела и ни на какие группы (типы, архетипы, классы, таксоны) без остатка, с точностью до живого тела; не делится — остаются живые тела с промежуточными формами признака. Дискретные живые тела с непрерывным многообразием признаков не могут быть распределены без остатка по дискретным таксонам, а их признаки по дискретным архетипам (остаются “лишние” живые тела промежуточной формы). Описание не может быть сведено к типологии — мерономические отношения “часть—целое” оказываются содержательнее задач типологического описания (Раутиан, 2001).

Строение отклоняющихся форм геометрически вполне упорядочено (хоть и менее симметрично), что не позволяет предполагать, что отклоняющиеся формы — случайные ошибки в программе развития. Отклонения оказываются не случайными уродствами, абберациями, искажениями обычной, нормальной формы (Clarke, 1975), а вполне упорядоченными состояниями, которые могут быть выстроены в непрерывные последовательности промежуточных вариантов между типичными формами. Как бы “криво” и неправильно ни выглядели некоторые отклоняющиеся формы пыльцы

Cestrum (рис. 5e–z; рис. 6a, B, E), расположение их апертур так же строго подчиняется той же геометрической закономерности и в этом смысле не менее упорядочено, чем расположение апертур типичных, наиболее симметричных форм. Весь геометрически закономерный ряд форм в целом и расположение апертур каждой из форм в отдельности (рис. 6a) в точности описываются этой закономерностью. Атипичные пыльцевые зерна имеют обычное, нормальное для типичной фертильной пыльцы строение апертур (независимо от их числа и расположения на пыльцевом зерне), скульптуру поверхности и стратификацию слоев спородермы, размеры, близкие к типичным, нормально развитый протопласт, обычное цитологическое строение и способны к формированию пыльцевой трубки. Все пыльцевые зерна (типичные и отклоняющиеся) являются дефинитивными формами зрелой пыльцы.

Это дает основание предполагать, что их форма не является результатом нарушений, и рассматривать отклонения не как патологическое состояние (дефект, нарушение), имеющее собственные причины, а как вариант нормы, возникающий вследствие тех же причин, что и типичная форма.

Преобладают, являются типичными наиболее симметричные, геометрически завершенные формы ряда (рис. 6a, A, D, J), а большинство отклоняющихся, атипичных форм оказываются менее симметричными состояниями, промежуточными между разными типичными. Впрочем, завершенность типичных форм — не правило для всех признаков; все варианты скульптур являются типичными (и терминальными, наиболее выраженными, и промежуточными, с переходными признаками; рис. 4).

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продланное исследование индивидуальной изменчивости полного поколения пыльцы представителей р. *Cestrum* показало, что разные формы пыльцы, которые бывают типичными (рис. 6a, A, D, J), входят не в разные архетипы (тип организации, схема живого тела) разных таксонов, а вместе с отклоняющимися формами образуют непрерывный упорядоченный ряд (рис. 6a), в котором отклоняющиеся, менее симметричные варианты оказываются промежуточными между типичными состояниями. Предметно наблюдаемая биологическая изменчивость (результат произошедшей эволюции) устроена принципиально иначе; если не игнорировать существование переходных форм, то полная индивидуальная изменчивость имеет свойства, иные до противоположных теоретически

ожидаемым, основанным на филогенетических представлениях. Ряды изменчивости не дискретные, а непрерывные; не случайные, а упорядоченные; не таксонспецифичные, а транзитивные; не иерархичные, а рангово-независимые (Пожидаев, 2015).

Типичные формы и ряды форм

Типичные формы, которые мы пытаемся вписывать в генеалогические последовательности и связываем генетически, для существования которых подыскиваем адаптационные и функциональные объяснения, оказываются гармоничными частями совсем других рядов — не филогенетических (генеалогических) последовательностей, а рядов чистых геометрических форм, лишенных всех свойств и смыслов (в том числе и биологических), кроме протяженности.

Упорядочена вся индивидуальная изменчивость — случайных форм не бывает. Признаки живых тел составляют самосогласованный ансамбль форм — целостную надорганогенную форму, единую геометрически упорядоченную периодическую систему параллелизмов (симметричная и периодическая сеть морфологических рядов; Пожидаев, 2015, рис. 2), в которой гомологические ряды не могут быть оторваны от гетерологических, а типичные формы — от отклонений и объяснены отдельно. Все формы (типичные и отклоняющиеся) непрерывного и упорядоченного ряда связаны единой геометрической закономерностью, и, определенно, в силу единства и неделимости ряда их возникновение не может быть объяснено отдельно друг от друга, разными причинами (например, типичные — положением пыльцевого зерна в тетраде и ориентацией веретена деления, родством или приспособлением, а отклоняющиеся — как закономерность, случайность, удача или чудо).

Естественная изменчивость формы живого тела возникает не в силу действия каких-либо причин, а как свойство целостности, на общих основаниях. Геометрическая упорядоченность законоподобна — не знает исключений, предустановлена и не требует других объяснений. Эти законы характеризуют не действие и наступают не при каком-либо условии; они безусловны и абсолютны (системные законы, автоматизм формы; автопоэз — Чайковский, 2018), но их разворачивание также занимает время.

Упорядоченность индивидуальной изменчивости — не результат обобщения, а свойство целого. Типичные формы, как и все прочие — это индивидуальные формы, а не результат процедур обобщения (редукции естественной изменчивости к типичной форме); не возникают в результате идеализаций и умножения реальности в умозрении (ненаблюдаемые понятия);

не нуждаются в типологическом описании (классификация). Изменчивость возникающего поколения живых тел упорядочена не "по роду их" (Библия, гл. 1. Genesis), и не род определяет признаки типичной формы (Линней, 1989) — параллельна вся изменчивость (Берг, 1922).

*Не клада, а клина; не наследование,
а воспроизведение; не генезис, а морфоз*

Наблюдаемая индивидуальная изменчивость признаков полного поколения выстраивается не в дискретно-иерархическую классификацию, дивергентное древо или в монофилетическую кладу, а в клину — непрерывный ряд, в котором разные типичные формы оказываются соединены переходными формами (лестница существ — Мирзоян, 2013; метаморфоз — Гете, 2014; рефрен — Мейен, 1978).

На примере полного поколения пыльцы как на модельном объекте для изучения свойств изменчивости (все потомки одного предка, при почти полном их генетическом единообразии) наблюдается не наследование типичной, предковой формы, а воспроизводится фрагмент универсального непрерывного и упорядоченного многообразия (ряд одинаковых отклонений и типичных форм далеких, неродственных родов).

Для возникновения наблюдаемых свойств индивидуальной изменчивости при размножении в поколении генеалогической линии должен происходить не генезис (порождение, возникновение по родам, процессуальная реконструкция; In *Memoriam...*, 2007), а морфоз (перерождение, изменение родовых признаков, возникновение формы другого рода, далекого, неродственного таксона). Для обозначения наблюдаемых отклонений и перерождения формы используется понятие "морфоз", как более нейтральное (и потому более содержательное), позволяющее избежать при интерпретации данных негативных коннотаций, заведомо вкладываемых в понятие "нарушение" (уродство, патология).

В индивидуальной изменчивости пыльцы наблюдается как за одно поколение, сразу, возникает форма живого тела, типичная для далекого, неродственного, генетически несовместимого таксона. В каждом поколении происходят события, сопоставимые с макроэволюционными — возникает сбалансированный онтогенез иного плана организации, схема тела другого таксона. Наблюдается массовая и политопная макропотенциальная изменчивость (а не гипотетические и пока не обнаруженные макромутации — редкие уникальные эволюционные события с эпохальными

последствиями: возникновение нового макротаксона; геологические масштабы времени). В явлении морфоза изменчивость (вся) возникает всякий раз заново. Действие причин эволюции (история возникновения изменчивости) не отнесено в далекое прошлое (в силу предполагаемой медленности эволюции), а происходит в вечном и неизменном, неподвижном, никуда не текущем и единственно реальном времени "сейчас".

Сведение же наблюдаемой индивидуальной изменчивости к дискретным архетипам как способу первичного описания исходных данных с еще неизученной структурой изменчивости приводит к их излишней редукции, недопустимой с теоретической точки зрения (теряется часть изменчивости, необратимо искажается ее упорядоченность) и неудовлетворительной по результату (таксон-меронное несоответствие; In *Memoriam...*, 2007). Чтобы скомпенсировать искажения, вносимые типологическим способом описания, возникает необходимость введения целого каскада излишних, ненаблюдаемых сущностей. Результат — гипотетичность всей теоретической конструкции филогенеза (непроверяемость, нефальсифицируемость по Попперу; поэтому дарвинизм — не научная теория, а учение, мировоззрение; Павлинов, 2018); принципиальная ненаблюдаемость основных понятий (таксон, родство, дивергенция); отсутствие однозначных критериев их предметности и определений (гомология, таксон, вид); объяснение ненаблюдаемых явлений ненаблюдаемыми причинами; неизбежная содержательная бедность филогенетической интерпретации (без фигуры предка, без морфологии потомков, без привязки изменчивости к временной шкале, без таксономических рангов).

Свойства изменчивости

На полном поколении пыльцы (содержимое бутона или пыльника) как на модельном объекте, обладающем максимальной полнотой при минимальной сложности, становятся видны собственные свойства изменчивости (параллелизм, транзитивность, упорядоченность, симметрия, изомерия; Pozhidaev, 2000a; Пожидаев, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023) — наблюдаемый (и даже фотографируемый) аспект реальности, никак не рефлексированный актуальной теоретической моделью филогенетической (генеалогической, дивергентной, селективной) эволюции.

Непрерывность морфологической изменчивости не следует ни из каких теоретических концепций и может быть только внесена в теоретический дискурс как результат наблюдения. Несмотря на

тотальный редукционизм типологического подхода, находятся способы наблюдать свойства целостности. Каким бы контринтуитивным ни выглядело сделанное заключение, оно более соответствует наблюдаемым свойствам индивидуальной изменчивости — позволяет учесть неизвестные прежде наборы форм и выявить морфологические закономерности, которые не были описаны при другом подходе. Такое представление биологической формы рациональнее описывает всю изменчивость (результат предшествовавшей морфологической эволюции) в ее предметной целостности (индивидуальные формы), не прибегая к типологическим процедурам обобщения, без введения общих понятий, универсалий, без удвоения реальности в формах умозрения.

Рациональный образ бытия может быть введен содержательно (а не как форма дискурса) из наблюдения свойств целого, доступных прямому созерцанию, непосредственному чувственному восприятию в упорядоченности формы единичных предметов — натуралий, многообразия индивидуальных живых тел (единичная вещь как предмет мысли, феноменологическая редукция; Оскольский, 2001). Созерцание как наблюдение, неопровержимое свидетельство о бытии, как оно есть, в котором каждый субъект (который также является конечным, смертным живым телом, познающим бесконечный мир) может убедиться на собственном опыте (“вложить персты”).

Получаем простую, но не наивную науку, которой открыт взгляд на естественное многообразие в его совершенстве и целостности, не расчленяя на дискретные типы и не объединяя в дискретные классы их органическое единство (не умножая сущностей в процедурах типологического описания), не вводя в качестве причин биологической эволюции понятия, которые обозначают принципиально ненаблюдаемые явления (родство, дивергенция, таксон), не используя понятий и идеализаций, для которых не удастся выработать ясных критериев и определений — способов установить их натуральное соответствие, предметность (вид, экониша, тип, таксон, родство, гомология).

Ряды современных форм отражают не морфогенетические последовательности, а метаморфоз — ряды пластические. Появление в индивидуальной изменчивости типичной формы других таксонов означает, что в полном поколении генеалогической линии происходит не генезис (порождение, генетические и генеративные ряды, случайное мутирование, дивергенция за счет селективного вымирания), а морфоз (перерождение, изменение родовых признаков без изменения видовых).

События эволюции не отнесены в далекое прошлое, а наблюдаются во времени “сейчас”.

Ряд, как способ описания, позволяет представить явление изменчивости как единое целое, не противопоставляя типичную изменчивость и параллелизмы (как в теории типов и в теории дивергенции), не выводя из-под причинного объяснения большую часть наблюдаемой изменчивости, не вводя каждый раз отдельную причину для отдельной формы (разные для типичных форм и “нарушений”). Ряд позволяет отразить в свойствах модели первичность и самого многообразия, и его упорядоченности (а не исходное единообразие и первозданный хаос). Непрерывность рядов форм пыльцы означает также, что все формы существуют у современных растений, вымерших форм нет. Возникающая эволюционная новизна (морфологическая изменчивость, результат эволюции) исходно упорядочена (нередуцируемая сложность, системность по Ю.А. Урманцеву; In Memoriam..., 2007) и не нуждается в дополнительном упорядочивании с помощью классифицирования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзадания по теме “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (AAAA-A18-118031690084-9).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

Приложение 1.

Секционное деление р. *Cestrum* (по: Francey, 1935, 1936), список исследованных образцов и краткое описание морфологических признаков пыльцы. Буквенные обозначения отклоняющихся форм расположения апертур (отклонения) см. на рис. 6.

№	Образец	Полярная ось (мкм)	Экваториальный диаметр (мкм)	Ширина мезокольпума (мкм)	Толщина экзины (мкм)	Огкляющиеся формы	Скульптура	Иллюстрации (рис.)
Секция <i>Habrothamnus</i>								
1	<i>C. auranticum</i> Lindl. Mexico, Pueblo Nuevo Solistahuacán. Alush. Shilom Ton. 2769. 15.08.1967	40.0—49.7 44.8 ± 3.85	39.2—42.6 40.9 ± 1.73	29.7—33.4 31.5 ± 1.85	2.5—2.8 2.6 ± 0.15		неясно-морщинистая с редкими перфорациями	
2	<i>C. benthamii</i> Miers. Mexico, St. Hidalgo. C.G. Pringle. 18.08.1898. № 6974	46.7—50.1 48.4 ± 1.65	42.3—48.0 45.2 ± 2.85	31.9—34.0 32.9 ± 1.05	2.0—2.5 2.3 ± 0.25	A	неясно-щероховатая	5a
3	<i>C. elegans</i> (Brongn. ex Neumann) Schldt. ("C. <i>purpureum</i> (Lindl.) Standley"). Mexico, Vera Cruz. C. Hernandez et al. 20.04.1976	47.2—51.3 49.3 ± 2.05	40.0—47.2 43.6 ± 3.60	27.7—34.8 31.3 ± 3.35	2.5—2.8 2.6 ± 0.15		крупнобугорчатая	1a—d 4и
4	<i>C. hartwegii</i> Dunal. Mexico, state of Puebla. C.G. Pringle 10005. 22.08.1904	49.5—58.7 54.1 ± 4.60	45.8—51.7 48.8 ± 2.95	32.6—36.9 34.8 ± 2.16	2.2—2.5 2.4 ± 0.15	J	мелкоморщинистая, с редкими перфорациями	1e—k 4з
5	<i>C. psitiacinum</i> Stapf. Kew (type plant). Lord Taldot de Malahide. 16.07.1970	42.3—44.4 43.4 ± 1.05	38.2—42.3 40.3 ± 2.05	27.5—27.8 27.6 ± 1.05	2.2—2.6 2.4 ± 0.20		морщинистая	1p—ф 4н
Секция <i>Eucesstrum</i>								
6	<i>C. anagyris</i> Dunal (Humsley) Mexico, San Nicolas. M. Bourgeay. 27.09.1865—1866. № 983	46.0—49.6 47.8 ± 1.80	44.8—49.6 47.2 ± 2.40	34.7—38.5 36.6 ± 1.90	1.5—2.5 2.0 ± 0.50	I, J	крупноморщинистая	
6a	<i>C. anagyris</i> Dunal ("C. <i>bourgeianum</i> Fernald.") C.G. Pringle. 13.04.1904. № 8902	40.0—52.1 46.1 ± 6.05	42.8—48.8 45.8 ± 3.00	31.4—36.5 33.9 ± 2.55	1.9—2.5 2.2 ± 0.30	H, I, J	крупноморщинистая	4м 5м, т
6б	<i>C. laxum</i> Benth. (<i>C. bourgeianum</i> Fernald.) C.G. Pringle 8902. 13 apr. 1904	40.0—52.1 45.9 ± 6.1	42.8—48.8 45.6 ± 3.00	31.4—36.5 33.8 ± 9.43	1.9—2.5 2.2 ± 0.30		щероховатая	4p
7	<i>C. bigibbosum</i> Pittier ("C. <i>laxiflorum</i> Dunal.") Columbia. Moritz. № 212	37.6—47.4 42.5 ± 4.90	39.2—46.9 43.1 ± 3.85	30.0—32.0 31.0 ± 1.00	1.7—2.2 1.9 ± 0.25		короткоструйчатая, струи 0.25 мкм шириной	3e—к 4в
8	<i>C. buxifolium</i> HBK. Columbia. Moritz. № 1027	41.8—46.2 44.0 ± 2.20	39.2—43.5 41.4 ± 2.15	27.3—31.8 29.6 ± 2.25	1.9—2.3 2.1 ± 0.20	E, G, J	гладкая	5з, и, п—с

9	<i>C. calycinum</i> Willd. Bolivia. Guanai. H.K. Rusby. 05.1886. № 815	36.5—43.3 39.9 ± 3.40	36.9—41.5 39.2 ± 2.30	28.2—29.0 28.6 ± 0.40	2.0—2.1 2.1 ± 0.07		струйчатая, струи узкие около 0.4 мкм шириной, длинные, ориентированные меридионально	4m
10	<i>C. conglomeratum</i> Ruiz et Par. Buenos Aires. A. Rimbach. 16.08.1909	38.1—43.4 40.8 ± 2.65	37.5—43.4 40.5 ± 2.95	30.1—33.1 31.6 ± 1.50	2.0—2.7 2.4 ± 0.35	A	крупнобугорчатая, бугорки, около 2.5 мкм в диаметре, на полусе сложенная	4m
11	<i>C. confertum</i> Mill. Herb. Fisher	37.2—44.3 40.8 ± 3.55	37.2—41.3 39.3 ± 2.05	28.4—31.3 31.2 ± 1.64	2.5—3.2 2.9 ± 0.35		гладкая с редкими перфорациями	
12	<i>C. corymbosum</i> Schtdl. Brasil, prov. Minas Geraes: Colds. A.F. Regnell 357. 4.09.1864	46.7—51.6 49.2 ± 2.45	40.0—46.1 43.1 ± 3.01	31.1—37.3 34.2 ± 3.10	2.4—2.8 2.6 ± 0.20	J	струйчатая, струи короткие, широкие, около 0.5 мкм шириной	
13	<i>C. diurnum</i> L. West India, near Nueva Gerone, Isla de Pinos, W.I. A.H. Cartiss 251. 23.12.1903—7.01.1904	38.8—44.0 41.4 ± 2.60	33.0—37.5 35.3 ± 2.25	26.5—26.9 26.7 ± 0.20	1.9—2.2 2.1 ± 0.15		крупноморщинистая, на полусе крупнобугорчатая	4n
13a	<i>C. diurnum</i> L. (“ <i>C. fastigiatum</i> Jacq.”) Hort. Petrop. Herb. Fisher	42.3—47.2 44.8 ± 2.45	34.5—39.4 37.0 ± 2.45	24.0—28.1 26.1 ± 2.05	1.9—2.3 2.1 ± 0.20		струйчатая, струи толстые, короткие	
14	<i>C. discolor</i> Dunal (“ <i>C. thyrsoideum</i> H.B.K.”) Jamaica. Herb. Fisher	38.8—44.2 39.0 ± 3.06	34.0—38.6 36.5 ± 2.30	26.9—28.1 27.2 ± 0.62	2.4—2.8 2.5	J	мелкоморщинистая почти гладкая	4ж
14a	<i>C. thyrsoideum</i> H.B.K. Mexico. G. Woronow, S. Juzepchuk. 845. 11.05.1925	47.3—51.9 49.6 ± 2.30	40.0—48.8 44.4 ± 4.30	34.2—35.7 34.9 ± 0.75	2.0—2.2 2.1 ± 1.01	G	мелкоморщинистая, с редкими, мелкими перфорациями	4o 5к
15	<i>C. dumetorum</i> Schtdl. var. <i>phyllobotryon</i> Dunal. Mexico. State of Oaxaca. C.G. Pringle s.n. 24.10.1894	34.9—42.0 38.5 ± 3.55	31.5—35.7 33.6 ± 2.10	24.2—27.2 25.7 ± 1.50	1.8—2.3 2.1 ± 0.25	G, J	гладкая, шероховатая, с редкими перфорациями неправильной формы	4б 5е, л
16	<i>C. euanthes</i> Schtdl. Brasilia. Sellow.s.n.	35.6—40.0 37.8 ± 2.20	35.4—38.5 36.9 ± 1.55	23.8—26.1 24.9 ± 1.15	1.7—2.2 1.9 ± 0.25	K	гладкая	2a—d 4a 5ж
17	<i>C. floribundum</i> Britton. ex Rusby. (“ <i>C. reflexum</i> ”) Bolivia. De Dios.	34.5—39.4 36.9 ± 2.45	34.9—38.0 36.5 ± 1.55	25.8—29.0 27.4 ± 1.66	3.0—3.4 3.2 ± 0.20	I	гладко-шероховатая	
18	<i>C. hirsutum</i> Jacq. Herb. Schrader s.n.	35.5—40.0 38.0 ± 2.25	30.0—34.2 32.1 ± 2.10	21.4—26.7 24.1 ± 2.65	1.8—2.2 2.0 ± 0.20	J	гладкая	
19	<i>C. hirtum</i> Sw. Cuba orientalis. C. Wright. 1860. № 386	38.0—46.8 42.2 ± 4.40	35.6—41.3 38.5 ± 2.85	28.7—31.7 30.2 ± 1.50	2.0—2.7 2.4 ± 0.35	I	крупнобугорчатая, бугорки 2.0—2.5 мкм в диаметре, на расстоянии 0.25 мкм	4ч 5o

20	<i>C. laevigatum</i> Schltld. Rio Janeiro. Gazion. 1878. № 9550	42.3—46.2 44.3 ± 1.95	38.0—45.7 41.9 ± 3.85	32.0—34.4 33.2 ± 1.20	1.7—2.4 2.1 ± 0.35	I	короткоструйчатая, струи широкие, 0.8—1.0 мкм шириной	
21	<i>C. lanatum</i> Mart. & Gal. Mexico, El Naranjito. M. Rosas R. 1461. 12. Dec. 1968	35.3—39.0 37.2 ± 1.85	32.6—37.7 35.2 ± 2.55	27.9—29.2 28.6 ± 0.65	2.0—2.2 2.1 ± 1.00	B	мелкоморщинистая, сглаженная, с редкими перфорациями	5б
22	<i>C. lanuginosum</i> Ruiz & Pav. California. Prov. Otuzco. P. C. Hutchison, J. Kennethwright. № 6131. 9.08.1964	42.6—47.0 44.8 ± 2.20	37.0—45.3 41.2 ± 4.15	29.6—32.0 30.8 ± 1.28	2.0—2.5 2.3 ± 0.25	A, C	крупноморщинистая или струйчатая, струи короткие, широкие, до 1 мкм шириной	5в, г
23	<i>C. latifolium</i> Lam. ("C. chloranthum Dunal"). Herb. Fisher	37.5—43.0 40.3 ± 2.75	35.3—43.9 39.6 ± 4.30	28.4—30.3 29.4 ± 0.95	2.8—3.0 2.9 ± 0.10		гладкая	
24	<i>C. mathewsii</i> Dunal. Peru. J. Ball. 04.1882	40.0—45.1 42.5 ± 2.55	40.0—42.6 41.3 ± 1.30	31.5—34.2 32.9 ± 1.35	1.8—2.0 1.9 ± 0.10		мелкоморщинистая	3а—д 4з
25	<i>C. microphyllum</i> . N. Grenade, prov. de Pamplone. J. Linden 722. 1842	40.0—45.1 42.6 ± 2.55	40.0—42.6 41.3 ± 1.30	31.5—34.2 32.9 ± 1.35	1.8—2.0 1.9 ± 0.11		мелкобугорчатая, сглаженная	4е
26	<i>C. moritzii</i> Dunal. Columbia. Moritz. № 309	31.6—37.0 34.3 ± 2.71	30.0—34.8 32.4 ± 2.43	23.6—27.0 25.3 ± 1.72	1.9—2.3 2.1 ± 0.23		гладкая	
27	<i>C. nitidum</i> M. Martens & Galeotti. Mexico, st of Oaxaca. C.G. Pringle. № 6073. 3.12.1894	43.8—48.3 46.1 ± 2.25	38.8—43.2 41.0 ± 2.21	29.6—32.0 30.8 ± 1.20	2.2—2.5 2.4 ± 0.15		мелкоморщинистая с ясными перфорациями между морщинок	
28	<i>C. nocturnum</i> L. Mexico, st. of Morelos. C.G. Pringle. № 6831. 9.05.1898	36.9—45.5 41.2 ± 4.32	36.4—39.4 37.9 ± 1.53	27.5—27.8 27.7 ± 0.15	2.2—2.6 2.4 ± 0.21		крупнобугорчатая, поверхность гладкая, с перфорациями неправильной формы	1л—п 4ц
29	<i>C. oblongifolium</i> ("C. multinervium Dunal"). Mexico, st. of Hidalgo. C.G. Pringle. № 8831. 10.05.1904	44.8—48.3 46.6 ± 1.75	40.0—44.0 42.0 ± 2.01	29.0—34.0 31.5 ± 2.50	1.9—2.1 2.0 ± 0.10	J	мелкоморщинисто-шероховатая	
30	<i>C. obovatum</i> Sendtn. Canabante. Johe. № 2133	42.7—49.6 46.2 ± 3.45	35.8—40.0 37.9 ± 2.11	26.2—33.2 29.7 ± 3.56	2.1—2.3 2.2 ± 0.10	A	короткоструйчатая, струи отчегливые, широкие 0.5 мкм шириной	
31	<i>C. panamense</i> Standl. Costa Rica. Tonderz. № 8568. Mars 1894.	27.2—34.3 30.8 ± 3.53	26.8—34.6 30.7 ± 3.87	21.3—25.0 23.2 ± 1.87	2.0—2.2 2.1 ± 0.10		крупнобугорчатая, сглаженная	

32	<i>C. racemosum</i> var. <i>panamense</i> (Standl.) Francey Panama, El Real, Rio Tuira. W.L. Stern et al 807. 2.07.1959	33.9—39.4 36.7 ± 2.73	33.9—38.8 36.4 ± 2.43	28.0—29.1 28.6 ± 0.52	2.0—2.3 2.2 ± 0.13	К	гладкая, шероховатая	5х
33	<i>C. parqui</i> (Lam.) L'Hér. ("C. foetidissimum Jacq.") Herb. Mertens s.n.	45.0—49.5 47.3 ± 2.24	37.8—42.1 40.0 ± 2.51	28.8—33.3 30.9 ± 2.24	2.0—2.8 2.3 ± 0.41	І	крупнобугорчатая, бугорки широкие, плоские	2л—п 4с 5н
34	<i>C. rigidum</i> Rusby. Bolivia. A.M. Bang. 679. 1890	41.8—49.8 45.4 ± 3.81	37.2—39.0 37.9 ± 0.91	26.5—30.0 28.3 ± 1.75	1.8—2.4 2.2 ± 0.31		крупноморщинисто-струйчатая на мезокотилеумах и почти гладкая на полюсах	4ф
35	<i>C. salicifolium</i> Jacq. Herb. Mertens. 01.1806	38.1—50.0 44.3 ± 5.96	36.8—40.0 38.2 ± 1.61	27.6—33.8 30.3 ± 3.11	1.9—2.0 2.0 ± 0.05	G	мелкоморщинистая, морщины не длинные, узкие, хаотично ориентированы, 0.3—0.5 мкм шириной	
36	<i>C. scandens</i> Vahl. Colombia, Santa Marta. H.H. Smith 854. 1898—1901	37.8—43.3 30.4 ± 6.47	36.0—40.0 38.2 ± 2.01	30.0—31.2 30.6 ± 0.61	2.1—3.0 2.4 ± 0.46	К	струйчатая, струи короткие, широкие, 0.3—0.5 мкм шириной	5ц
37	<i>C. sellowianum</i> Sendtn. Brasilia. Sellow	35.9—40.0 38.0 ± 0.05	35.0—42.6 38.6	25.5—26.9 26.2 ± 3.82	2.0—2.2 2.1 ± 0.10		струйчатая, струи не короткие, узкие, 0.3—0.4 мкм шириной	
38	<i>C. schlechendalii</i> G. Don. Brasilia, S. Paulo. A.F. Regnell. 5—8.05.1828	35.7—38.8 37.7 ± 1.57	37.0—40.0 38.3 ± 1.51	30.0—31.6 30.5 ± 0.81	2.1—2.3 2.2 ± 0.01		неясно-бугорчатая, почти гладкая	
39	<i>C. strigillatum</i> Ruiz & Pav. ("C. longifolium Ruiz & Pav.") Herb. Fisher	40.0—47.7 43.6 ± 3.84	40.0—46.0 43.1 ± 3.00	29.5—36.6 33.1 ± 3.54	2.3—2.5 2.4 ± 0.10		крупнобугорчатая, почти бородавчатая, бугры выпуклые, 3.5—5.0 мкм в диаметре	2р—ф 4х
40	<i>C. subpuberulentum</i> Mart. Brasil. Martii, 243	34.5—40.0 37.5 ± 2.74	34.3—40.0 37.4 ± 2.83	26.4—28.9 27.5 ± 1.25	2.0—2.6 2.3 ± 0.32		струйчатая, струи довольно широкие, 0.3—0.4 мкм шириной	3р—ф 4к
41	<i>C. tomentosum</i> L. f. Herb. Fisher	37.0—43.5 40.6 ± 3.26	31.4—36.5 34.2 ± 2.56	24.4—25.5 25.2 ± 0.56	2.0—2.5 2.4 ± 0.26	І, J	неясно-морщинистая, почти гладкая	
42	<i>C. violaceum</i> Urb. F. Secondaire. № 6916. 03.04.1928	41.8—46.0 43.7 ± 2.11	36.4—40.0 37.9 ± 1.81	25.8—26.5 25.9 ± 0.38	1.8—2.0 1.7 ± 0.15	К	струйчатая, струи довольно длинные, широкие, до 1 мкм шириной	5ф, ч
43	<i>C. viride</i> Moric. Mexico, Puebla. Nicolas. 1.08.1909	37.5—39.7 38.3 ± 1.11	34.6—38.2 36.1 ± 1.81	26.6—28.0 27.5 ± 0.71	2.0—2.6 2.1 ± 0.32		морщинистая, почти гладкая, с редкими перфорациями	2е—к 4л

Секция неизвестна									
44	<i>C. vinale</i> Sendtn. Brasilia, Minas Seraes. A.F. Regnell. № 1356. 7.5.1847	42.4—45.5 44.2 ± 1.56	36.0—39.4 37.4 ± 1.71	27.8—30.0 28.5 ± 1.12	2.8—3.0 2.7 ± 0.15		морщинистая, почти струйчатая, морщины недлинные, широкие, 0.3—0.4 мкм шириной		
45	<i>C. alternifolium</i> (Jacq.) Schulz. Peru, Hansiroque, dept. Junin. F. Woytkowski. № 5539	32.9—39.0 35.7 ± 3.06	34.4—37.5 35.4 ± 1.58	28.0—30.6 29.1 ± 1.32	2.2—2.8 2.5 ± 0.30	G	гладкая, шероховатая		
46	<i>C. amictum</i> Schlecht. Bolivia. Sellow. № 309	48.8—58.0 53.1 ± 4.61	45.8—49.5 47.4 ± 1.86	37.7—40.0 38.5 ± 1.16	2.2—2.7 2.4 ± 0.25		струйчатая, струи тонкие, 0.4—0.5 мкм шириной		
47	<i>C. boeoneuse</i> Karst. Columbia. Engels s.n.	37.5—44.5 41.3 ± 3.50	35.7—42.6 40.3 ± 3.51	26.6—28.0 27.6 ± 0.72	2.0—3.0 2.3 ± 0.51	I, J	шероховатая		5у
48	<i>C. bracteatum</i> Link & Otto Montiquerra. Herb Fisheri. 23.07. № 319	45.3—51.3 48.0 ± 3.01	44.1—46.7 45.7 ± 1.32	33.4—37.6 35.2 ± 2.11	2.5—2.7 2.4 ± 0.14		струйчатая, струи длинные, тонкие, около 0.4 мкм шириной		3л-п 4д
49	<i>C. fasciculatum</i> (Schtdl.) Miers. Mexico. Vera Cruz. M. Rosas. 30.01.1967. № 174	47.2—51.3 49.7 ± 2.07	40.0—47.2 43.3 ± 3.60	27.7—34.8 31.3 ± 3.60	2.5—2.8 2.7 ± 0.15	F	струйчатая, струи тонкие 0.25 мкм шириной, с мелкими перфорациями		5д
50	<i>C. jaegeri</i> Fing. Herb. Fisher	31.5—33.4 32.4	25.4—28.3 26.8 ± 1.45	21.3—24.7 23.0 ± 1.71	2.0—2.3 2.2 ± 0.15		крупнобугорчатая		4у
51	<i>C. jasmimum.</i> Columbia. Engels s.n.	31.8—33.2 32.5 ± 0.95	32.7—33.4 33.1 ± 0.35	25.2—27.6 26.4 ± 1.20	2.2—2.8 2.5 ± 0.30		крупнобугорчатая		
52	<i>C. laurifolium</i> L'Hér. Herb. Mertens. 1811	32.5—35.4	26.8—34.6 30.7 ± 3.87	25.8—26.5 25.9 ± 0.38	2.5—2.8 2.7 ± 0.15		крупноморщинистая		4и
53	<i>C. pallidum</i> Lam. Bahamas, Nassan. March. 15—16.05.1903	30.0—36.2 33.1	32.5—37.4 35.0 ± 2.07	23.1—25.7 24.6 ± 1.31	2.0—2.3 2.2 ± 0.15	G, I	крупноморщинистая		
54	<i>C. pseudoquina</i> Mont. Argentina, Cordoba. G. Hieronymus s.n. 12.X. 1876	35.6—40.0 37.9 ± 2.20	35.4—38.5 37.1 ± 1.55	35.4—38.5 37.1 ± 1.55	1.7—2.2 1.9 ± 0.25		крупноморщинистая		
55	<i>C. roseum</i> H.B.K. Mexico. B. Hilton 9000. 3.22.1936	46.7—50.1 48.5 ± 1.70	43.3—48.0 45.7 ± 2.35	31.9—34.0 33.1 ± 1.05	2.0—2.5 2.3 ± 0.25		мелкоморщинистая		4и

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С., 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петроград: Гос. изд-во. 306 с.
- Гете И.В., 2014. Научные сочинения. Т. 1. Образование и преобразование органических существ (морфология). М.: КМК. 696 с.
- Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Семенов А.Н., Брицкий Д.А., 2019. Морфологическая изменчивость пыльцы представителей рода *Nicotiana* (Solanaceae) // Бот. журн. Т. 104. № 6. С. 900—917. <https://doi.org/10.1134/S0006813619060061>
- Куприянов А.В., 2005. Предыстория биологической систематики: “народная таксономия” и развитие представлений о методе в естественной истории конца XVI — начала XVIII вв. СПб.: Изд-во ЕУСПб. 60 с.
- Линней К., 1989. Философия ботаники. М.: Наука. 456 с.
- Любарский Г.Ю., 2018. Происхождение иерархии: история таксономического ранга. М.: КМК. 659 с.
- Мейен С.В., 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 4. С. 495—508.
- Мирзоян Э.Н., 2013. Эволюция, эмбриология и генетика: Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. М.: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”. 312 с.
- Оскольский А.А., 2001. О феноменологии биологического сходства // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX школы по теоретической морфологии растений “Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений” (Санкт-Петербург, 31 января — 3 февраля 2001 г.) / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 100—118.
- Оскольский А.А., 2007. Таксон как онтологическая проблема // Линнеевский сборник. М.: Изд-во МГУ. С. 213—269.
- Павлинов И.Я., 2018. Основания биологической систематики: история и теория. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 55. М.: Т-во науч. изд. КМК. 786 с.
- Пожидаев А.Е., 2015. Рефренная структура биологического многообразия и теория филогенеза // Палеоботанический временник. Приложение к журналу “*Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал”. Вып. 2. М.: ГЕОС. С. 115—127.
- Пожидаев А.Е., Петрова Н.В., 2022. Структура изменчивости палиноморфологических признаков внутри рода *Galeopsis* L. Hjl. (Lamiaceae) и за его пределами в связи с идеей дивергентной морфологической эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 3. С. 151—169.
- Пожидаев А.Е., Григорьева В.В., Семенов А.Н., 2023. Структура естественной изменчивости палиноморфологических признаков на примере некоторых видов *Nierembergia* и *Bouchetia* (сем. Solanaceae) и естественная система биомногообразия // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 4. С. 279—295.
- Поздняков А.А., 2015. Философские основания классической биологии: Механизм в эволюционистике и систематике. М.: ЛЕНАНД. 304 с.
- Раутиан А.С., 2001. Апология сравнительного метода: о природе типологического знания // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX школы по теоретической морфологии растений “Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений” (Санкт-Петербург, 31 января — 3 февраля 2001 г.) / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 73—80.
- Чайковский Ю.В., 2004. О природе случайности. М.: Центр системных исследований. 280 с.
- Чайковский Ю.В., 2018. Автопоз. Опыт пособия тем, кто хочет понять эволюцию живого. М.: Т-во науч. изд. КМК. 560 с.
- Чупов В.С., 1972. О географической изменчивости числа лепестков у *Anemone nemarosa* L. и *A. ranunculoides* L. // Бот. журн. Т. 57. № 4. С. 950—954.
- Шелудякова М.Б., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., 2017. Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae) // Бот. журн. Т. 102. № 3. С. 361—379.
- D’Arcy W.G., 1979. The classification of the Solanaceae // The Biology and Taxonomy of the Solanaceae / Eds Hawkes J.G., Lester R.N., Skelding A.D. L.: Academic Press. P. 3—48.
- D’Arcy W.G., 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography // Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry, Evolution / Eds Hawkes J.G., Lester R.N., Nee M., Estrada N. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 75—138.
- Barth O.M., Duarte S.G., 2008. Morfologia polínica de espécies arbóreas de Solanaceae do Estado de Santa Catarina, Brasil // Hoehnea. V. 35. № 3. P. 379—386.
- Benítez de Rojas M.C., D’Arcy W.G., 1998. The genera *Cestrum* and *Sessea* (Solanaceae: Cestreae) karyotypes of cestreae in Venezuela // Ann. Missouri Bot. Gard. V. 85. № 2. P. 273—351.
- Benítez de Rojas M., Laporte C., 2005. Morfología polínica de *Sessea Ruiz y Pavón* (Solanaceae: Cestreae) // Mem. Fund. La Salle de Cien. Nat. V. 64. № 161—162. P. 125—135.
- Clarke G.C.S., 1975. Irregular pollen grains in some *Hypericum* species // Grana. V. 15. № 1—3. P. 117—125. <https://doi.org/10.1080/00173134.1975.11864626>
- Erdtman G., 1952. Pollen Morphology and Taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almquist and Wiksell. 539 p.
- Francey P., 1935. Monographie du genre *Cestrum* L. // Candollea. V. 6. P. 46—398.
- Francey P., 1936. Monographie du genre *Cestrum* L. // Candollea. V. 7. P. 1—132.
- Gavrilova O., Britski D., Grigorieva V., Tarasevich V., Pozhidaev A., Leunova V., 2018. Pollen morphology of the

- genus *Euonymus* (Celastraceae) // *Turczaninowia*. V. 21. № 4. P. 188—206.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.20>
- Gentry J., Jr.*, 1986. Pollen studies in the *Cestreae* (Solanaceae) // *Solanaceae: Biology and Systematics* / Ed. D'Arcy W.G. N.-Y.: Columbia Univ. Press. P. 138—158.
- Hunziker A.T.*, 2001. *Genera Solanacearum: The Genera of Solanaceae Illustrated, Arranged According to a New System*. Ruggell: A.R.G. Gantner, Koeltz Scientific Books. 500 p.
- In Memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель, 2007. М.: ГЕОС. 348 с.
- Nee M.*, 2001. An overview of *Cestrum* // *Solanaceae V: Advances in Taxonomy and Utilization* / Eds Berg R.G., van de Barendse G.W.M., Weerden G.M., van der Marinni C. Nijmegen: Nijmegen Univ. Press. P. 109—136.
- Olmstead R.G., Bohs L., Migid H.A., Santiago-Valentin E., Garcia V.F., Collier S.M.*, 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae // *Taxon*. V. 57. № 4. P. 1159—1181.
- Pozhidaev A.E.*, 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of angiosperm pollen // *Grana*. V. 32. № 1. P. 79—85.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E.*, 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics // *Grana*. V. 34. № 1. P. 10—20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E.*, 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 104. № 1. P. 67—83.
- Pozhidaev A.E.*, 2000a. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 109. P. 235—254.
- Pozhidaev A.E.*, 2000b. Pollen variety and aperture patterning // *Pollen and Spores: Morphology and Biology* / Eds Harley M.M., Morton C.M., Blackmore S. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 205—225.
- Pozhidaev A.E.*, 2002. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 3. A family-based study of Krameriaceae // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 127. № 1—2. P. 1—23.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00251-8](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00251-8)
- Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov S., Demchenko K., et al.*, 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile // *Metabolites*. V. 9. № 2. Art. 24.
<https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Silva S.N., Carvalho A.M.V., de Santos F.A.R., dos*, 2003. *Morphologia polinica de doze espécies de Cestrum L. (Solanaceae) da mata higrófila na Bahia, Brasil* // *Maringá*. V. 25. P. 439—443.
- Stafford P., Knapp S.*, 2006. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic-flowered nightshades (Solanaceae; Salpiglossideae sensu D'Arcy, 1978 and Cestroideae sensu D'Arcy, 1991, pro parte): A review // *Syst. Biodivers.* V. 4. № 2. P. 173—201.
<https://doi.org/10.1017/S1477200005001787>
- Tellería M.C., Daners G.*, 2007. Intraspecific variation in the pollen exine sculpture of *Jaborosa runcinata* Lam. (Solanaceae) // *Grana*. V. 46. № 4. P. 268—273.
- Vignoli-Silva M., Batista-Franklin C.P.R., Menezes C.D.S., Mentz L.A., Mendonça C.B.F., Gonçalves-Esteves V.*, 2015. Pollen diversity in *Cestrum* L. (Solanaceae) from extra-Amazonian Brazil // *Palynology*. V. 39. № 1. P. 76—90.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2014.936982>

The structure of individual variability of palynomorphological features of the genus *Cestrum* (Solanaceae). Typical form and deviations (morphoses)

A. E. Pozhidaev*, V. V. Grigorjeva**, A. N. Semyonov

Komarov Botanical Institute, RAS

Prof. Popov St., 2, St. Petersburg, 197376 Russia

**E-mail: pae62@mail.ru*

***E-mail: grigorieva@binran.ru*

The individual variability of morphological features of pollen of 55 species of the genus *Cestrum* (Solanaceae) was studied using light-optical and scanning electron microscopes. Typical pollen grains of the studied species are 3-colporate; the ora are equatorially elongated; in pollen of some species they form a continuous equatorial oral belt; the sculpture is psilate, striate, tuberculate, rugate. The scope and structure of variability of pollen morphological features (number and location of apertures and surface sculpture) in the studied samples of *Cestrum* species are described at the individual level and at the level of the genus as a whole. The variability of the studied pollen traits fits into continuous, regular, transitively ordered (taxon-nonspecific and rank-independent; over the boundaries of the relationship of taxa and homology of structures) geometric series. Pollen features are not informative enough to clarify the sectional division of the genus (all sections of the genus are palynomorphologically heterogeneous), although they can be used to diagnose individual species. The studied species cannot be divided into any distinct groups in accordance with the considered genus system — pollen signs overlap, their variability is parallel and transitive. The distinction of discrete features in a continuous variety is rather logical and requires a significant (from a theoretical point of view) reduction of the natural variety — the observed variability. Typical and atypical variability are combined into indivisible (continuous) and integral (ordered) series. Forms that may be typical in different taxa do not belong to different archetypes (body scheme) of different taxa, but together with atypical pollen forms are arranged in continuous and geometrically ordered transitive (parallel) morphological series. Indivisible (continuous) and holistic (ordered) series are combined typical and atypical variability in the forms of aperture arrangement. Different forms of apertures arrangement, which may be typical in different taxa, do not belong to different archetypes (the body scheme of different taxa), but, together with atypical forms of pollen, line up in continuous and geometrically ordered transitive (parallel) morphological series. The described properties of the structure of individual variability are considered from the perspective of a non-typological model of biological form (metamorphoses).

УДК 574.34

РЕКОНСТРУКЦИЯ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В МОДЕЛЯХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ НА ОСНОВЕ ИНДИВИДУАЛЬНО-ОРИЕНТИРОВАННОГО ПОДХОДА

© 2024 г. А. Д. Шереметьев¹, А. И. Михайлов^{1,2}, А. Е. Бобырев^{3,*}, Е. А. Криксунов⁴

¹Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии

Окружной проезд, 19, Москва, 105187 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, философский факультет

Ленинские горы, учебно-научный корпус “Шуваловский”, Москва, 119234 Россия

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,

биологический факультет, кафедра ихтиологии

Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: abobyrev@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2023 г.

После доработки 23.03.2024 г.

Принята к печати 19.05.2024 г.

Предмет настоящей статьи – установление связи между трофическими функциями как свойствами взаимодействующих популяций в целом и особенностями индивидуального пищедобывательного поведения консументов. В статье проводится классификация моделей “хищник–жертва” общего положения и трофических функций как неотъемлемой компоненты этих моделей. Показано, что простые предположения об индивидуальном поведении хищников и жертв приводят к вполне определенному виду трофической функции – кусочно-линейной зависимости Ардита–Гинзбурга или ее “сглаженной” версии. Полученные теоретические результаты верифицированы с помощью специально разработанной имитационной модели, описывающей взаимодействие между потребителем и кормовыми объектами на индивидуальном уровне.

DOI: 10.31857/S0044459624030042, EDN: vdbfkh

Динамика численности популяций животных представляет собой одну из ключевых проблем экологии (Бигон и др., 1989). Эта проблема разрабатывается во многих разделах зоологии, в том числе достаточно интенсивно – в ихтиологии. Во многом это объясняется практически потребностями: многие виды рыб являются ценными объектами промысла. Одной из актуальных задач популяционной динамики является изучение трофических отношений у рыб, поскольку создает перспективу для разработки детализированных моделей, адекватно интерпретирующих биологические механизмы формирования биомассы запасов и обладающих более высокой прогностической ценностью по сравнению с имеющимися (Булгакова, Бобырев, 2018).

Попытки формализации трофических отношений при построении моделей динамики численности животных привели к появлению широкого набора функций, описывающих взаимодействия организмов разных трофических уровней. Трофическая функция (также функциональный ответ – functional response) описывает изменения скорости потребления пищи хищниками как функцию от плотности жертв и рассчитывается как количество потребленных жертв, приходящееся на одного хищника в единицу времени (Solomon, 1949). Излишне говорить, что от выбора трофической функции, которых к настоящему времени насчитывается довольно много (см., напр., Jeschke et al., 2002; Тютюнов, Титова, 2018), во многом зависят воспроизводимые

моделями динамические режимы изучаемых систем (Yodzis, 1994; Gibson et al., 2005), а также такие их интегральные свойства, как устойчивость и продуктивность (Аджабян, Логофет, 1992).

В настоящей работе ставится задача обобщения вида трофической функции как макроэкологического свойства межпопуляционных взаимодействий типа “хищник–жертва” (“потребитель–ресурс”), исходя из базовых предположений об особенностях индивидуальной стратегии поиска пищи. В качестве основного инструмента исследования была разработана имитационная индивидуально-ориентированная модель пищедобывательного поведения рыб. Таким образом, целью настоящей работы является анализ количественных соотношений между обилием корма и темпом его потребления рыбами с помощью вычислительного эксперимента.

МОДЕЛИ “ХИЩНИК–ЖЕРТВА”

В наиболее общей форме взаимодействие двух видов по типу “потребитель–ресурс” описывается обобщенной моделью Гаузе–Колмогорова (Gause, 1934; Колмогоров, 1972; Свирежев, Логофет, 1978):

$$\frac{1}{r_N} \frac{dN}{dt} = Q + NG(N) - PF(N, P), \quad (1)$$

$$\frac{1}{r_P} \frac{dP}{dt} = PK(N, P) - C, \quad (2)$$

где N и P – численности или биомассы жертв и хищников; r_N и r_P – характерные темпы изменения численностей жертв и хищников соответственно, имеющие размерность обратного времени; Q – поток первичных ресурсов в систему; C – сток продукции из системы (в частности, вылов); $G(N)$ – функция внутривидового роста жертвы; $F(N, P)$ – трофическая функция (функциональный ответ); $K(N, P)$ – функция популяционного роста (численный ответ) хищника. Величины N , P , Q , C имеют одинаковую размерность численности или биомассы, функциональные зависимости $G(N)$, $F(N, P)$ и $K(N, P)$ безразмерны.

До тех пор пока не сделаны предположения о свойствах функций $Q(t)$, $C(t)$, $G(N)$, $F(N, P)$, $K(N, P)$, уравнения (1) и (2) остаются уравнениями общего положения. Действительно, введя новую функцию $f_1(x, y) = (f(x, y) - f(x, 0)) / y$, всегда можно выразить произвольную правую часть $f(x, y)$ уравнений (1)–(2) в форме $f(x, y) = f(x, 0) + yf_1(x, y)$. Единственным требованием

для уравнений (1) и (2) общего положения является класс гладкости их правых частей. Мы, следуя А.Н. Колмогорову, будем предполагать, что все функции, входящие в правые части уравнений, непрерывно дифференцируемы в положительном квадранте за исключением, быть может, конечного числа точек.

Прирост численности или биомассы жертв в отсутствие как хищников, так и жертв, обозначенный как $Q(t)$, имеет смысл зависящего от времени притока жертв в систему извне. Если система замкнута, $Q(t) = 0$. Однако в модели трофической цепи Ю.М. Свирежева полагается $Q(t) \geq 0$ для того, чтобы описать поток первичных ресурсов в систему. С точки зрения фундаментальных основ функционирования биотических сообществ $Q(t)$ – это не что иное, как поток солнечной энергии, поддерживающий функционирование биосферы Земли. Для задач настоящего исследования выделение $Q(t)$ как отдельной переменной обусловлено тем, что динамика системы “хищник–жертва” будет рассматриваться в том числе и при условиях постоянно возобновляемой кормовой базы.

Аналогичным образом в уравнении (2) выделяется функция стока $C(t)$, имеющая смысл изъятия конечной продукции из системы, т.е. смертности от экзогенных причин, например вылов промысловых рыб, занимающих верхние трофические уровни.

В случае замкнутой системы, когда приток и сток отсутствуют, т.е. $Q = 0 = C$, система (1)–(2) приобретает вид модели А.Н. Колмогорова (1972). А.Н. Колмогоров исследовал качественную динамику системы “хищник–жертва” при наиболее общих предположениях о функциональных связях, классифицировав фазовые портреты уравнений (1)–(2).

Функция внутривидового роста $G(N)$ описывает обезразмеренные темпы прироста численности или биомассы жертв в отсутствие хищников. В наиболее общем случае предполагается, что $G(N) > 0$ при $0 \leq N < N^*$ и $G(N) < 0$ при $N > N^*$, где N^* – равновесное количество жертв при отсутствии хищников. Также предполагается, что $G(N) \sim (1/N)$ при малых N , т.е. $G(N)$ возрастает достаточно медленно при приближении N к нулю так, чтобы $NG(N) \rightarrow 0$. Иными словами, в отсутствие притока первичных ресурсов для воспроизводства популяции необходима малая, но отличная от нуля численность популяции. При $F = 0$ уравнение (1) есть не что иное, как уравнение продукционной модели.

Так, в основе модели Розенцвейга–Макартура (Rosenzweig, MacArthur, 1963) лежит продукционная функция Шефера (Schaefer, 1954) $G(N) = 1 - (N/N^*)$. В частности, в случае модели Фокса (Fox, 1970) $G(N) = -\ln(N/N^*)$ может расхо­диться в нуле, в случае модели Пелла–Томлинсона (Pella, Tomlinson, 1969) $G(N) = (1/m)(1 - (N/N^*)^m)$ может выходить на некоторую константу $(1/m)$, а в случае, если воспроизводство зависит от частоты встреч особей, возможны и более сложные зависимости вида $G(N) = (1/m)N(1 - (N/N^*)^m)$, т.е. $G(0) = 0$. Таким образом, единственным общим требованием выступает наличие корня в точке N^* , соответствующего равновесию популяции жертв в отсутствие хищников, обусловленному внутривидовой регуляцией¹. Представление о саморегуляции популяции формализуется дополнительным предположением о монотонном убывании функции внутривидового роста $dG/dN < 0$. Следует отметить, что это значительно более сильное предположение, чем просто наличие равновесия – оно гарантирует единственность устойчивого равновесия изолированной популяции, но даже если устойчивое равновесие единственное, функция $G(N)$ может вести себя немонотонно, как в случае популяций с зависимым от частоты встреч воспроизводством. Предположение о монотонном убывании $G(N)$ является существенным при классификации фазовых портретов А.Н. Колмогоровым, но при этом может нарушаться в реальных биологических системах.

Трофическая функция $F(N, P)$ имеет смысл убыли жертв, производимой одним хищником в единицу времени. Поскольку функция безразмерна, то единицей времени являются обратные темпы роста жертв $1/r_N$. Иными словами, безразмерная трофическая функция выражает отношение убыли жертв, производимой одним хищником, к темпам воспроизводства жертв без воздействия хищников. Трофическая функция по определению всегда неотрицательна $F(N, P) \geq 0$, это и означает, что воздействие хищника сокращает количество жертв. Уравнение (1) описывает баланс между воспроизводством жертв и их потреблением хищником. Если представить трофическую функцию в виде $F(N, P) = Nf(N, P)$, то $f(N, P)$ будет

¹ В оригинальной модели Лотки–Вольтерра (Lotka, 1925; Volterra, 1926) популяция жертв не имеет внутренней регуляции и регулируется хищниками. При этом равновесие типа центра не является структурно устойчивым, т.е. меняет тип при добавлении малых возмущений в правые части уравнений (1)–(2).

иметь смысл смертности², производимой одним хищником. Естественно предполагать, что коэффициент смертности $f(N, P)$ при всех значениях численностей жертв и хищников положителен и конечен. При этом А.Н. Колмогоров (1972) рассматривал два типа пределов $F(N, P)$ при $N \rightarrow 0$: $F(0, P) = 0$ и $F(0, P) > 0$. Первый случай, когда $F(N, P) = f(N, P)N$ стремится к нулю линейно или быстрее, означает, что при сколь угодно малой численности популяции жертв хищник не может уничтожить их полностью, в частности, при конечном коэффициенте смертности $f(0, P)$ популяция жертв будет убывать экспоненциально $N \sim \exp(-f(0, P)t)$. Второй случай при конечности убыли жертв, производимой одним хищником, означает обращение коэффициента смертности в бесконечность $f(N, P) \sim 1/N$ при $N \rightarrow 0$. Конечная скорость убыли жертв при бесконечно малой численности их популяции означает, что популяция вымрет за конечное время $T \sim 1/(PF(0, P))$. В общем случае при более медленном, чем линейное, убывании трофической функции время вымирания популяции оценивается как $T = 1/P \int_0^N (F(n, P))^{-1} dn$.

Если при каком-либо конечном значении численности жертв N_∞ коэффициент смертности и скорость убыли жертв обращаются в бесконечность, это означает, что траектории системы (1)–(2) не продолжаемы за точку N_∞ , т.е. область значений численностей жертв ограничена $0 < N < N_\infty$. Например, при $F \sim 1/(N_\infty, N)$ зависимость численности от времени не будет гладкой и будет иметь вид $(N_\infty, N) \sim t^{1/2}$, если в начальный момент времени численность популяции жертв $N(0) = N_\infty$. Таким образом, максимально общий класс моделей “хищник–жертва” допускает бесконечные значения коэффициента смертности. Однако с биологической точки зрения бесконечная “эффективность” хищника представляет собой скорее теоретическую абстракцию, чем свойство реальных популяций.

Обоснование конкретного вида функционального ответа $F(N, P)$ в зависимости от тех или иных предположений о характере индивидуального взаимодействия хищника и жертвы является основной задачей настоящей работы, поэтому какие-либо априорные предположения о знаках производных $F(N, P)$ или $f(N, P)$ не выдвигаются.

Функция популяционного роста (численный ответ) хищника $K(N, P)$ описывает темпы прироста численности или биомассы хищников

² Смертность – это отношение убыли от хищничества к общей численности жертв.

в зависимости от числа жертв и самих хищников. Если рассматривать численность жертв как фиксированный параметр, то уравнение (2) задает продукционную модель динамики численности хищников, и потому предположения о свойствах функции $K(P)$ совпадают с предположениями о свойствах функции $G(N)$, в том числе в отношении монотонного убывания. Предполагается, что $K(P) > 0$ при $0 < P < P^*(N)$, где сепаратриса $P^*(N)$ определяет равновесную численность хищников при заданной численности жертв. При $P > P^*(N)$ $K(P) < 0$, т.е. численности жертв недостаточно для поддержания популяции хищников и их численность будет сокращаться, пока не восстановится равновесие. В оригинальной модели А. Н. Колмогорова численный ответ хищников не зависел от P , иными словами, не учитывалась конкуренция хищников между собой, моделируемая убыванием функции $K(P)$ в рассматриваемой нами более общей модели. Специфичным для моделирования хищничества является зависимость $K(N)$ при фиксированном P . Предполагается, что $\partial K/\partial N > 0$, т.е. с ростом числа жертв, приходящегося на одного хищника, продуктивность популяции хищников возрастает. Именно это предположение и определяет направленность взаимодействия хищник–жертва. Наконец, закон сохранения энергии налагает связь между функциональным и численным ответами хищника в терминах биомассы $r_p K(N, P) \leq r_N F(N, P)$, поскольку хищник не может увеличить свою биомассу на величину большую, чем биомасса изъятых хищником жертв.

Понятия функционального и численного ответа хищника принципиально различны, несмотря на то, что в литературе (Ginzburg, 1998) нередко предполагается простая пропорциональная связь $K(N, P) = eF(N, P)$, где $0 < e < 1$ – коэффициент конвертации. Так, в модели Лесли–Гауэра (Leslie, 1948; Leslie, Gower, 1960) функциональный ответ линеен $F(N, P) = fN$, а численный

ответ $K(N, P) = (1 - P/(kN))$ нелинеен и соответствует продукционной модели Шефера для популяции хищников, где численность жертв играет роль переменной емкости среды. Неравенство $r_p(1 - P/(kN)) \leq r_N fN$ нарушается в области $P < kN(1 - r_N fN/r_p)$, причем из этой области выходит часть траекторий системы, т.е. выполнение энергетического баланса нельзя гарантировать при всех начальных условиях.

Классификация функционального ответа хищника при конкретных значениях численности хищников и жертв, наиболее важными из которых являются равновесные численности, определяется знаками частных производных $\partial F/\partial N$ и $\partial F/\partial P$ (см. табл. 1). Отрицательная обратная связь $\partial F/\partial N < 0$ может быть интерпретирована как кооперация жертв при защите от хищника, например скосячивание рыб. Положительная обратная связь $\partial F/\partial N > 0$, наоборот, означает рост эффективности хищника при увеличении числа жертв, причем на примере скосячивания можно видеть, что один и тот же поведенческий механизм по отношению к разным хищникам оказывает противоположные эффекты: скосячивание защищает от “примитивного” хищника, но повышает эффективность охоты морских млекопитающих и промысла рыб человеком. В свою очередь, знаки частных производных $\partial F/\partial P > 0$ и $\partial F/\partial P < 0$ могут быть интерпретированы как кооперация и конкуренция хищников при охоте соответственно. При этом знаки частной производной численного ответа хищника $\partial K/\partial P$ могут отличаться от знаков производных функционального ответа $\partial F/\partial P$. Так, кооперация коллективного хищника при охоте $\partial F/\partial P > 0$ может сопровождаться конкуренцией хищников за ограниченную кормовую базу $\partial K/\partial P < 0$ – большее количество хищников эффективнее истребляют популяцию жертв, но их смертность возрастает в силу конкуренции за ресурсы. С другой стороны, при некоторых значениях численностей хищников возможны положительные обратные связи $\partial K/\partial P > 0$, например, в случае

Таблица 1. Классификация функционального ответа хищника

	$\partial F/\partial N < 0$	$\partial F/\partial N > 0$
$\partial F/\partial P < 0$	Кооперация жертв при защите от хищника, конкуренция хищников при охоте на жертву	Положительная обратная связь эффективности хищника с численностью жертв, конкуренция хищников при охоте на жертву
$\partial F/\partial P > 0$	Кооперация жертв при защите от хищника, кооперация хищников при охоте на жертву	Положительная обратная связь эффективности хищника с численностью жертв, кооперация хищников при охоте на жертву

зависимости размножения от частоты встреч $PK \sim P^2$ при малой численности популяции. Таким образом, с учетом типа обратной связи внутри популяции хищников возможно восемь вариантов модели “хищник–жертва” общего положения.

Предположение о знаке частной производной трофической функции является принципиальным, но достаточно грубым классификатором. Трофические функции с одними и теми же знаками частных производных могут демонстрировать различное асимптотическое поведение в нуле и на бесконечности. Так, при $\partial F/\partial N > 0$ могут быть выделены два типа асимптотики: неограниченное возрастание и стремление к некоторой постоянной величине. Действительно, потребление индивида всегда ограничено (Ивлев, 1955), поэтому реалистичные модели биологических процессов принадлежат второму типу, однако модели первого типа могут возникать как удобные в тех или иных случаях приближения. Так, в оригинальной модели Лотки–Вольterra трофическая функция линейна, но всякая модель “хищник–жертва” может быть линеаризована в окрестности своего равновесия. К первому типу, помимо линейной трофической функции, принадлежит также степенная функция с показателем степени меньше единицы, что отражает постепенное снижение интенсивности питания хищника при росте доступности жертв. В свою очередь, трофические функции, выходящие на насыщение,

могут как сохранять выпуклость, так и менять знак второй производной — темп потребления хищника может ускоряться при малом числе жертв и замедляться при большом. Примером выпуклой трофической функции с выходом на насыщение являются зависимости Холлинга (2-го типа) и Ивлева. При этом функции Ивлева 1-го и 2-го типа различаются своим поведением в нуле — при зависимости 1-го типа стремление численности жертв к нулю при постоянном числе хищников экспоненциально, а при зависимости 2-го типа популяция жертв вымрет за конечное время. Примером зависимости со сменой знака второй производной может служить функция Холлинга 3-го типа, причем при стремлении к бесконечности коэффициента формы m эта зависимость будет аппроксимировать простое пороговое переключение между фиксированным потреблением индивида и отсутствием потребления. Зависимость Холлинга 4-го типа демонстрирует более сложное поведение со сменой знака первой производной и асимптотическим стремлением потребления хищника к нулю при бесконечно большом числе жертв. Перечисленные выше формы зависимостей, предложенные разными авторами для описания результатов натуральных наблюдений или экспериментов, проклассифицированы в соответствии с описанными выше принципами в табл. 2.

Таблица 2. Некоторые типы функционального ответа, зависящего только от численности жертв

	Название	Уравнение	Источник
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N = 0$	Линейная	$F = N / P^*$	Lotka, 1925
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N < 0$	Степенная	$F = (N / N_1)^{1/(1+m)}$	Getz et al., 2003
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N < 0$	Холлинга 2 типа	$F = \frac{N / P^*}{1 + N / N_0}$	Holling, 1959
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N$ — меняет знак	Холлинга 3 типа	$F = \frac{(N / P^*)(N / N_1)^m}{1 + (N / N_0)(N / N_1)^m}$	Holling, 1965
$\partial F/\partial N$ — меняет знак $\partial f/\partial N < 0$	Холлинга 4 типа	$F = \frac{N / P^*}{1 + N / N_0 + (N / N_1)^2}$	Gentleman et al., 2003
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N < 0$	Ивлева 1 типа	$F = f \times (1 - e^{-N/N_0})$	Ивлев, 1955
$\partial F/\partial N > 0$ $\partial f/\partial N < 0$	Ивлева 2 типа	$F = f \times (1 - \alpha e^{-N/N_0})$	Ивлев, 1955

Примечание. Отличное от нуля значение трофической функции Ивлева 2-го типа предсказывает вымирание популяции жертв за конечное время.

Таблица 3. Некоторые трофические функции, зависящие как от числа жертв, так и от числа хищников

$\partial F/\partial N > 0$	Название	Уравнение	Источник
$\partial F/\partial P \leq 0$	Ардити–Гинзбурга донор–контроль	$F = \min\left(f, \left(N/P^*\right)/(P/P_0)\right)$	Гинзбург и др., 1971 Arditi et al., 1978
$\partial F/\partial P < 0$ $F \rightarrow \infty$ при $P \rightarrow 0$	Хассела–Варли	$F = \frac{N/P^*}{(P/P_0)^m}$	Hassell, Varley, 1969
$\partial F/\partial P < 0$ $F < \infty$	Хассела–Варли–Холлинга	$F = \frac{N/P^*}{(P/P_0)^m + (N/N_0)}$	Sutherland, 1983 Arditi, Akçakaya, 1990
при $P \rightarrow 0$	Ардити–Гинзбурга–Контуа	$F = \frac{N/P^*}{P/P_0 + N/N_0}$	Arditi, Ginzburg, 1989
	Esoopath	$F = \frac{N/P^*}{1 + P/P_0}$	Koen-Alonso, 2007
	Беддингтона–ДеАнжелиса	$F = \frac{N/P^*}{1 + P/P_0 + N/N_0}$	Beddington, 1975 DeAngelis et al., 1975
	Обобщенная RD зависимость 1	$F = \frac{N/P^*}{P/P_0 + \exp(-P/P_0) + N/N_0}$	Tyutyunov et al., 2008
	Обобщенная RD зависимость 2	$F = \frac{N/P^*}{P/P_0 + 1/(1 + P/P_0) + N/N_0}$	Тютюнов и др., 2010
	Базыкина–Кроули– Мартин	$F = \frac{1}{1 + N/N_0} \frac{N/P^*}{1 + P/P_0}$	Bazykin et al., 1981 Базыкин, 1985 Crowley, Martin, 1989
	Базыкина–Харрисона	$F = f(N/N_0) \frac{N/P^*}{1 + P/P_0}$	Bazykin et al., 1981 Базыкин, 1985 Harrison, 1995
	Ивлева	$F = f \times (1 - \exp(-\xi N/P))$	Ивлев, 1947, 1955 Ivlev, 1961
	Гибридные модели Трана	$F = f \times \frac{N}{P} (1 - \exp(-P/P_0))$	Trân, 2008

Трофическая функция зависит не только от численности жертв, но и от численности хищников, поэтому ее асимптотические свойства при большом и малом числе хищников, но фиксированном числе жертв, также являются классификационными признаками. Для подавляющего большинства предложенных разными авторами трофических функций (табл. 3) $\partial F/\partial P \leq 0$ и $\partial F/\partial N > 0$, т.е. принимаются гипотезы о конкуренции хищников за пищу и о росте эффективности хищников с увеличением числа жертв.

Среди 12 перечисленных в таблице функций только две представляют собой особые случаи. Во-первых, это модель Хассела–Варли (Hassell, Varley, 1969), предсказывающая бесконечную эффективность хищника при бесконечно малом их числе. В оригинальной статье не накладывались ограничения на коэффициент формы m , что при $m > 1$ приводит не просто к бесконечной эффективности хищника, а к бесконечно большому потреблению жертв хищниками, т.е. малое число хищников парадоксальным

образом быстрее истребляет популяцию жертв, чем большое. При $0 < m < 1$ рост индивидуальной эффективности хищника с уменьшением их числа не сопровождается ростом потребления популяции хищников как целого. Во-вторых, это модель Ардити–Гинзбурга (Arditi et al., 1978), представляющая собой пороговый механизм выключения действия хищников – убыль жертв растет пропорционально числу хищников при числе хищников ниже определенного порога, после чего смертность, производимая всей популяцией хищников, перестает зависеть от их количества. Иными словами, до определенного порога каждый индивидуальный хищник потребляет одинаковое количество жертв в единицу времени, а после его превышения количество жертв, приходящихся на одного хищника, начинает убывать обратно пропорционально числу хищников, однако постоянной оказывается смертность популяции жертв. Модель Ардити–Гинзбурга выделена именно тем, что меняет тип функциональной зависимости – при подпороговом числе хищников относится к типу “хищник–жертва”, а при превышении распадается на продукционные модели для хищников и жертв, где емкость среды хищников зависит от числа жертв, но динамика численности жертв уже не зависит от численности хищников. Все остальные модели, приведенные в таблице, кроме модели Ивлева, описывающей абсолютное потребление индивидуального хищника, а не производимую им смертность, предсказывают один и тот же тип поведения смертности жертв, производимой одним хищником – монотонное убывание с некоторой конечной величины до нуля.

МОДЕЛИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

В исследованиях трофических функций рыб используются несколько методов: полевой, лабораторный и метод математического моделирования. Первый является базовым, однако имеет ряд недостатков: ограниченная возможность наблюдения за объектом, трудоемкость. В природе редки ситуации, когда исследуемый аспект питания зависит от небольшого числа факторов, что не дает возможности исследователю получить представительные выборки с достаточным для статистического анализа числом повторностей (Михеев, 2006). Лабораторный метод позволяет изменять условия эксперимента и получать более подробную информацию, однако также

является очень трудоемким и сложно воспроизводимым. Примером лабораторных экспериментов может служить работа по изучению трофической функции коловраток (Тютюнов и др., 2010), в результате которой была выявлена функция, имеющая наилучшее приближение к эмпирическим данным о питании коловраток. Третий способ позволяет, используя данные о свойствах среды и объекта, изучать сложные и изменчивые процессы трофических отношений. Нами разработана индивидуально-ориентированная стохастическая имитационная модель, описывающая процессы потребления пищи рыбами при различных алгоритмах их перемещения в двумерном пространстве, а также различных вариантах распределения кормовых объектов. Алгоритм модели реализован в программной среде Borland Delphi 7.2.

Пространство модели представляет собой ортогональную сетку размерностью 500×500 ячеек с периодическими граничными условиями. Число рыб составляет 50 экз., в начальный момент времени они распределяются в пространстве случайным образом. Рыбы способны перемещаться в пространстве с постоянной скоростью (1 ячейка пространства в течение 1 временного шага модели) в любом из 8 возможных направлений. Продолжительность отдельных имитационных экспериментов составляет 25 тыс. временных шагов, что примерно соответствует 2 часам реального времени (при принятой в модели длине тела рыб 8 пикселей и скорости плавания 1 длина тела в секунду). Подобный временной масштаб избавляет от необходимости рассматривать в модели такие “медленные” по отношению к питанию процессы, как смертность и рост.

Определенное количество ячеек (их общее число может варьировать и задается в качестве одной из входных переменных модели) в начальный момент времени полагается занятым кормовыми организмами. Алгоритм модели построен таким образом, что в каждой отдельной ячейке пространства не может находиться более одного кормового объекта. Кормовые объекты в течение имитационного эксперимента не меняют своего положения и могут интерпретироваться как организмы зоопланктона, скорость перемещения которых, по сравнению со скоростью перемещения рыб, пренебрежимо мала. При совпадении пространственных координат рыбы и кормового объекта происходит “поедание” последнего, реализующееся с вероятностью, зависящей от физиологического состояния рыбы (степени

насыщения, см. ниже). В ходе эксперимента регистрируется количество кормовых объектов, съеденных каждой рыбой. В итоге формируется величина индивидуального рациона, полученного каждой особью по окончании эксперимента. В модели кормовые объекты наделены массой (выраженной в условных весовых единицах), которая задается как случайная величина, распределенная по нормальному закону. Полученный рацион, таким образом, может быть выражен как в количественных, так и в весовых единицах. Поскольку используемая в работе имитационная система является стохастической, индивидуальные рационы, достигнутые отдельными рыбами к концу эксперимента, могут сильно различаться. В анализе, направленном на идентификацию трофических функций, используются величины рационов, усредненные для 50 особей.

Поисковое поведение рыб (рис. 1) в модели реализовано четырьмя способами, по аналогии с таковым в работе “Стратегии поиска корма молодью рыб: Исследование на математической модели” (Михеев и др., 1997). Первый и самый простой способ – случайное перемещение в одну из восьми соседних клеток или отсутствие перемещения (все девять случаев равновероятны). Второй способ – векторизованное перемещение, при котором рыба движется в заданном направлении (исходно выбираемом случайным образом) и с вероятностью 50% на каждом шаге может отклониться от траектории в любую сторону. Третий способ – комбинированный тип плавания, согласно которому рыба до встречи с пищевым объектом перемещается векторизованным

способом, а после встречи – случайным. Случайное блуждание продолжается до очередного столкновения рыбы с кормовой частицей. Если этого не происходит в течение 50 временных шагов, случайный тип плавания вновь переключается на векторизованный. В дополнение к описанным способам поиска пищи, предусматривающим только изменение характера движения при встрече с кормовыми организмами, в модели воспроизводится ситуация, когда рыбы способны с помощью зрения или других сенсорных систем обнаруживать корм в пределах заданного радиуса. В этом случае при наличии корма в зоне восприятия рыба движется в направлении наиболее крупного объекта, а при его отсутствии перемещается в соответствии с исходно выбранным из первых трех способов движения. Следует отметить, что воспроизведенные в модели особенности пищедобывательного поведения не являются умозрительными, а основываются на результатах наблюдений за питанием рыб в лабораторных условиях (Михеев, 2006).

Известно, что темп потребления пищи рыбами в значительной степени зависит от характера пространственного размещения кормовых организмов. Попытки воссоздания ситуаций с агрегированным размещением корма в лабораторных условиях приводят к выводу, что неоднородное размещение корма позволяет хищнику повысить эффективность поиска корма и увеличить успех питания (Ивлев, 1955; Михеев, 2006). Тем не менее постановка такого рода лабораторных экспериментов связана с рядом методических трудностей, легко преодолимых в рамках

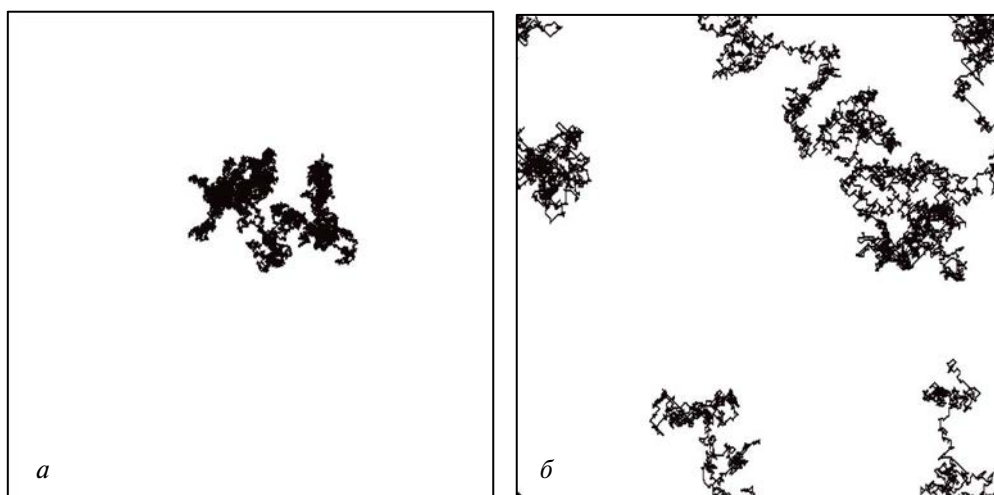


Рис. 1. Траектории движения рыб за 25000 шагов модели при типах перемещения: *a* – случайном, *б* – векторизованном.

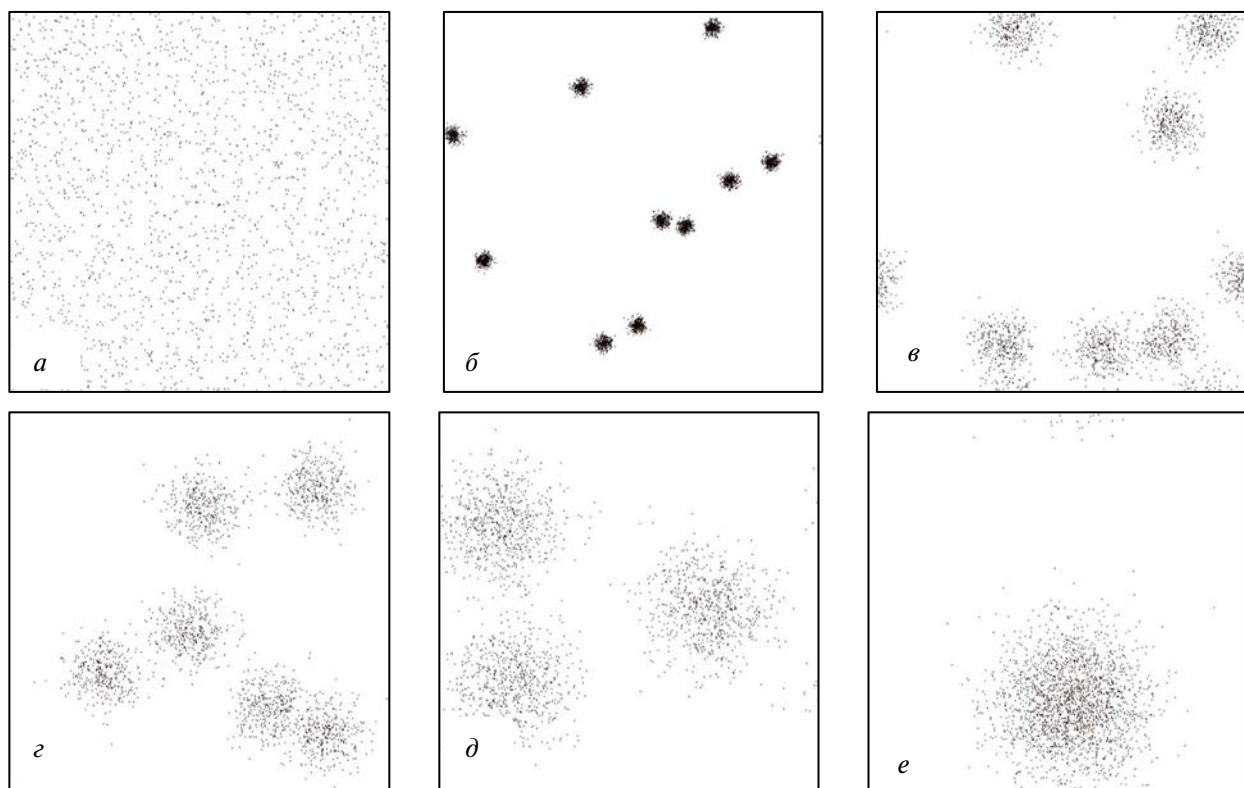


Рис. 2. Размещение корма: *a* – равномерное, *б–е* – агрегированное, с количеством центров 10, 8, 6, 3 и 1 соответственно.

компьютерного имитационного моделирования. Разработанная модель позволяет воспроизвести достаточно большое разнообразие вариантов размещения корма, начиная со случайного равномерного распределения пищевых объектов по пространству и кончая множественными агрегациями той или иной плотности (рис. 2). При наличии нескольких кормовых пятен положение их центров задается случайным образом, а распределение плотности корма внутри пятен подчиняется закону Гаусса. Количество центров (пятен), как и стандартное отклонение для распределения Гаусса, задается в начале эксперимента.

Одна из методических проблем, возникающих при идентификации трофической функции, заключается в определенной временной протяженности процесса питания. В течение времени, требующегося для измерения полученного рациона, плотность кормовых организмов может довольно сильно изменяться под действием выедания со стороны рыб. В то же время определение вида трофической функции подразумевает регистрацию достигнутого рациона при заданной

концентрации корма, которая неявным образом предполагается постоянной. В этой связи в модели, вне зависимости от характера размещения корма, реализовано два варианта изменения его концентрации в ходе эксперимента. В одном из вариантов (невозобновляемый корм) происходит только его разрежение в процессе потребления рыбами. Такая ситуация более соответствует условиям лабораторных экспериментов, когда пространство ограничено стенками аквариума. Применительно к естественной среде она может интерпретироваться как локальный участок водоема с медленным течением или его отсутствием – в таких условиях практически отсутствует приток кормовых объектов, и можно считать их количество конечным за небольшой отрезок времени. В другом варианте (возобновляемый корм) выедание корма сопровождается его восполнением, благодаря чему поддерживается постоянная концентрация кормовых организмов. Данный вариант может соответствовать проточному участку водоема, на который течением постоянно привносятся новые кормовые частицы. Восстановление корма происходит

либо в случайно выбранной ячейке, либо в одном из пятен в зависимости от его начального распределения.

Как сказано выше, при перемещении рыбы в ячейку, содержащую корм, происходит “поедание” кормового объекта. В отсутствие эффектов насыщения все встреченные жертвы поглощаются с вероятностью 1. Однако в биологически реалистичных ситуациях вероятность поглощения корма зависит от степени насыщения хищника, определяемого наполненностью желудка (R). В модели предполагается, что рацион не может превысить установленного физиологического предела (R_{max}), обусловленного размером желудка. Приближение к физиологическому пределу сопровождается снижением вероятности захвата пищевого объекта, которая описывается функцией $s(R/R_{max})$, монотонно убывающей и имеющей единственный корень в единице $s(1) = 0$. Тогда скорость насыщения без учета пространственного распределения корма и рыб описывается уравнением (3):

$$\dot{R} = s(R/R_{max}). \quad (3)$$

Зависимость уровня насыщения $R(T)$ от времени при неограниченном количестве корма определяется выражением (4):

$$T = \int_0^{R(T)} \frac{dR}{s(R/R_{max})}. \quad (4)$$

В случае ограниченного количества корма $N < R_{max} \times P$, при равномерном распределении корма и хищников, время, за которое будет потреблен весь доступный корм при среднем заполнении $R = N/P$, будет определяться формулой (5):

$$T(N/P) = \int_0^{N/P} \frac{dR}{s(R/R_{max})}. \quad (5)$$

В частности, если $s(R/R_{max})$ убывает линейно,

$$s = 1 - \frac{R}{R_{max}}. \quad (6)$$

Тогда

$$R(T) = R_{max}(1 - e^{-T}). \quad (7)$$

и

$$T(N/P) = -\ln\left(1 - \frac{N}{R_{max}P}\right). \quad (8)$$

В случае пороговых эффектов насыщения, описываемых формулой (9),

$$s = \begin{cases} 1, & 0 \leq R < R_0 \\ 1 - \frac{R - R_0}{R_{max} - R_0}, & R_0 \leq R \leq R_{max} \end{cases}, \quad (9)$$

выражения (4) и (5) примут вид (10) и (11):

$$R(T) = \begin{cases} T, & 0 \leq T < R_0 \\ R_{max} - (R_{max} - R_0) \exp\left(-\frac{T - R_0}{R_{max} - R_0}\right), & T \geq R_0 \end{cases}, \quad (10)$$

$$T(N/P) = \begin{cases} N/P, & 0 \leq N/P < R_0 \\ R_0 - (R_{max} - R_0) \ln\left(\frac{R_{max} - N/P}{R_{max} - R_0}\right), & R_0 \leq N/P. \end{cases}, \quad (11)$$

Время во всех вышеприведенных формулах является не “физическим” временем – числом шагов, а числом встреч с кормовыми объектами. Таким образом, выражение (6) и его частные случаи (8) и (11) описывают количество встреч с кормовыми объектами, прежде чем они все будут съедены. По прошествии бесконечно долгого времени общее количество потребленных кормовых объектов, т.е. функциональный ответ хищника, оказывается в рамках сделанных предположений кусочно-линейной функцией вида (12):

$$F(N, P) = \begin{cases} N/P, & 0 \leq N < R_{max}P \\ R_{max}, & R_{max}P \leq N \end{cases}. \quad (12)$$

Модели вида (12), называемые “хоккейной клюшкой” (Mesnil, Rochet, 2010), нашли применение, в частности, в теории промыслов для описания процессов пополнения (Михайлов и др., 2019).

При конечном времени машинного эксперимента T формула (12) модифицируется и примет вид (13):

$$F_T(N, P) = \begin{cases} N/P, & 0 \leq N < R(T)P \\ R(T), & R(T)P \leq N \end{cases}. \quad (13)$$

Иными словами, функциональный ответ сохранит форму “хоккейной клюшки”, однако координаты точки перегиба будут зависеть от времени наблюдения.

Теперь, если учесть, что “время” T в формулах (4)–(13) имеет смысл числа встреч, а не числа шагов, остается сделать “перерастяжку” к реальному времени t с учетом концентрации кормовых объектов

$$t = T \frac{V}{N}, \quad (14)$$

где V – количество ячеек.

Тогда для случая линейной модели насыщения выражение (13) примет вид (15):

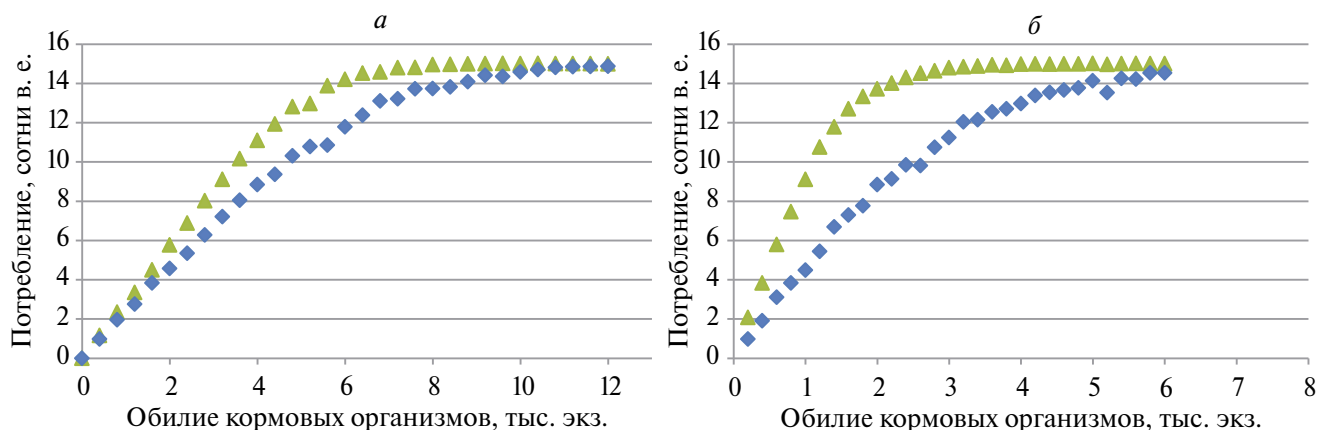


Рис. 3. Зависимость величины рациона рыб от обилия кормовых организмов: *а* – невозобновляемый корм, *б* – возобновляемый корм. Ромбы – случайный тип плавания и линейное насыщение, треугольники – векторизованный тип плавания и насыщение линейное с порогом.

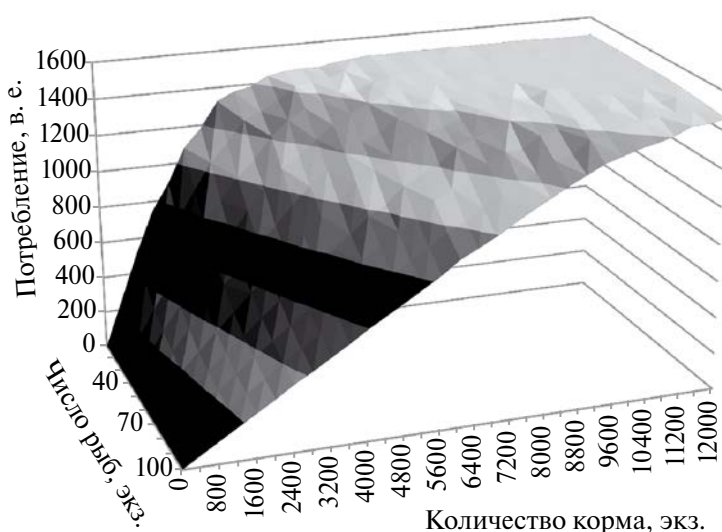


Рис. 4. Величина рациона в зависимости от обилия корма и численности потребителей.

$$F_t(N, P) = \begin{cases} N / P, & 0 \leq N < R_{max} (1 - e^{-tN/V}) P \\ R_{max} (1 - e^{-tN/V}), & \\ R_{max} (1 - e^{-tN/V}) P \leq N \end{cases} \quad (15)$$

Полученная при заданных модельных предположениях трофическая функция (12) оказывается не чем иным, как функцией Ардити–Гинзбурга:

$$F(N, P) = \min(R_{max}, N / P). \quad (16)$$

При этом при постоянных значениях *P* поведение модели Ардити–Гинзбурга как функции только обилия жертв асимптотически при малом и большом числе жертв совпадает с поведением

моделей Холлинга второго типа и Ивлева первого типа. Таким образом, из перечисленных в табл. 2 и 3 трофических функций в той или иной степени воспроизводимы в рамках заданного индивидуально-ориентированного подхода только эти три модели.

Теоретически предсказанное сглаживание трофической функции Ардити–Гинзбурга при конечных временах эксперимента (15) хорошо согласуется с результатами симуляций (рис. 3 и 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Простые предположения об индивидуальном поведении хищников и жертв привели к вполне определенному виду трофической

функции — кусочно-линейной зависимости Ардити—Гинзбурга или ее “сглаженной” версии (15). Выбор из двух этих форм зависимости определяется соотношением характерного времени поиска и потребления пищи со временами популяционных процессов, таких как смертность и воспроизводство. Зависимость Ардити—Гинзбурга возникает как предел (15), если первое пренебрежимо мало в сравнении со вторым. И наоборот, если время поиска добычи хищником ограничено смертностью от голода, т.е. характерные времена популяционных процессов нельзя считать бесконечно большими, трофическая функция того же асимптотического типа будет сглаженной. Численный эксперимент всегда проводится при конечных временах, и поэтому его результаты аппроксимируются гладкой зависимостью. В этом отношении компьютерный эксперимент несколько более реалистичен, чем идеализированная математическая модель, определяемая только эффектами насыщения хищника. Расширение класса трофических функций, воспроизводимых имитационной моделью, предполагает учет более сложных эффектов, связанных с конкурентным или кооперативным поведением как хищников, так и их жертв, что выходит за рамки данной работы, но может послужить основанием для дальнейших исследований.

Настоящее исследование на примере одного из типов общей классификации моделей “хищник—жертва”, разработанной в данной статье, показало неравноценность трофических функций. При одних и тех же классификационных признаках — знаках частных производных и асимптотиках в нуле и на бесконечности — далеко не все из них могут быть обоснованы индивидуальным поведением особей. Тем самым значительная часть моделей в действительности оказывается перепараметризованной аппроксимацией наблюдений, не прибавляя ничего существенного к качественным закономерностям динамики экосистемы. В связи с этим задача нахождения в каждом классе моделей “хищник—жертва” конкретных представителей класса, выводимых на основе индивидуально-ориентированного подхода, представляется весьма актуальной.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда, проект № 22-78-10171.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аджабян Н.А., Логофет Д.О.*, 1992. Динамика размеров популяций в трофических цепях // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеоздат. Т. 14. С. 135–153.
- Базыкин А.Д.*, 1985. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука. 182 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Булгакова Т.И., Бобырев А.Е.*, 2018. Роль трофологических исследований в анализе многовидового промысла // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 461–470.
- Гинзбург Л.Р., Гольдман Ю.И., Раилкин А.И.*, 1971. Математическая модель взаимодействия двух популяций “хищник—жертва” // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 724–730.
- Ивлев В.С.*, 1947. Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных // Успехи соврем. биологии. Т. 24. № 6. С. 417–432.
- Ивлев В.С.*, 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 272 с.
- Колмогоров А.Н.*, 1972. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Пробл. кибернетики. Т. 25. С. 100–106.
- Михайлов А.И., Бобырев А.В., Булгакова Т.И., Шереметьев А.Д.*, 2019. Возвращаясь к вопросу о популяционной регуляции: обобщенная модель формирования пополнения промысловых популяций рыб // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 6. С. 418–426.
- Михеев В.Н.*, 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 191 с.
- Михеев В.Н., Бобырев А.Е., Криксунов Е.А., Михеев А.В.*, 1997. Стратегии поиска корма молодью рыб: Исследование на математической модели // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 242–247.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.*, 1978. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.
- Тютюнов Ю.В., Титова Л.И.*, 2018. От Лотки—Вольterra к Ардити—Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 6. С. 428–448.

- Тютюнов Ю.В., Титова Л.И., Сурков Ф.А., Бакаева Е.Н., 2010. Трофическая функция коловраток-фитофагов (Rotatoria). Эксперимент и моделирование // Журн. общ. биологии. Т. 71. № 1. С. 52–62.
- Arditi R., Abillon J.M., Vieira da Silva J., 1978. A predator–prey model with satiation and intraspecific competition // Ecol. Model. V. 5. № 3. P. 173–191.
- Arditi R., Akçakaya H.R., 1990. Underestimation of mutual interference of predators // Oecologia. V. 83. № 3. P. 358–361.
- Arditi R., Ginzburg L.R., 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence // J. Theor. Biol. V. 139. № 3. P. 311–326.
- Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Denisov G.A., Kuznetsov Yu.A., 1981. The influence of predator saturation effect and competition among predators on predator–prey system dynamics // Ecol. Model. V. 14. № 1–2. P. 39–57.
- Beddington J.R., 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency // J. Anim. Ecol. V. 44. № 1. P. 331–340.
- Crowley P.H., Martin E.K., 1989. Functional responses and interference within and between year classes of a dragonfly population // J. North Am. Benthol. Soc. V. 8. № 3. P. 211–221.
- DeAngelis D.L., Goldstein R.A., O'Neill R.V., 1975. A model for trophic interaction // Ecology. V. 56. № 4. P. 881–892.
- Fox W.W., 1970. An exponential yield model for optimizing exploited fish populations // Trans. Am. Fish. Soc. V. 99. P. 80–88.
- Gause G.F., 1934. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Gentleman W., Leising A., Frost B., Strom S., Murray J., 2003. Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics // Deep-Sea Res. II. V. 50. P. 2847–2875.
- Getz W.M., Westerhoff H.V., Hofmeyr J.-H.S., Snoep J.L., 2003. Control analysis of trophic chains // Ecol. Model. V. 168. P. 153–171.
- Gibson G.A., Musgrave D.L., Hinckley S., 2005. Non-linear dynamics of a pelagic ecosystem model with multiple predator and prey types // J. Plankton Res. V. 27. P. 427–447.
- Ginzburg L.R., 1998. Assuming reproduction to be a function of consumption raises doubts about some popular predator–prey models // J. Anim. Ecol. V. 67. № 2. P. 325–327.
- Harrison G.W., 1995. Comparing predator–prey models to Luckinbill's experiment with *Didinium* and *Paramecium* // Ecology. V. 76. № 2. P. 357–374.
- Hassell M.P., Varley G.C., 1969. New inductive population model for insect parasites and bearing on biological control // Nature. V. 223. P. 1133–1137.
- Holling C.S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // Can. Entomol. V. 91. P. 385–398.
- Holling C.S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 45. P. 3–60.
- Ivlev V.S., 1961. Experimental Ecology of the Feeding of Fishes. New Haven: Yale Univ. Press. 302 p.
- Jeschke J.M., Kopp M., Tollrian R., 2002. Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey // Ecol. Monogr. V. 72. P. 95–112.
- Koen-Alonso M., 2007. A process-oriented approach to the multi-species functional response // From Energetics to Ecosystems: The Dynamics and Structure of Ecological Systems / Eds Rooney N., McCann K.S., Nokes D.L.G. Springer. P. 1–36.
- Leslie P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Biometrika. V. 35. P. 213–245.
- Leslie P.H., Gower J.C., 1960. The properties of a stochastic model for the predator–prey type of interaction between two species // Biometrika. V. 47. № 3/4. P. 219–234.
- Lotka A.J., 1925. Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams and Wilkins. 460 p.
- Mesnil B., Rochet M.-J., 2010. A continuous hockey stick stock–recruit model for estimating MSY reference points // ICES J. Marine Sci. V. 67. № 8. P. 1780–1784.
- Pella J.S., Tomlinson P.K., 1969. A generalized stock–production model // Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. V. 13. P. 421–496.
- Rosenzweig M.L., MacArthur R.H., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions // Am. Nat. V. 97. P. 209–223.
- Schaefer M.B., 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries // Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. V. 1. № 2. P. 27–56.
- Solomon M.E., 1949. The natural control of animal populations // J. Anim. Ecol. V. 18. P. 1–35.
- Sutherland W.J., 1983. Aggregation and the 'ideal free' distribution // J. Anim. Ecol. V. 52. P. 821–828.
- Trân J.K., 2008. A predator–prey functional response incorporating indirect interference and depletion // Verh. Internat. Verein Limnol. V. 30. № 2. P. 302–305.
- Tyutyunov Yu., Titova L., Arditi R., 2008. Predator interference emerging from trophotaxis in predator–prey systems: An individual-based approach // Ecol. Complex. V. 5. № 1. P. 48–58.
- Volterra V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // Nature. V. 188. P. 558–560.
- Yodzis P., 1994. Predator-prey theory and management of multispecies fisheries // Ecol. Appl. V. 4. P. 51–58.

Reconstruction of interspecies relations in the models of population dynamics based on individual-oriented approach

A. D. Sheremetyev^a, A. I. Mikhailov^{a, b}, A. E. Bobyrev^{c, *}, E. A. Kriksunov^d

^a*Russian Federal Institute of Fisheries and Oceanography
Okružhnoy proezd, 19, Moscow, 105187 Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Philosophical Faculty
Leninskie Gory, Study-Scientific Housing "Shuvalovsky", Moscow, 119234 Russia*

^c*Severtzov Institute of Ecology and Evolution, RAS
Leninsky Prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia*

^d*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Ichthyology
Leninskie Gory, 1, Bld. 12, Moscow, 119234 Russia*

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

The subject of the article is to establish the relationship between trophic functions as properties of interacting populations as a whole and the characteristics of individual foraging behavior of consumers. The article classifies general predator–prey models and trophic functions as integral components of these models. It is shown that simple assumptions about the individual behavior of predators and prey lead to a specific type of trophic function – the piecewise linear Arditi–Ginzburg dependence or its “smoothed” version. The obtained theoretical results are verified using an original simulation model representing the interaction between the consumer and food objects at the individual level.

УДК 568.14:568.15:568.16:568.17:568.18:568.19:568.2:569:575.8:612.55

СВЯЗЬ МЕЖДУ ЭКТОТЕРМИЕЙ И ЭНДОТЕРМИЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 2024 г. В. А. Черлин

*Дагестанский государственный университет
ул. Батырая, 4-а, Махачкала, Республика Дагестан, 367008 Россия*

E-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 19.02.2024 г.

Принята к печати 29.04.2024 г.

Описывается последовательность событий в эволюции позвоночных животных в связи с развитием термобиологических статусов, основанная на анализе новых научных данных, опубликованных примерно за последние 10 лет. Первые амфибиеподобные тетраподы были первичными эктотермными животными, у которых был низкий уровень метаболизма, а температура тела не превышала 30°C. Среди современных первичных эктотермов – рыбы и амфибии. Затем у них проявился комплекс биохимических и физиологических ароморфозов, увеличивших уровни митохондриального окисления и основного обмена, что повлекло за собой повышение температуры тела. Все это привело к увеличению их активности и изменению других функциональных характеристик, позволило им выйти на сушу и начать ее осваивать. Уже у первых наземных тетрапод (стегоцефалов, сеймурий) примерно 330 млн лет назад отмечен повышенный метаболизм. Это были первичные мезометаболические эндотермы, у которых температура тела не повышалась более 30°C и почти не отличалась от температур внешней среды. В линии синапсид первичная эндотермия развивалась, метаболизм постепенно возрастал вместе с температурой тела и через териодонтов привел к появлению вторично эндотермных млекопитающих. У зауропсид также произошло повышение метаболизма, а у некоторых архозавров (динозавров и др.) он иногда поднимался до уровня современных птиц, и температура тела достигала 39–44°C. Часть из них развилась во вторично эндотермных птиц, а часть – во вторично эктотермных современных рептилий с низким уровнем метаболизма и периодическим повышением температуры тела до 30–45°C за счет внешнего тепла. Вторичные эктотермы (в основном современные рептилии) – не “возврат” к эктотермии первичных эктотермов, а мощный эволюционный шаг вперед. Пройдя в своей эволюции через мезотермическую стадию древних рептилий, они приобрели способность, в отличие от первичных эктотермов, выдерживать высокую температуру тела (>30°C) и за счет этого – увеличивать уровень основного обмена, активности и т.п. Эволюционная функция рептилий – “научить” первично эктотермных позвоночных животных пользоваться высокой температурой тела и стать в этой связи “лифтом” для дальнейшей эволюции позвоночных животных. Подавляющая часть рептилий за время своего существования были мезо- и тахиметаболическими эндотермными животными, а брадиметаболическими эктотермами оказались в основном современные рептилии. Эктотермы в своей эволюции “согласовываются” с температурными режимами внешней среды, а эндотермы автономизируются от нее. Вторичная эктотермия – не этап развития эндотермии, а самостоятельное направление эволюции позвоночных животных, параллельное эндотермии.

DOI: 10.31857/S0044459624030055, EDN: vcrysd

В настоящее время существует множество теорий, описывающих и объясняющих происхождение и эволюцию эндотермии у позвоночных животных. Научные подходы к решению этой проблемы действительно различные, но в данной статье мы не ставим целью сделать сводку о них, сравнивать их все и давать им свою оценку. Мы

опишем лишь свое видение данной проблемы, по ходу обсуждения только касаясь некоторых других концепций. Мы придерживаемся такой схемы построения материала прежде всего потому, что не считаем какую-то одну теорию единственно правильной, а остальные – ошибочными. По нашему представлению, все, или

по крайней мере большинство из них, объективно описывают какие-либо отдельные стороны невообразимо сложного явления жизни и ее эволюции, не являясь при этом альтернативными, взаимоисключающими. Каждая из этих теорий, а точнее – гипотез, может являться верной, вполне мирно сосуществующей с большинством других. Поэтому и свою концепцию мы не позиционируем как исключительную, единственно верную. Она – одна из многих, оперирующая определенным набором имеющихся на данный момент реально существующих научных фактов. Как и большинство других гипотез на эту тему, наша – не менее (и, наверно, не более) доказательна, чем все остальные, поскольку экспериментальное подтверждение эволюционных построений – вещь принципиально нереальная. Именно поэтому все эволюционные построения (и наше, и все остальные) должны быть квалифицированы как гипотезы, а не как теории. И именно поэтому, на наш взгляд, наше видение эволюционного процесса, пусть и несколько “нетрадиционное”, не более и не менее, чем другие подходы, имеет право на существование. Таким образом, наш подход к описанию эволюционного процесса касается лишь одной стороны (из огромного числа других) этого многосложного явления, и в этой связи сравнивать его в категориях “правильно” или “неправильно” или противопоставлять другим мы не считаем корректным.

Почему мы решились взять на себя такую нелегкую и, по большому счету, неблагодарную миссию – предложить научной общественности некий “нетрадиционный” взгляд на эволюцию позвоночных животных?

Более четырех десятков лет мы занимаемся изучением значения температурных условий в биологии пресмыкающихся, регуляцией температуры их тела, а также эволюцией связей позвоночных животных с температурой в целом. За это время у нас сложились представления о появлении и эволюционном развитии эктотермии (холоднокровности) и эндотермии (теплокровности), которая оказалась отличной от общепринятой точки зрения. Кроме того, в мировой научной литературе буквально за последние 5–10 лет появилось много новых опубликованных данных, которые были получены с применением совершенно новых методик. Мы обобщили часть из них в нескольких сводках (Черлин, 2021a–г). И эти новые данные замечательным образом совпали с нашими выводами, к которым мы пришли эмпирическим и аналитическим

путями. В результате у нас сложился некий пазл, сформировавший полную, достаточно логичную картину эволюции позвоночных животных. Хотя она оказалась далека от привычной, описанной во всех учебниках. А раз эта картина так удачно сложилась, раз она опирается на результаты наших собственных исследований и современные данные других ученых, мы решили взять на себя ответственность и все-таки возмутить “научное спокойствие”.

КОРРЕКЦИЯ ВЗГЛЯДА НА “КЛЮЧЕВУЮ ГРУППУ” В ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

В классических учебниках по общей биологии, зоологии, анатомии, физиологии и эволюции позвоночных животных рассматривается привычная, ставшая уже аксиоматической схема эволюции позвоночных. Она же применяется и при изучении эволюционных изменений в строении и функциях разных систем внутренних органов. Ее в очень упрощенном виде можно представить так, как показано на рис. 1. А еще сравнительно недавно ее представляли так же, как лестницу, в которой рептилии (их функции и строение) оказываются важной ступенью, находящейся выше достаточно еще примитивных амфибий и ниже уже эволюционно продвинутых млекопитающих и птиц.

Но проблема заключается в том, что в качестве “рептилий”, в качестве этой промежуточной ступени, в данном случае рассматриваются *современные* рептилии! А за время эволюции от амфибий до высших теплокровных позвоночных на Земле существовало гигантское количество групп рептилий, биология которых коренным образом отличалась от их оставшихся живых потомков. Видимо, в цепи этапов эволюционного развития на месте современных рептилий действительно должны быть рептилии, но только те, которые на самом деле жили в те геологические эпохи, когда этот этап эволюции реально происходил. А эти древние рептилии по современным данным очень сильно отличались от ныне живущих!

Вот здесь-то и начинается интрига...

Сейчас уже вполне очевидно, что эволюция позвоночных шла следующим образом. Из воды вышли первые амфибиоподобные четвероногие позвоночные (тетраподы), а точнее – еще действительно амфибии. И именно они стали базой для эволюции всех наземных позвоночных.

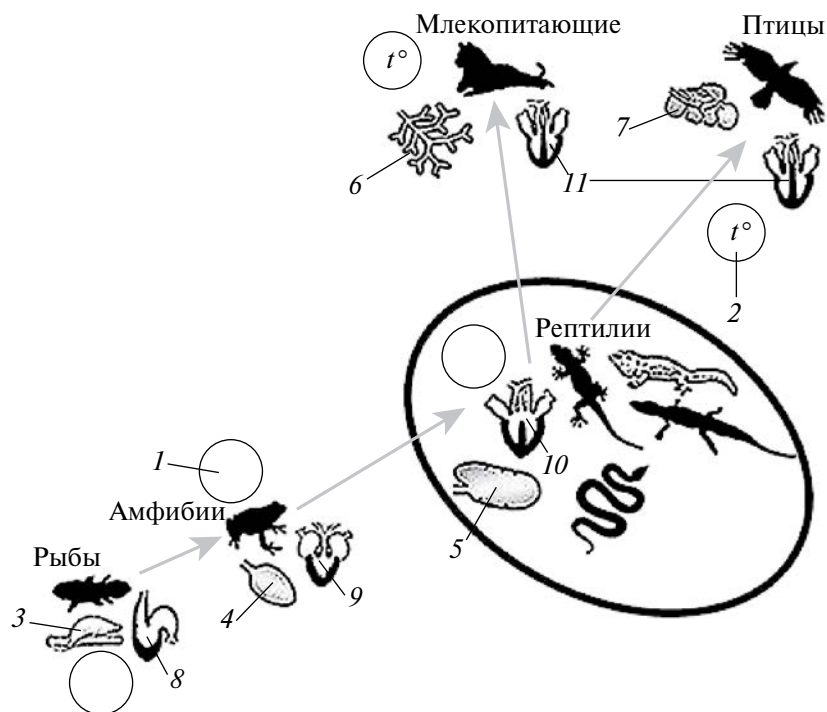


Рис. 1. Классические представления о характеристиках современных позвоночных животных. 1 – эктотермия (холоднокровность); 2 – эндотермия (теплокровность); 3 – простые легкие двоякодышащих рыб; 4 – простые легкие амфибий; 5 – немного более сложные легкие с дополнительными перегородками у рептилий; 6 – сложные легкие млекопитающих с альвеолами (“пузырьками”, где происходит газообмен); 7 – сложные легкие птиц с множеством параллельных бронхов, сквозь которые воздух проходит насквозь; 8 – двухкамерное сердце рыб; 9 – трехкамерное сердце амфибий; 10 – трехкамерное сердце с неполной перегородкой в желудочке у рептилий; 11 – четырехкамерное сердце млекопитающих и птиц. Большим овалом выделены рептилии, которых в данном случае можно рассматривать как “ключевую группу”, что лежала в основе, дала начало дальнейшей эволюции позвоночных и развитию теплокровности.

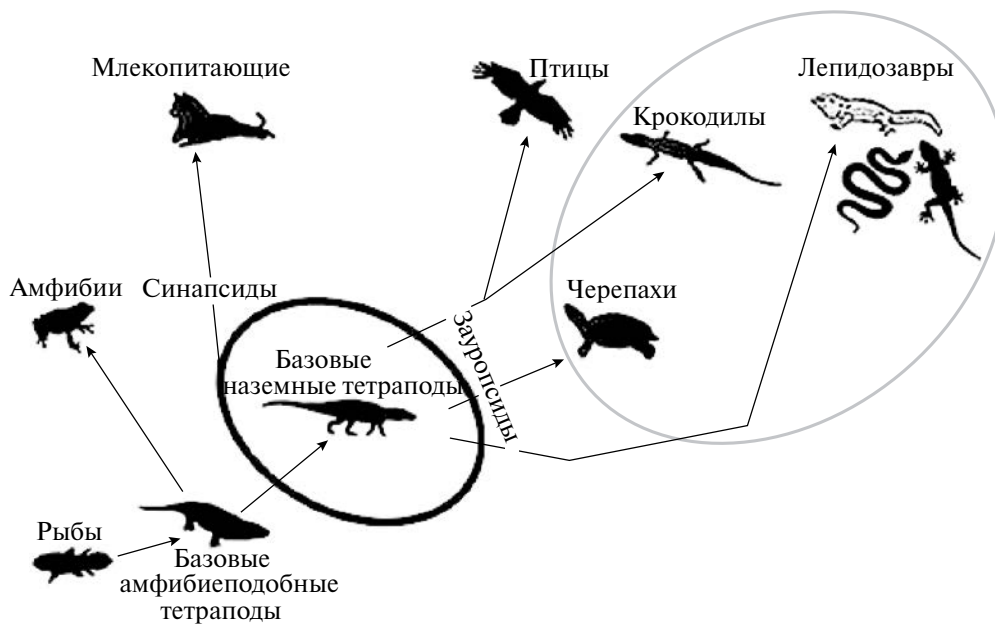


Рис. 2. Схема эволюции позвоночных животных по современным представлениям. Жирным овалом выделены базовые наземные тетраподы, которые реально являются основой для дальнейшей эволюции всех последовавших за ними групп позвоночных. Тонким овалом отмечены современные рептилии, которые в таком варианте эволюции в роли действительной основы эволюции позвоночных оказаться никак не могут.

Эта эволюция пошла в нескольких направлениях: сначала было разделение на синапсид, которые в дальнейшем дали млекопитающих, и зауропсид, которые потом дали огромное количество групп древних рептилий (в том числе динозавров), а в конечном итоге — современных рептилий (разными стволами — черепаха, крокодилы и лепидозавры, т.е. гаттерия, ящерицы и змеи) и птиц (рис. 2). На рисунке видно, что реальным “ядром” эволюции позвоночных были именно первые (базовые) наземные позвоночные, а современные рептилии — это лишь конечные ветви эволюции одного из направлений развития зауропсид. Следовательно, быть той самой ступенькой между амфибиями и высшими позвоночными (рис. 2) современные рептилии никак не могли!

Свойства ключевой группы

Теперь возникает главный вопрос: какими же были эти самые базовые наземные тетраподы? И именно об этой группе животных в последние годы появилось много данных, которые заставляют совершенно по-новому посмотреть на весь процесс эволюции позвоночных животных.

Один из основных источников любой информации о биологии вымерших животных — это палеонтология. Но, к сожалению, мягкие ткани за миллионы лет не сохраняются. Поэтому о физиологии вымерших животных можно судить только по особенностям анатомии, по биохимии и изотопному анализу окаменелых останков и по некоторым другим косвенным данным. Ярким примером таких особенностей может служить относительный диаметр питающего отверстия в бедренной кости. Дело в том, что по шлифам окаменелых бедренных костей сейчас установлено, что многие вымершие животные в первые годы своей жизни росли очень быстро, наращивая определенный тип костной ткани (фибро-ламеллярную кость), характерной именно для животных с высоким уровнем метаболизма, т.е. для животных, по крайней мере приближающихся по биологии к теплокровным (Bennett, Ruben, 1986, и др.). А для того чтобы обеспечивать быстрый рост кости, необходимо снабжать ее увеличенным количеством крови, богатой кислородом, и удалять из нее продукты жизнедеятельности. Значит, у животных с высоким уровнем метаболизма в кость (в данном случае в бедренную) должно входить большое количество более толстых сосудов, а отверстие,

в которое они входят, естественно, должно иметь больший диаметр, чем у животных с низким метаболизмом. В результате измерений, проведенных у современных животных с разным уровнем метаболизма, эта закономерность была подтверждена (Seymour et al., 2012), а результаты были перенесены и на вымерших животных, поскольку эта закономерность больше физическая, даже математическая, но не качественная и не умозрительная. Кроме того, это питающее отверстие в бедренной кости хорошо просматривается на окаменелостях. Есть и множество других “маркерных” признаков, по которым можно делать вывод об уровне метаболизма вымерших животных. А для обработки комплекса полученных таким образом данных были разработаны специальные компьютерные программы, позволявшие даже количественно оценивать предполагаемые уровни их метаболизма по маркерным количественным и даже некоторым качественным признакам (Legendre et al., 2016, и др.).

Результаты всех этих исследований оказались в некотором роде шокирующими (по крайней мере для тех, кто пытается посмотреть на весь самый сложный эволюционный процесс с общепризнанных биологических позиций). Повышенный уровень метаболизма обнаружился еще у амфибий, первыми начавших выползать на сушу примерно 331–326 млн лет назад — у стегоцефалов ватчерий (Whitney et al., 2022), и у групп, переходных между амфибиями и рептилиями и живших немного позже — у сеймуриаморфов примерно 290–270 млн лет назад (Estefa et al., 2020). Значит, они уже не были в полном смысле слова холоднокровными, они были в определенной степени мезометаболическими животными, приближающимися по своей биологии к теплокровным.

Рисунок 3 показывает пути эволюции типов метаболизма (термобиологических статусов) у позвоночных животных и оценочные уровни метаболизма у разных групп позвоночных. Изначальные (первичные) базовые амфибиоподобные тетраподы, судя по анатомическим и другим характеристикам, имели, видимо, такие же уровни метаболизма, как и современные амфибии и рептилии ($0.1–0.2 \text{ мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$). Показатель $^{-0.67}$ — вычисленный опытным путем индекс, который наиболее точно описывает удельную величину метаболизма, пересчитанную на единицу веса тела (Legendre et al., 2016). Имеются многочисленные данные, которые позволяют оценить уровни метаболизма первых базовых наземных тетрапод ($\sim 1 \text{ мл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ — Legendre et al., 2016, и др.).

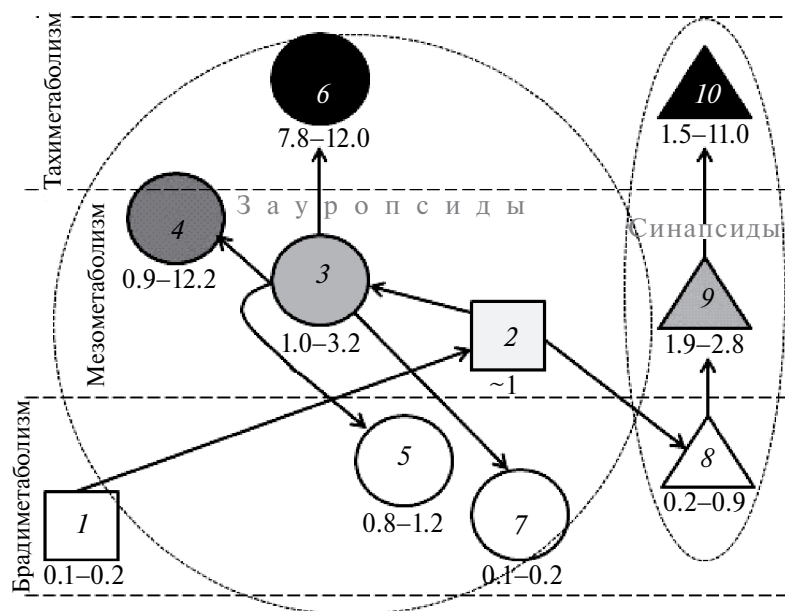


Рис. 3. Пути эволюции термобиологического статуса разных групп позвоночных животных. Квадраты – базовые, изначальные группы позвоночных, круги – зауросиды, треугольники – синапсиды. Фигуры без фоновой заливки – брадиметаболические эктотермы, с серой заливкой – мезометаболические эндотермы, с черной заливкой – тахиметаболические эндотермы. 1 – базовые амфибиеподобные брадиметаболические тетраподы, анамнии (хамилотермы, т.е. животные, не стремящиеся повышать температуру тела более 27–28°C, которая слабо отличается от температур внешней среды); 2 – базовые наземные мезометаболические тетраподы, амниоты (псило-термы, у которых температура тела обычно хотя бы на несколько градусов выше температур окружающей среды и выше 28–30°C), появившиеся в результате комплекса первичных биохимических и физиологических ароморфозов; 3 – изначальные архозавроморфы и архозавры с развитой мезометаболической псило-термией, т.е. реакцией, направленной на повышение температуры тела; 4 – некоторые птицеподобные ящеротазовые динозавры и ряд птицетазовых динозавров, птерозавры, зауроптеригии, ихтиоптеригии, часть лепидозавров, другие группы древних вымерших диапсид с интенсивной мезо- или даже тахиметаболической псило-термией; 5 – некоторые динозавры и другие группы брадиметаболических диапсид, “отключивших” у себя мезометаболизм; 6 – птицы; 7 – современные рептилии (гаттерия, змеи, ящерицы, крокодилы, черепахи), “отключившие” у себя мезометаболизм и пошедшие по пути развития и совершенствования брадиметаболизма (эктотермии); 8 – базовые, древние, вымершие брадиметаболические синапсиды; 9 – синапсиды с интенсивным мезометаболизмом; 10 – эволюционно продвину-тые тахиметаболические териодонты и млекопитающие. 1, 5, 7 и 8 – брадиметаболические эктотермы разного происхождения и с различными характеристиками. Цифры курсивом под фигурами – ориентировочные, имеющиеся на настоящее время данные о величинах интенсивности основного обмена разных групп позвоночных животных в $\text{млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (по: Legendre et al., 2016; Faure-Brac, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.); цифры под квадратами 1 и 2 – гипотетические, исходящие из имеющихся сейчас опубликованных материалов.

Комплекс современных исследований показывает, что у части зауросид и синапсид метаболизм постепенно повышался примерно до $3 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$. Но у некоторых зауросид, таких как многие динозавры и другие древние рептилии, метаболизм возрастал до уровней, сходных или даже сравниваемых с метаболизмом современных млекопитающих и птиц – примерно до $11–12 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (Legendre et al., 2016; Faure-Brac, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.).

Сравнительно недавно в палеонтологии стали широко применять способ изотопного анализа окаменелостей, который был известен и ранее, но был существенно усовершенствован. Теперь он

позволяет достоверно определять температуру, при которой формировались твердые ткани организма – кости, дентин, скорлупа яиц (Eagle et al., 2011; Rey et al., 2017, и др.). Результаты этих работ показали, что значительная часть динозавров (и ящеротазовых и птицетазовых, включая гигантских титанозавров), морских ящеров (мозазавров, ихтиозавров и плезиозавров), летавших птерозавров и других рептилий имели температуры тела от 30–32 до 44°C (Bernard et al., 2010; Eagle et al., 2010, 2011, 2015; Vi et al., 2020; Xing et al., 2021, и др.).

Кроме того, палеонтологи и химики из Испании и США (Wiemann et al., 2022) выяснили, что в результате биохимических процессов,

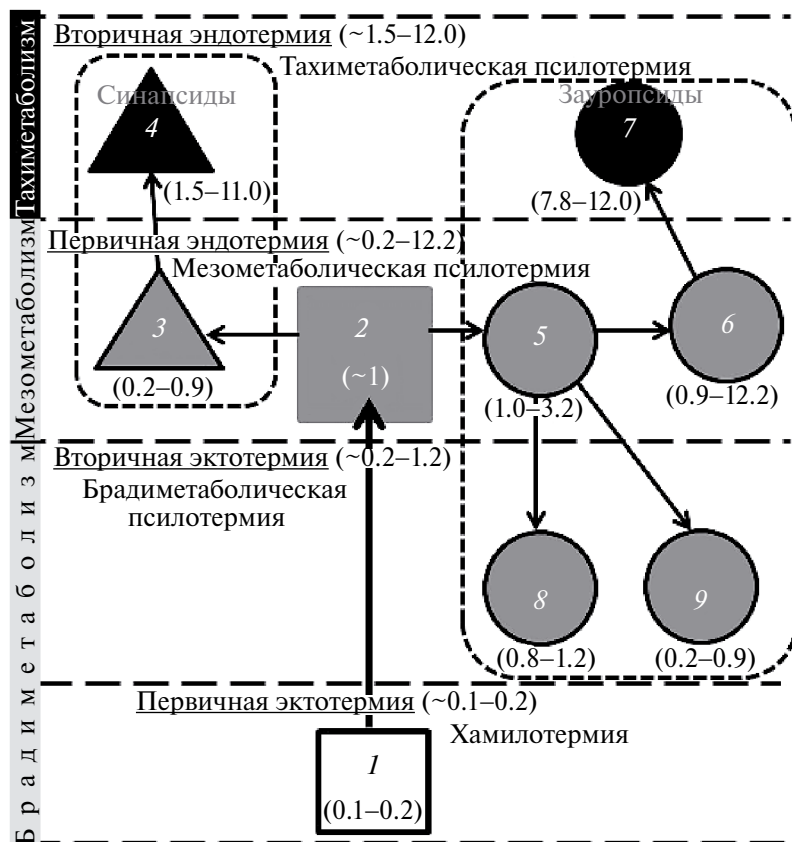


Рис. 4. Эволюция типов термобиологических статусов позвоночных животных. Квадраты – базовые, изначальные группы позвоночных, круги – зауропсыды, треугольники – синапсиды. Фигуры без фоновой заливки – брадиметаболические эктотермы, с серой заливкой – мезометаболические эндотермы, с черной заливкой – тахиметаболические эндотермы. 1 – базовые амфибиоподобные тетраподы (стегоцефалы, сеймурии и т.п.), 2 – базовые наземные тетраподы, 3 – базовые синапсиды, 4 – млекопитающие, 5 – базовые архозавроморфы и архозавры, 6 – динозавры и другие архозавры, 7 – птицы, 8 – некоторые динозавры и другие древние рептилии, 9 – современные рептилии. Цифры в скобках – ориентировочные, имеющиеся на настоящее время данные о величинах интенсивности основного обмена разных групп позвоночных животных в $\text{млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (по: Legendre et al., 2016; Faure-Brac, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.).

при которых генерируется тепло, в организме образуются определенные биомолекулы (biomolecules – терминология авторов оригинальной статьи) – конечные продукты этих процессов (advanced lipoxidation end products, ALEs). Эти конечные биомолекулы достаточно стабильны во времени, они хорошо сохраняются на протяжении миллионов лет, и их следы могут быть определены в ископаемых окаменелостях (Wiemann et al., 2022). Концентрация этих биомолекул в окаменелостях может говорить об уровне метаболизма и производстве организмом эндогенного, внутреннего тепла. Применяя данную методику, эти исследователи подтвердили, что значительная часть древних архозавров (динозавров, птерозавров, морских ящеров и многих других групп) производили тепло для нагрева тела за счет внутренних биохимических

реакций, т.е. в той или иной степени были эндотермами, и что гигантские зауроподы и тероподы были не гигантотермическими животными, а настоящими эндотермами.

Применяются сейчас и другие современные методики.

Но в линии зауропсид проявились и другие неожиданные закономерности. Пройдя развитие от первичных амфибиоподобных тетрапод с метаболизмом около $0.1-0.2 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ до первичных эндотермных животных (некоторых стегоцефалов, сеймурий и др., с уровнем метаболизма $\sim 1 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$), ряд групп эволюционировали в рептилий с метаболизмом примерно до $3-12 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (динозавры, морские ящеры и др.), после чего развитие привело к другим группам рептилий с метаболизмом, сниженным вновь до уровня $0.1-0.2 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (рис. 3, 4).

Наиболее яркими представителями групп с вторично сниженным метаболизмом стали все современные рептилии (черепахи, крокодилы и лепидозавры — гаттерия, ящерицы и змеи). У каждой такой группы были на то свои причины.

Так, лепидозавры снизили метаболизм и уменьшились в размерах потому, что при небольших размерах в наибольшей степени проявляется энергетическая выгода и экономичность эктотермии. При средней температуре окружающей среды и тела животного 20–25°C уровень метаболизма рептилий мало отличается от метаболизма амфибий. Но разница начинает проявляться, когда рептилия может нагреться от мощного источника теплоты (солнца, горячих камней и т.п.). Тогда рептилии направленно повышают температуру своего тела за счет внешнего тепла, для чего им не нужно затрачивать много энергии. А это повышение температуры тела приводит к повышению уровня метаболизма. Таким образом, повышенный метаболизм проявляется у лепидозавров при повышенной температуре тела, которая достается животному почти даром — от внешних источников тепла.

У крокодилов причина другая. У них уровень метаболизма снижается в связи с образом жизни: они надолго затаиваются в воде при опасности или во время охоты, для чего нужно на длительные периоды времени прекращать дыхание. Также им необходимо иметь возможность подолгу не дышать, чтобы топить в воде свои жертвы. При высоком уровне метаболизма это было бы невозможно, или по крайней мере довольно сложно. Поэтому для крокодилов снижение уровня метаболизма — насущная необходимость.

Итак, у зауропсид метаболизм в процессе эволюции вначале возрастает с низкого уровня до достаточно высокого, а затем в некоторых группах вновь снижается почти до первоначального низкого уровня. И тут, глядя на рис. 3 и 4, возникает два, на наш взгляд, важных вопроса.

1. Почему развитие от эндотермии к эктотермии, которое некоторые западные ученые, на наш взгляд, ошибочно называют реверсией, т.е. возвратом к эктотермии (о чем будет сказано далее), наблюдается только у зауропсид, а у синапсид такого явления не отмечено? Видимо, у этих групп есть какие-то важные различия, которые в одном случае позволяют это делать, а в другом — нет. К сожалению, пока мы не нашли ответа на этот вопрос.

2. Не получается ли так, что мы наблюдаем обратное движение эволюции: сначала движение

от эктотермии, т.е. холоднокровности, в сторону развития эндотермии, т.е. теплокровности, а потом — возврат обратно к холоднокровности? Такого возвратного движения, скорее всего, просто не должно быть! В чем же дело? Но в данном случае, похоже, это явление имеет свое объяснение. Для того, чтобы это понять, нужно посмотреть на рис. 4.

Судя по всему, в реальности понятия “эктотермия” и “эндотермия” являются сложными и неоднородными. И некоторые первые вышедшие на сушу амфибии, а также динозавры и другие группы рептилий, имевшие по современным данным высокий уровень основного обмена, и современные млекопитающие и птицы — все они были по крайней мере мезометаболическими, а некоторые группы — тахиметаболическими эндотермами. При этом и рыбы, и амфибии, некоторая часть вымерших рептилий, и все современные рептилии — эктотермы. Но совершенно очевидно, что биохимия и физиология даже только перечисленных групп эндотермов должны сильно друг от друга отличаться. Также различаются и перечисленные, и другие группы эктотермов. Попробуем формализовать эти различия.

Термобиологический статус амфибиоподобных тетрапод, начавших эволюционный выход на сушу, — первичная эктотермия. **Первичные эктотермы** — позвоночные, у которых температура тела мало отличается от температур окружающей среды, она достаточно низкая (в основном не выше 27–28°C); у них нет отчетливой и обязательной направленности на повышение температуры тела, т.е. у них отсутствует реакция псилотермии. Это брадиметаболические, низкотемпературные, эктотермные хамилотермы; уровень метаболизма у животных этой группы был, видимо, примерно $0.1-0.2 \text{ млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$. Из современных животных первичными эктотермами являются рыбы и амфибии.

Затем, по ряду причин, которые мы сейчас разбирать не будем, у некоторых из первично эктотермных позвоночных в организме произошли серьезные биохимические перестройки: у них практически скачкообразно повысился уровень внутриклеточного обмена в энергетических “электростанциях” клетки — в митохондриях, и появилась терморегуляционная реакция — псилотермия, которая заставляла их периодически или постоянно повышать температуру тела. Таким образом, появился второй термобиологический статус — первичная эндотермия.

Первичные эндотермы — позвоночные, у которых теплота вырабатывается и за счет биохимических реакций внутри организма. Это более энергетически затратно, но зато более надежно. Получение тепла извне мало предсказуемо, оно зависит от массы причин — от погоды, пресса хищников, доступности мест, где можно греться, социального статуса во внутривидовой группе и т.п. А внутреннее тепло вырабатывается постоянно. Мало того, у первичных эндотермов, видимо, были еще слабо развиты механизмы регуляции и контроля над уровнями основного обмена и термометаболизма (теплопродукции). Это мезо- или тахиметаболические, средне- или высокотемпературные, эндотермные псилотермы с температурой тела в основном выше 30°C, и даже у некоторых групп достигавшей 44°C. Уровень метаболизма у них, видимо, чаще всего был около $1 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$. Но в ряде случаев уровень метаболизма поднимался достаточно сильно, почти до уровня современных теплокровных — примерно до $12 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (Legendre et al., 2016; Faure-Brac, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.).

Далее в процессе эволюции среди первичных эндотермов появились группы, которые можно характеризовать как вторичные эндотермы (настоящие, полноценные теплокровные — птицы и млекопитающие). **Вторичные эндотермы** — это тахиметаболические, высокотемпературные, эндотермные псилотермы с температурой тела, постоянно держащейся в границах примерно 30–44°C, у которых уровень метаболизма существенно и стабильно возрос примерно до $11\text{--}12 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$, и у них развились механизмы эффективного регулирования и контроля над его уровнем; у них присутствовала псилотермия, усилился термометаболизм, в результате чего температура тела стабильно повысилась.

И, наконец, появились группы, у которых по разным причинам уровень метаболизма снизился практически до первоначального уровня. Это — вторичная эктотермия. **Вторичные эктотермы** — это брадиметаболические позвоночные животные с периодически проявляющейся высокотемпературной эктотермной псилотермией, с уровнями температур тела в эти периоды до 30–45°C, у которых уровень основного обмена снизился примерно до $0.1\text{--}0.2 \text{ млО}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-0.67}$ (Legendre et al., 2016; Faure-Brac, Cubo, 2020; Grigg et al., 2021, и др.). В отдельных случаях температура тела ряда групп редко и ненадолго может повышаться за счет внутреннего эндогенного несократительного термогенеза

(Legendre et al., 2016; Tattersall et al., 2016; Grigg et al., 2021, и др.). Псилотермия у них присутствует, и это заставляет температуру тела периодически подниматься, но происходит это чаще всего за счет использования внешнего тепла и поведенческой терморегуляции.

Судя по рис. 4, в развитии термобиологических статусов позвоночных животных имеется две кардинальные направленности: 1) функциональная направленность на развитие вторичной эндотермии, которая проявляется в разных филетических ветвях (млекопитающие и птицы), на различной морфофизиологической базе; 2) морфофизиологическая направленность на развитие вторичной эктотермии. По сути можно сказать, что мы наблюдаем направленности развития эндотермии и эктотермии.

Здесь важно отметить, что выражение “развитие эндотермии” является общепринятым, понятным, привычным, “классическим”. А вот “эволюция эктотермии” — понятие не совсем привычное. В данном случае понятие “эндотермия” ассоциируется с теплокровностью, а “эктотермия” — с холоднокровностью. Традиционно считается, что теплокровность есть высшее, более развитое, более эволюционно продвинутое морфофизиологическое и термобиологическое состояние по сравнению с холоднокровностью. Поэтому обычно обсуждается и изучается именно эволюционное развитие теплокровности. А об эволюционном развитии холоднокровности чаще всего не говорится.

*Температура тела и непереносимость
высоких температур у первично
эктотермных животных*

Первично эктотермные позвоночные в истории Земли явно существовали, но до настоящего времени из их ближайших “родственников” дожили только рыбы и амфибии. Они — хамилотермы, т.е. им не свойственно повышение температуры тела. У некоторых рыб не очень отчетливо проявляются периодические адаптационные изменения (при этом не абсолютно обязательные для нормальной жизнедеятельности) к тому, чтобы оказываться в воде с температурой несколько выше, чем общий фоновый уровень. Так, у рыб, живущих в основном при температурах воды около 15–20°C, в специальных экспериментальных термоградиентприборах проявляется направленность на то, чтобы периодически оказываться в области водного пространства

с немного более высокими, чем фоновые, температурами (Голованов, 2013, и др.). У первично эктотермных позвоночных еще не было псилотермии, т.е. не было направленного и регулярного повышения температуры тела выше температур окружающей среды, более 30°C. А холодноводные, приполярные рыбы высоких широт вообще постоянно живут при температурах воды и тела, близких к 0°C и даже немного ниже (Bargelloni et al., 1998, и др.).

Рыбы как класс позвоночных животных могут быть активны при температурах тела примерно от –3 до +35°C. Неотчетливо выраженные, как мы уже говорили, предпочитаемые температуры проявляются у рыб слабо и находятся в диапазоне около 25–30°C (Голованов, 2013), кроме холодноводных, в частности, приполярных видов, температура тела которых всегда держится около 0°C, и подъем температуры на несколько градусов для них просто смертелен.

Весьма пикантная ситуация сложилась вокруг биологии мелкой, обитающей на юге США, в частности в Калифорнии, гольяновой рыбки лукании (*Lucania goodei*). Во многих учебниках и специальных книгах по ихтиологии ее, во-первых, называют калифорнийской рыбкой, а во-вторых, пишут, что она живет в горячих источниках при температурах около 50–52°C, а в других местах – даже и до 70°C (Жизнь животных..., 1939; Сабунаев, 1967; Анисимова, Лавровский, 1983, и др.). Эта информация перепечатывается из одной книги в другую. Но она вызывала у нас некоторую настороженность и недоверие, и мы решили в меру своих возможностей ее перепроверить...

Прежде всего, следует сказать, что в Калифорнии лукания действительно встречается, но очень ограниченно. Намного шире, почти повсеместно она распространена во Флориде. Что же касается ее обитания в горячих источниках, то не так давно мы обнаружили статью, которая, как нам кажется, проливает свет на эту неординарную ситуацию. В ней достаточно подробно описываются разные аспекты биологии лукании, ее экологии, питания и размножения, содержания и разведения в аквариуме (Nunziata, 2010). Автор указывает, что в теплые летние месяцы температура мелкой стоячей воды, в которой живет лукания, легко достигает 80°F (по Фаренгейту), т.е. это всего 26.7°C (по Цельсию). Икру эти рыбки мечут в естественных условиях при температуре воды примерно от 60°F (15.6°C) до 62°F (16.7°C), а живут

они, например, в январе и при значительно более низкой температуре. В среднем в источниках Флориды, где живут лукании, вода немного кисловатая (рН часто больше 7.5), а температура около 72°F (22.2°C). Аквариумисты-любители успешно содержат этих рыб летом при температуре воды около 70°F (21.1°C), а зимой – около 60°F (15.6°C), и они без потерь живут зимой в резервуарах на открытом воздухе при температуре 40°F, т.е. 4.4°C (Nunziata, 2010).

Другая сходная ситуация связана с рыбой пустынным карпозубиком (*Cyprinodon macularius*). В популярных и даже в некоторых специальных изданиях сообщается, что она встречается в горячих источниках Калифорнии при 52°C (Никольский, 1963). Но на самом деле ситуация немного другая. В природе эти рыбы в норме живут при температуре воды 70–85°F (22–30°C). Но они могут выдерживать температуры, практически недоступные другим видам – до 108.3°F, т.е. 42.4°C (Carveth et al., 2006); и к тому же 42°C – это вовсе не 52°C, и тем более не 70°C. Однако “могут выдерживать” – это совсем не то же самое, что “постоянно жить” при этой температуре. В аквариумах они успешно содержатся при температуре воды примерно 25–36°C. Наблюдения в природе показывают, что эти рыбки стараются не находиться на мелководье, в хорошо прогреваемой воде, достигающей 36–38°C, а уходят в более глубокие, более прохладные слои водоема. Мы не обнаружили в литературе конкретных данных о том, что эти рыбки встречались при температуре воды более 36°C. Таким образом, пустынные карпозубики действительно достаточно теплолюбивые, точнее – тепловыносливые, но не экстремально термофильные рыбки. Вода в горячих источниках Калифорнии в местах их вытекания из глубины почвы может и достигать 50°C, но пустынный карпозубик в норме живет в намного более прохладной воде, хотя может непродолжительное время, в каких-то экстраординарных ситуациях, выдерживать температуру до 42.4°C.

Кроме того, при описании местообитаний данных видов рыб иногда указывается, что там есть горячие источники с высокими температурами воды. Но в специальной литературе эти горячие источники никак не связываются с обитанием карпозубиков.

Таким образом, вся информация о рыбах, живущих при неправдоподобно высоких температурах (50°C и выше), встречающаяся в разных печатных источниках, на поверку оказывается

по разным причинам недостоверной. По-видимому, по крайней мере еще в первой половине XX в. при переводе англоязычной литературы на русский язык переводчики не обратили внимания на различия температурных шкал по Фаренгейту (°F) и Цельсию (°C). В результате этой и других неточностей в наши книги и проникла ошибочная информация об обитании, например, лукании при температурах, превышающих все разумные пределы.

Данные по температурам тела в связи с температурами внешней среды, наполненностью желудка, возрастом и другими обстоятельствами, полученные при изучении биологии травяной лягушки, *Rana temporaria*, в Карелии (Кутенков, 2009), и дополнительные, еще не опубликованные материалы, любезно предоставленные нам А.П. Кутенковым, показывают, что температура тела лягушек в дневное время может периодически оказываться в диапазоне примерно 25–27°C (крайне редко до 31.5°C). Но это – проявления скорее чисто физических закономерностей. Специального поведения, направленного на повышение и поддержание температур тела более высоких, чем фоновые, у этих лягушек отмечено не было. Напротив, периодически у них наблюдалось поведение, направленное на уход в прохладные убежища и нахождение там в течение продолжительного времени (Кутенков, Целлариус, 1988; Кутенков, 2009, и др.). Такая же ситуация отмечается и у тропических лягушек. Так, у мраморной лягушки, *Nannophrys marmorata*, в Шри-Ланка даже в теплый сезон температура тела никогда не превышала 27.4°C (Senanayake et al., 2019). Максимальная температура тела, изученная у 25 видов южноамериканских бесхвостых амфибий в природе, была от 6–9°C у некоторых жаб (*Atelopus carrikeri*), до 28.5°C у некоторых квакш (*Dendropsophus microcephalus*) (Navas et al., 2013). И лишь у некоторых видов пустынных жаб с сухой кожей отмечено серьезное, направленное повышение температуры тела (до примерно 39°C) и терморегуляция, сходная с таковой у рептилий (Pearson, Bradford, 1976; Rausch et al., 2008). Таким образом, большинство видов амфибий активны при температурах тела, не превышающих 28–30°C.

Приполярные рыбы могут жить только при температурах примерно от –3 до +3°C. Многие земноводные также живут при низких температурах. Так, титикакский свистун (*Telmatobius culeus*) постоянно живет в воде, температура которой обычно составляет от 4 до 17.5°C

(Muñoz-Saravia et al., 2018), а некоторые хвостатые земноводные, как например, сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii*) (Ярцев, Куранова, 2013), огненная саламандра (*Salamandra salamandra*) (Гуржий, 2006), гигантская японская саламандра (*Andrias japonicus*) (Okada et al., 2008) и некоторые другие виды, живут при температурах 0–17°C.

Все эти и многие другие данные свидетельствуют о том, что первично эктотермные животные, как группа в целом, могут жить при достаточно низких температурах тела, порой приближающихся к 0°C, и их температура тела не повышается более 25–27°C, кроме отдельных случаев (некоторые виды жаб с сухой кожей).

Температура тела у вторично эктотермных животных и потребность в высоких температурах тела

У вторично эктотермных позвоночных животных (рептилий) терморегуляция иная. Они – псилотермы, и способны периодически повышать температуру тела до 28–30°C и выше – порой до 42–45°C в зависимости от вида; эти периоды с высокой температурой тела являются для них обязательным условием благополучного существования (Черлин, 2014).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ СВЯЗЬ ТЕМПЕРАТУРЫ И МЕТАБОЛИЗМА

В подавляющем большинстве исследований, в которых изучались уровни метаболизма у разных позвоночных животных, работы проводили либо при фиксированной “комнатной” температуре (~20°C), либо при небольшом наборе температур. При этом теплокровным предоставляли и фиксировали различные температуры внешней среды, а у холоднокровных фиксировали различные температуры тела. Сравнивать такие исследования невозможно, поскольку в двух этих вариантах работы изучаются совершенно разные процессы и реакции. Исследований же, в которых изучался бы метаболизм эктотермных животных при определенном, стандартном наборе температур тела, можно пересчитать по пальцам одной руки. Чаще всего метаболизм, например, ящериц изучали при двух каких-нибудь уровнях температур тела: например, при 20 и 40°C, 30 и 40°C и т.п. Но для понимания связи температуры тела и метаболизма этого категорически недостаточно.

Таблица 1. Уровень метаболизма у некоторых видов амфибий и рептилий в зависимости от температуры (мг выделенного CO_2 на 1 кг веса в час) (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Виды	Температура, °C										
	2	6	10	12.5	15	17.5	20	22.5	25	27.5	30
Амбистома тигровая, <i>Ambystoma tigrinum</i>	72	85	106	122	129	147	150	201	242	249	313
Обыкновенный тритон, <i>Molge vulgaris</i> (совр. <i>Lissotriton vulgaris</i>)	108	126	181	178	172	212	193	224	269	387	462
Жаба серая, <i>Bufo vulgaris</i>	76	69	131	127	138	132	174	203	292	623	719
Лягушка травяная, <i>Rana temporaria</i>	62	71	80	97	101	110	139	165	196	284	518
Лягушка прудовая, <i>Rana esculenta</i> (совр. <i>Pelophylax lessonae</i>)	25	50	68	85	100	96	110	134	152	152	186
Веретеница ломкая, <i>Anguis fragilis</i>	17	28	41	29	51	63	63	116	137	165	198

Мы обнаружили только несколько старых публикаций, в которых описаны опыты с изучением метаболизма у разных групп позвоночных животных при большом наборе экспериментальных температур (Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910) (табл. 1).

Эти данные однозначно показывают, что уровень метаболизма увеличивается с ростом температуры. Кроме того, возрастание метаболизма с ростом температуры происходит у различных видов не одинаково.

На рис. 5 видно, что у рептилии (веретеница, вторичная эктотермия) и у прудовой лягушки рост метаболизма от 25 до 30°C постепенный, не отличающийся от роста при более низких температурах. А у серой жабы, травяной лягушки и обыкновенного тритона подъем температуры тела выше 25°C вызывает резкий скачок уровня метаболизма в несколько раз. Эта ситуация вряд ли выглядит комфортной, скорее всего, она уже опасна для этих животных. Амбистома

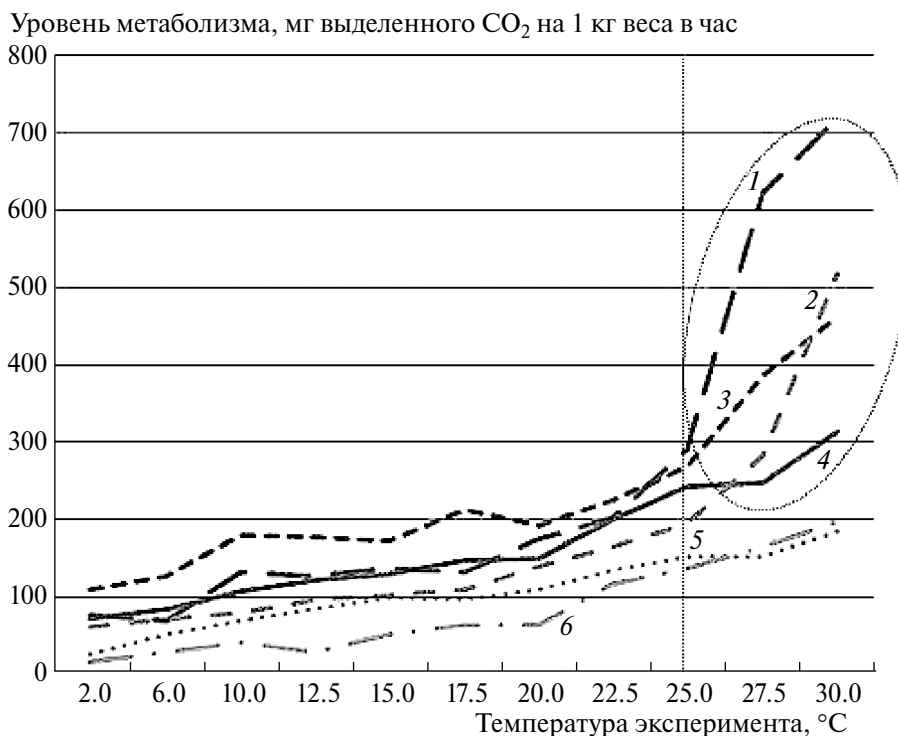


Рис. 5. Уровень метаболизма у некоторых видов амфибий и рептилий, изученных при нагревании, в зависимости от температуры (мг выделенного CO_2 на 1 кг веса в час) (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910). 1 — жаба серая, 2 — лягушка травяная, 3 — тритон обыкновенный, 4 — амбистома, 5 — лягушка прудовая, 6 — веретеница ломкая. Вертикальная пунктирная линия отделяет зону температур тела (примерно выше 25°C), которая для изученных (и для многих других) видов амфибий уже является некомфортной. Пунктирный овал выделяет, видимо, некомфортную для амфибий зону выше 200–250 мг выделенного $\text{CO}_2 \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$.

Таблица 2. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 10 до 30°C у разных амфибий и рептилий (по материалам: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 10°C	Средний прирост на 1°C
	при 10°C	при 30°C			
Травяная лягушка	80	518	438	547.5	27.4
Серая жаба	131	719	588	448.9	22.4
Амбистома	106	313	207	195.3	9.8
Обыкновенный тритон	181	462	281	155.2	7.8
Прудовая лягушка	85	186	101	118.8	5.9
Веретеница	29	198	169	582.8	29.1

Примечание. В табл. 2–6 цифры первых двух столбцов – данные, приведенные авторами оригинальных публикаций, на которые мы ссылаемся (Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910), а в трех последних столбцах – цифры, рассчитанные нами для анализа динамики увеличения уровня метаболизма в связи с ростом температуры. Наши расчеты иллюстрируют эту динамику более отчетливо, чем первичные данные измерений.

Таблица 3. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 10 до 20°C у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 10°C	Средний прирост на 1°C
	при 10°C	при 20°C			
Травяная лягушка	80	139	59	73.8	7.3
Амбистома	106	150	44	41.5	4.1
Серая жаба	131	174	43	32.8	3.2
Прудовая лягушка	85	110	25	29.4	2.9
Обыкновенный тритон	181	193	12	6.6	0.7
Веретеница	29	63	34	117.2	11.7

Таблица 4. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 20 до 25°C у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 20°C	Средний прирост на 1°C
	при 20°C	при 25°C			
Серая жаба	174	292	118	67.8	13.6
Амбистома	150	242	92	61.3	12.3
Травяная лягушка	139	196	57	41.0	8.2
Обыкновенный тритон	193	269	76	39.4	7.9
Прудовая лягушка	110	152	42	38.2	7.6
Веретеница	63	137	74	117.5	23.5

в этом отношении занимает промежуточное положение между двумя указанными группами.

В целом при подъеме температуры тела с 10 до 30°C у некоторых видов амфибий (у травяной лягушки и серой жабы) прирост интенсивности метаболизма составляет примерно 450–550%, а у других (у амбистомы, обыкновенного тритона и прудовой лягушки) – менее 200% (рис. 5, табл. 2). Но важно рассмотреть процесс интенсификации метаболизма в связи с температурой несколько подробнее.

При подъеме температуры тела с 10 до 20°C (рис. 5, табл. 3) наибольший всплеск уровня метаболизма наблюдается у травяной лягушки (~74%) и меньший – у амбистомы и серой жабы.

При повышении температуры с 20 до 25°C наибольший подъем метаболизма отмечен у серой жабы и амбистомы (~60–70%), меньше – у травяной лягушки, обыкновенного тритона и прудовой лягушки (около 40%; рис. 5, табл. 4).

Таблица 5. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 10 до 25°C у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 10°C	Средний прирост на 1°C
	при 10°C	при 25°C			
Травяная лягушка	80	196	116	145.0	9.7
Амбистома	106	242	136	128.3	8.6
Серая жаба	131	292	161	122.9	8.2
Прудовая лягушка	85	152	67	78.8	5.3
Обыкновенный тритон	181	269	88	48.6	3.2
Веретеница	29	137	108	372.4	24.8

Таблица 6. Процент прироста метаболизма при возрастании температуры от 25 до 30°C у разных амфибий и рептилий (по: Vernon, 1897; Tigerstedt, 1910)

Вид животного	Уровень метаболизма (мг выделенного CO ₂ ·кг ⁻¹ ·ч ⁻¹)		Прирост	Прирост в процентах к 25°C	Прирост на 1°C
	при 25°C	при 30°C			
Травяная лягушка	196	518	322	164.3	32.9
Серая жаба	292	719	427	146.2	29.2
Обыкновенный тритон	269	462	193	71.7	14.3
Амбистома	242	313	71	29.3	5.9
Прудовая лягушка	152	186	34	22.4	4.5
Веретеница	137	198	61	44.5	8.9

При подъеме температуры тела с 10 до 25°C происходит примерно равномерный и более или менее плавный рост метаболизма. Быстрее остальных метаболизм растет у серой жабы и травяной лягушки, немного медленнее – у амбистомы и обыкновенного тритона. На последнем месте – прудовая лягушка (табл. 5). А вот при повышении температуры уже с 25 до 30°C рост метаболизма ускоряется примерно в 2 раза по сравнению с его ростом в интервале 10–25°C (табл. 5 и 6). Как и в исходном случае, на первых местах по скорости роста метаболизма – серая жаба и травяная лягушка, на последнем месте – прудовая лягушка.

А при увеличении температуры с 25 до 30°C резкое усиление метаболизма произошло у травяной лягушки и серой жабы (~145–165%), у обыкновенного тритона – на ~72%, а у амбистомы и прудовой лягушки – на ~20–30% (рис. 5, табл. 6).

В этой связи имеет смысл обратиться к информации о температурах тела всех этих животных.

Травяная лягушка при активности в разные сезоны имеет температуру тела от близкой к 0°C до нечасто встречающейся, максимальной

в середине лета, примерно 25.0–27.5°C (Кутенков, 2009). Но чаще всего температура их тела ниже 25°C. Лишь единожды была зафиксирована максимальная температура 31.5°C (данные любезно предоставлены нам герпетологом А.П. Кутенковым).

Обыкновенный тритон живет в основном при температуре от 16–18°C до максимум 22–23°C (Сосновский, 1983). Весной он появляется в водоемах при 4–12°C. Размножается обычно при температуре 8–20°C (Кузьмин, 1999).

Серая жаба при ночной активности имеет температуру тела 11.7–18.9°C, а при дневной – 27.8–34.2°C (Meek, Jolley, 2006).

При содержании в акватеррариуме тигровой амбистомы определено, что оптимальными для нее температурами являются: дневная – 21–24°C, ночная – 18–20°C (Содержание тигровой амбистомы, 2023).

Прудовые лягушки предпочитают относительно высокие температуры. Летом они активны при температуре воды примерно 15–27°C (Кузьмин, 1999). Часто оказываются на прогреваемом солнцем мелководье неглубоких водоемов.

Веретеница – скрытная и малоподвижная ящерица. Много времени проводит в лесной

подстилке при достаточно низкой температуре. Температура ее тела держится примерно в диапазоне 20.5–27.5°C; у отловленных особей она в среднем оказывается на 2.2°C ниже, чем у живородящей ящерицы, и на 4.2°C – чем у прыткой ящерицы (Литвинов, Ганшук, 2009).

Это, видимо, свидетельствует о том, что у рептилий и у более адаптированных к теплу амфибий рост уровня метаболизма при возрастании температуры тела более 25–27°C постепенный, а у видов, адаптированных к более холодным условиям, принудительный подъем температуры выше этого уровня вызывает “взрывной” рост метаболизма, и эта ситуация становится для них опасной и нежелательной.

ДЛЯ ЧЕГО ПОЗВОНОЧНЫМ ЖИВОТНЫМ НУЖЕН ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПЕРЕХОД ОТ ПЕРВИЧНОЙ К ВТОРИЧНОЙ ЭКТОТЕРМИИ И КАК ОН ПРОИСХОДИТ?

Эволюционное значение повышения температуры тела

Еще в 1940 г. замечательный советский ученый А. В. Рюмин высказал мысль о том, что у позвоночных животных в процессе эволюции происходит стабилизация высокой температуры тела. Мы несколько развили его идею, показав некоторые важные причины и следствия этой закономерности и этого процесса (Черлин, 1990, и др.). Кроме того, А. В. Рюмин предположил, что прогрессивная эволюция позвоночных животных невозможна без высокой температуры тела. Мы полностью согласны с этими его выводами, в частности потому, что для нормальной, адекватной, корректной, внутренне согласованной работы невероятно усложняющейся в эволюции центральной нервной системы позвоночных (да и других систем тоже) необходимо ускорение прохождения сигналов в ней, более четкая координация миллионов, а у высших животных – миллиардов одновременно протекающих процессов в миллионах, а позже – и миллиардах ее нервных клеток, что возможно только при температуре ее работы (т.е. температуре тела) более 30–35°C.

Только при высокой (выше 30°C) температуре тела в более эффективном и экономичном режиме работают многие важные ферменты (Черлин, 2012), митохондрии обеспечивают организм и его активность, теплопродукцию достаточным количеством энергии (Гаврилов, 2012; Черлин,

2017, и др.). Поэтому повышение температуры тела от хамилотермного состояния первичных эктотермов до псилотермного состояния вторичных эктотермов является эволюционной необходимостью, “стратегическим” эволюционным направлением, поддержанным биохимическими и физиологическими закономерностями.

Эволюционное значение повышения уровня метаболизма

По нашему мнению, в эволюции позвоночных животных одну из важнейших, а возможно, и ключевых ролей играет фактор, который незаслуженно обойден вниманием ученых-эволюционистов и практически не разработан. Это – **качество активности** (качество индивидуальной активности).

У позвоночных животных это свойство в значительной степени связано с двигательной активностью, с подвижностью животных (среди беспозвоночных есть множество вполне успешных сидячих форм, среди позвоночных таковых нет). Таким образом, качество активности у позвоночных животных – комплекс свойств подвижности (скорость реакции, скорость и точность движений, сила, выносливость), энергетической обеспеченности активности животного, но при этом ее энергетической экономичности (в тонкой и подвижной взаимосвязи эффективности двигательной активности и ее энергетической экономичности). Все это подразумевает соответствующее развитие практически всех систем организма: биохимических “силовых станций” (митохондриальное окисление, молекулярные механизмы энерго- и теплоотдачи и т.п.), опорно-двигательного аппарата, пищеварительной, дыхательной, сердечно-сосудистой, центральной нервной и других внутренних систем организма.

В связи с этим **улучшение качества активности** (индивидуальной) – комплекс процессов, направленный на совершенствование двигательной активности, улучшение ее энергообеспеченности в самом широком смысле этого слова и ее энергетической экономичности. Это отражается на улучшении адаптативности, экологической валентности, а в целом – на эволюционной успешности вида (эволюционной устойчивости, конкурентоспособности, развитии таксономической структуры, эволюционной радиации и т.п.).

Таким образом, по нашему мнению, качество активности – важнейшая характеристика всех живых организмов, а улучшение качества активности (прежде всего для позвоночных) – важнейшая

направленность, их внутреннее облигатное свойство, которое является одним из первостепенных факторов эволюции для этих животных, ее запускающих и реализующих механизмов. Эта важнейшая эволюционная направленность прежде всего связана с улучшением энергетической обеспеченности активности, что невозможно без повышения уровня метаболизма, основного обмена (Гаврилов, 2012, и др.). Следовательно, высокий уровень основного обмена обеспечивает позвоночным животным возможность значительно улучшить качество своей активности. А интенсификация активности позволяет сделать движения более быстрыми, сильными, направленными, улучшить реактивность, защитные свойства, увеличить успех пищедобывательной деятельности, адаптабельность, экологическую валентность, конкурентоспособность, селективную ценность и эволюционную успешность видов (о которой было сказано выше).

Пока, к сожалению, ни о какой возможности объективной оценки качества активности и улучшения этого качества не может идти речи. Чтобы к этому подойти, необходимо серьезно изучить проблему, точнее – начать ее изучать. Хотя о некоторых ее объективных аспектах можно сказать уже сейчас. Так, вполне определенно доказано наличие принципа стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных (Рюмин, 1940; Черлин, 1990, 2012, 2017, и др.). Одно из важнейших следствий этого явления – рост метаболизма в связи с ростом и стабилизацией высокой температуры тела, следствием чего, как мы уже говорили, является, в частности, усиление энергообеспеченности активности, т.е. улучшение качества активности. При дальнейших исследованиях наверняка будут выявлены и другие объективные характеристики этого явления.

Новоприобретения вторичных эктотермов

В отличие от первичных эктотермов, у вторичных имеются важные приобретения:

- 1) свойство псилотермии, т.е. терморегуляционная реакция, направленная на периодическое повышение температуры тела примерно до 28–30°C и выше; здесь четко проявляется разница между первичными эктотермами (амфибиями) и вторичными (рептилиями): амфибии не повышают температуру тела, а для рептилий это обязательное условие;

- 2) способность различными способами повышать температуру тела (чаще всего эктотермным, поведенческим и/или эндотермным, что было особенно широко распространено среди вымерших групп);
- 3) способность выдерживать высокую температуру тела и использовать ее для улучшения качества активности; это особенно важная тема, на которую мы поговорим позже;
- 4) способность существенно улучшить качество активности прежде всего за счет увеличения уровней энергообеспеченности активности и метаболизма;
- 5) способность к прогрессивной морфофизиологической эволюции, мощной эволюционной радиации, к увеличению экологической валентности, селективной ценности и т.п.

Важно также отметить, что все эти приобретения и инновации работают при наименьших энергетических затратах.

Преимущественный механизм повышения уровня метаболизма

Все исследования показывают, что с ростом температуры тела у позвоночных животных увеличивается и уровень основного обмена.

Уровни метаболизма у разных эктотермных животных обычно изучались лишь при одном-двух уровнях температур, а сами эти уровни не всегда соответствовали температурам тела животных из-за недостаточной корректности методик термобиологических исследований.

В табл. 7 приводятся данные об уровнях метаболизма (потребление O₂ на 1 г веса за час) у разных первично эктотермных и вторично эктотермных животных при различных уровнях температуры. И хотя исследований на эту тему не так уж много, но даже из этого ограниченного материала можно сделать важные заключения. Большинство первичных эктотермов (амфибий) исследовались при низких температурах (14–15°C), что более или менее соответствует температурам, при которых они живут в природе. Большинство вторичных эктотермов (рептилий) изучались при температурах, характерных для их нормальной жизнедеятельности (30–40°C). И только обыкновенного ужа изучали при температуре 16°C, т.е. в условиях, сходных с теми, что были при изучении амфибий. Кроме того, размеры ужа более или менее сходны с размерами изучавшихся амфибий.

Таблица 7. Уровень метаболизма у разных групп позвоночных животных (потребление O₂ на 1 г веса за час)

Животные	Вес тела (г)	Уровень метаболизма (мг O ₂ ·г ⁻¹ ·ч ⁻¹)	Температура окружающей среды и тела (°C)	Источник
Первичные эктотермы (амфибии)				
Амбистома тигровая, <i>Ambystoma tigrinum</i>	13.4	0.075	14	Проссер, 1977
Лягушка крикетная, <i>Acris</i> (апрель)	150	0.035	15	Dunlap, 1969
		(май)	0.1	
Лягушка, <i>Rana</i>	32	0.055	15	Проссер, 1977
Жаба серая, <i>Bufo bufo</i>	61	0.052	15	Проссер, 1977
Вторичные эктотермы (рептилии)				
<i>Ящерицы</i>				
Сцинк, <i>Lygosoma</i>	1.5	0.295	30	Hudson, Bertram, 1966
Ошейниковая игуана, <i>Crotaphytus</i>	30	0.2	30	Dawson, Tempelton, 1966
Аллигаторовая ящерица, <i>Gerrhonotus</i>	30	0.298	35	Hudson, Bertram, 1966
Бородатая агама, <i>Amphibolurus</i>	373	0.14	28	Проссер, 1977
Такырная круглоголовка, <i>Phrynocephalus helioscopus</i>	6	0.616	35	Четанов и др., 2014
		0.575	40	
Круглоголовка-вертихвостка, <i>Phrynocephalus guttatus</i>	6	0.661	30	Четанов и др., 2014
		0.859	40	
<i>Змеи</i>				
Южноамериканский удав, <i>Epicrates cenchria</i>	3270	0.018	20	Galvao et al., 1965
Желтая анаконда, <i>Eunectes notaeus</i>	11 300	0.021	20	Проссер, 1977
Обыкновенный уж, <i>Natrix natrix</i>	84	0.07	16	Проссер, 1977
<i>Крокодилы</i>				
Аллигатор миссисиппский, <i>Alligator mississippiensis</i>	49 000	0.079	28	Проссер, 1977
<i>Черепашки</i>				
Расписная черепаха, <i>Chrysemys picta</i>	100–300	0.031	18	Проссер, 1977

При 14–15°C у амфибий уровни их основного обмена (потребления кислорода) были примерно в диапазоне 0.035–0.1 мг O₂·г⁻¹·ч⁻¹, а у ужа при сравнимой температуре 16°C – 0.07 мг O₂·г⁻¹·ч⁻¹, т.е. величины практически идентичны. А у соизмеримых с ними по размерам ошейниковой игуаны и аллигаторовой ящерицы при температурах 30–35°C уровни метаболизма были уже примерно 0.2–0.3 мг O₂·г⁻¹·ч⁻¹, т.е. в 2–9 раз выше, чем у амфибий при 14–15°C.

Эти примеры показывают, что, во-первых, зависимость уровня метаболизма от температур – свойство скорее физиологическое, чем эволюционное или адаптивное. А во-вторых, что подъем уровня метаболизма у вторичных эктотермов происходит в эволюции в основном именно за счет повышения температуры тела. Следовательно, это еще один важный довод в пользу необходимости подъема температуры тела первично эктотермных животных; для

них это – возможность эволюционного успеха и дальнейшей прогрессивной эволюции.

Для чего позвоночным животным нужен эволюционный переход от первичной к вторичной эктотермии?

Итак, важное отличие вторичных эктотермов от первичных состоит в том, что вторичные эктотермы получили возможность и механизмы повышения уровней температуры тела и метаболизма. В этой связи следует обратить внимание на очень важное обстоятельство: на способность переносить высокие температуры. Выше мы показали, что у большинства первичных эктотермов имеется более или менее жесткое ограничение на подъем температуры тела выше 27–28°C. Следовательно, чтобы улучшить качество активности в значительной степени за счет увеличения уровня метаболизма, позвоночным животным необходимо иметь возможность поднимать уровень температуры тела. А для этого, как выясняется, требуется сложный комплекс физиологических перестроек организма.

Способность переносить повышенные температуры тела, видимо, оказывается не таким простым физиологическим актом, каким может показаться. Рост температуры приводит к резкой интенсификации всех процессов в организме – и биохимических, и физиологических. Эти процессы имеют различные характеристики и активизируются не в одинаковой степени относительно друг друга и в различных группах позвоночных животных. В результате при повышении температуры тела могут происходить серьезные разбалансировки разных процессов, что может нарушать внутреннюю координацию функционирования физиологических систем организма в целом, приводить к тяжелым и даже летальным последствиям. Частично это продемонстрировано в табл. 1.

Это значит, что в процессе эволюции, чтобы приобрести полезные свойства, направленные на дальнейшее эволюционное развитие, первично эктотермные животные должны значительно измениться. Именно получение комплекса признаков, указанных выше как новоприобретения вторичных эктотермов, предоставляет первичным эктотермам такую возможность. А это значит, что переход от первичных эктотермов ко вторичным, по сути, был эволюционно предопределен.

ДЛЯ ЧЕГО ВТОРИЧНЫМ ЭКТОТЕРМАМ НУЖЕН ЭНДОТЕРМНЫЙ, МЕЗОМЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ?

Эктотермия в процессе эволюции трансформируется, т.е. развивается из первичной во вторичную (рис. 3 и 4). Этот процесс не имел бы никакого смысла, если бы состояния первичной и вторичной эктотермии не были бы очень различными по целому ряду важных параметров, имеющих серьезное эволюционное значение. В самой общей форме этот процесс проиллюстрирован на рис. 6.

При этом путь эволюции от первичной эктотермии ко вторичной пролегает через эндотермное, мезометаболическое состояние (пунктирная область на рис. 6). В эту область входит множество групп архозавроморфов, архозавров и ранних синапсид, у которых с помощью самых современных методик показано наличие повышенных уровней метаболизма и температуры тела. Данная ситуация проиллюстрирована на рис. 4 и 5 и в большом комплексе публикаций, появившихся в течение 5–10 последних лет. Их мы обобщили в недавно опубликованных обзорах (Черлин, 2021a–г).

Необходимость этого “мезометаболического этапа” становится понятной, если мы вспомним

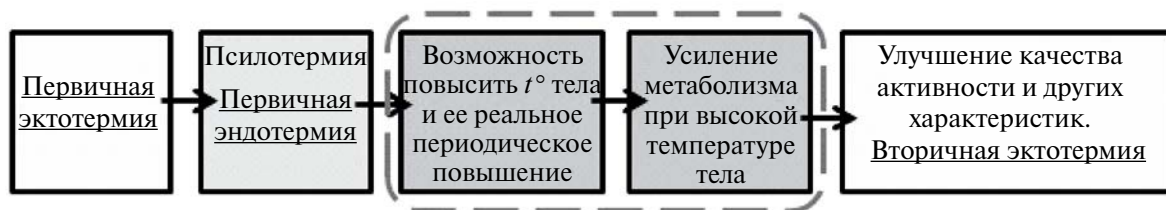


Рис. 6. Этапы перехода от первичной к вторичной эктотермии. Пунктирная область показывает положение мезометаболического (эндотермного) этапа в развитии от первичной к вторичной эктотермии. В эту область входит большое количество архозавроморфов, архозавров (в том числе динозавров и др.).

о том, что первичные эктотермы в основной своей массе не способны переносить температуру тела выше 27–28°C. Этот мезометаболический этап развития был, видимо, совершенно необходим первичным эктотермам, чтобы совершить важный “эволюционный прорыв” – сформировать в дальнейшем в организме вторичных эктотермов морфофизиологическую базу для “освоения” и использования в эволюционно полезном направлении высокой температуры тела и повышенной скорости метаболизма.

СМЫСЛ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПУТИ РАЗВИТИЯ ЭКТОТЕРМИИ И ЭНДОТЕРМИИ

Основная суть эволюционного движения от первичной эктотермии ко вторичной заключается, видимо, в том, чтобы улучшить качество активности, т.е. скорость и точность движений, интенсивность внутренних процессов, энергообеспеченность активности, энергетическую экономичность процессов термогенеза, выносливость и другие характеристики, которые дают животным преимущества в конкуренции с другими группами животных, создают предпосылки их эволюционного успеха. Улучшение же качества активности по сравнению с первичными эктотермами происходит у вторичных эктотермов вследствие усиления уровня метаболизма, что, в свою очередь, происходит прежде всего за счет повышения температуры тела. Это происходит благодаря появлению у них псилотермической реакции, направленной на повышение температуры тела, и использованию для реализации этой потребности энергетически дешевого внешнего тепла (эктотермия). И все эти важные новоприобретения достигаются энергетически дешевым путем, в развитие эволюционного направления на энергетическую экономичность жизнедеятельности, характерную для эктотермных животных.

Таким образом, современные данные свидетельствуют о том, что одна из важнейших эволюционных ролей рептилий как группы в целом, как некоего “уровня эволюционного развития” (Татаринов, 1976), в значительной степени состоит в том, чтобы “научить” позвоночных животных улучшать качество активности и получать другие конкурентные и селективные выгоды из возможности иметь высокую температуру тела, что “открывает дорогу” и “запускает”

механизм дальнейшей прогрессивной морфофизиологической эволюции.

Фактически, рептилии послужили “эволюционным лифтом” для дальнейшего прогрессивного морфофизиологического эволюционного развития позвоночных животных.

Таким образом, вторичные эктотермы (в том числе и все современные рептилии) принципиально отличаются от первичных тем, что их эктотермия проходит сложный эволюционный путь от первичной эктотермии через первичную эндотермию к своему современному вторично эктотермному состоянию. Из этого следует, что современные рептилии – потомки теплокровных (мезометаболических) животных!

Кроме того, в связи с появившимися новыми обстоятельствами, мы считаем, что, **вторичная эктотермия не является реверсией, т.е. она – не возврат от эндотермного (теплокровного) состояния к изначальному эктотермному (холоднокровному)**, как об этом пишут в зарубежных научных публикациях. Она – огромный “шаг вперед”, результат долгого и сложного пути эволюции в сторону совершенствования и развития эктотермии (развития вторичной эктотермии из первичной).

ЭНДОТЕРМИЯ (ТЕПЛОКРОВНОСТЬ) И ЭКТОТЕРМИЯ (ХОЛОДНОКРОВНОСТЬ) – САМОСТОЯТЕЛЬНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Глядя на эволюционный путь развития позвоночных животных в целом (рис. 7), можно сделать ряд интересных заключений.

С первичной эктотермии рыб и самых первых амфибиоподобных тетрапод началась эволюционная история наземных позвоночных животных. Именно она дала начало первичной эндотермии.

Первичная эндотермия появилась в эволюции очень рано, по крайней мере около 330 млн лет назад или, возможно, даже ранее. Далее она развивалась в линии зауропсид, приводя к появлению вторично эндотермных птиц, а в линии синапсид – к появлению вторично эндотермных млекопитающих. То, что развитие эндотермии происходило в двух группах (зауропсиды и синапсиды), не являющихся близкими родственниками, вследствие чего биохимические и физиологические механизмы их эндотермии хоть и сходны, но немного различаются (Grigg

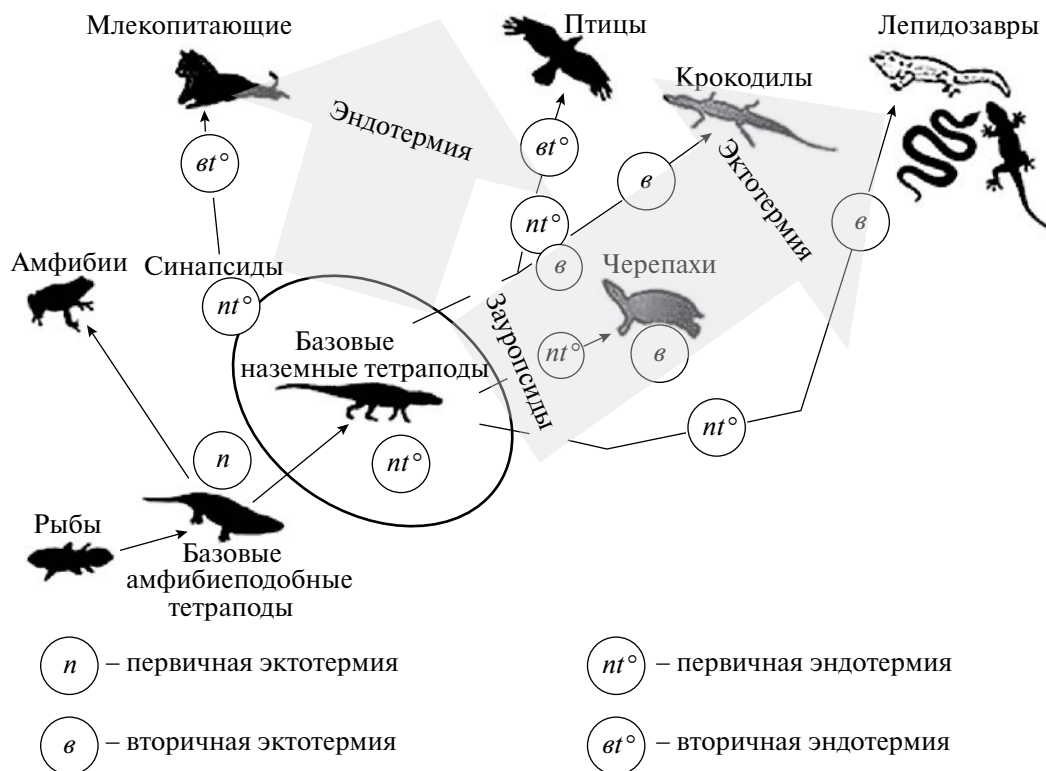


Рис. 7. Представления об эволюции позвоночных животных, их термобиологических статусах, сердечной и дыхательной систем, основанные на современных данных (с использованием материалов: Lambertz et al., 2016; Grigg et al., 2021; Черлин, 2022а, и др.).

et al., 2021, и др.), говорит об имеющейся важной, прежде всего функциональной общности. Эта эволюционная функциональная общность, в свою очередь, связана с направленностью на кардинальное улучшение качества активности, экологической валентности и конкурентоспособности в значительной степени за счет допустимой и возможной автономизации жизнедеятельности и активности от условий, от параметров внешней среды путем эндогенной стабилизации многих важнейших параметров гомеостаза. Эта направленность наиболее ярко проявилась у вторичных эндотермов.

Но было и второе важное направление эволюции – на развитие энергетической экономичности своей внутренней системы, на реализацию физиологических процессов, суточных и сезонных физиологических циклов за счет экономичной адаптивной связи с условиями внешней среды. Другими словами, у эктотермов наблюдается направленность на как можно более полную подстройку внутренних физиологических параметров и процессов, суточной и сезонной динамик

физиологических циклов под параметры суточной и сезонной динамик факторов внешней среды. Значительная часть этой подстройки и согласований происходит благодаря развитому комплексу поведенческих регуляторных реакций. Основная направленность состоит в том, чтобы использовать факторы внешней среды для как можно более эффективной регуляции внутренних параметров, чтобы прежде всего за счет факторов внешней среды и поведенческих регуляторных реакций удерживать их в необходимом диапазоне или на необходимом уровне. В реальности это наиболее энергетически дешевый способ обеспечивать все потребности жизнедеятельности.

Таким образом, в определенном смысле стратегии отношения с факторами внешней среды в направлениях эктотермии и эндотермии оказываются противоположными. Эктотермы стараются “срастись”, максимально согласоваться с ними и использовать их для регуляции необходимых им параметров внутренней среды. Эндотермы стараются, напротив, автономизироваться от внешней среды за счет стабилизации внутренней среды в основном

эндогенными регуляторно-стабилизирующими средствами.

Следовательно, эктотермия и эндотермия — не последовательные этапы развития эндотермии, а самостоятельные ветви эволюции позвоночных животных (рис. 7), имеющие каждая свои характерные направленности и особенности (“генеральную эндогенную логику развития” — Черлин, 2021б).

* * *

Из материалов, приведенных в этой статье, складывается еще одно важное заключение. Рептилии как некая группа позвоночных животных представляет собой совсем не то, что мы привыкли о ней думать. Мы знаем, что рептилии — холоднокровные, эктотермные животные. Об этом написано во всех учебниках и научных книгах. Но на самом деле оказывается, что многие другие древние рептилии, в том числе и динозавры, которые жили на Земле по крайней мере в течение 300 млн лет, были вовсе не холоднокровными, брадиметаболическими и эктотермными, а в разной степени эндотермными, мезо- и даже тахиметаболическими, теплокровными животными. Холоднокровными оказались среди рептилий в основном те немногие из них, которые дожили до нашего времени. Но и они в своей эволюции прошли через стадию теплокровности.

Развитие теплокровности вряд ли можно назвать “генеральным” направлением эволюции позвоночных животных. В их эволюции можно наблюдать два функционально направленных, самостоятельных, равнозначных пути: в сторону эндотермии, т.е. теплокровности (вторичной эндотермии), и в сторону эктотермии, т.е. холоднокровности (вторичной эктотермии). В результате холоднокровность и теплокровность — два самостоятельных направления в эволюции позвоночных животных.

Отдельные части наших взглядов на эволюцию холоднокровности и теплокровности, экто- и эндотермии мы докладывали на некоторых конференциях (Черлин, 2022а, б).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимова И.М., Лавровский В.В., 1983. Ихтиология. М.: Высшая школа. 255 с.
- Гаврилов В.М., 2012. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 2. С. 88–113.
- Голованов В.К., 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс. 300 с.
- Жизнь животных по А.Э. Брему. Т. 3. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, 1939 / Под ред. проф. Солдатов В.К. М.: Гос. Учебно-педагогическое изд. НАРКОМПРОСА. 892 с.
- Кузьмин С.Л., 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК. 298 с.
- Кутенков А.П., 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-западе России. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 140 с.
- Кутенков А.П., Целлариус Н.Б., 1988. Особенности активности травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Карелии // Зоол. журн. Т. 67. № 7. С. 1038–1045.
- Литвинов Н.А., Ганицук С.В., 2009. Микроклиматические условия обитания ломкой веретеницы (*Anguis fragilis*, Reptilia, Sauria) в Камском Предуралье // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18. № 1. С. 86–90.
- Никольский Г.В., 1963. Экология рыб. М.: Высш. шк. 368 с.
- Проссер Л., 1977. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир. 609 с.
- Рюмин А.В., 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биол. Т. 12. № 3. С. 504–515.
- Сабунаев В.Б., 1967. Занимательная ихтиология. Л.: Детская литература. 256 с.
- Содержание тигровой амбистомы, 2023. <https://zooclub.ru/amfibii/soderzhanie/soderzhanie-tigrovoy-ambistomy.shtml>
- Сосновский И.П., 1983. Амфибии и рептилии леса. М.: Лесная промышленность. 143 с.
- Татаринов Л.П., 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 259 с.
- Черлин В.А., 1990. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. Т. 109. № 3. С. 440–452.
- Черлин В.А., 2012. Организация процесса жизни как системы. СПб.: Изд-во “Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ””. 124 с.
- Черлин В.А., 2014. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 442 с.

- Черлин В.А., 2017. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биол. Т. 137. № 5. С. 479–497.
- Черлин В.А., 2021а. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 1. Эволюция, связанная с высокой температурой тела // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 1. С. 78–104.
- Черлин В.А., 2021б. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 2. Некоторые механизмы эволюционного процесса у позвоночных // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 2. С. 189–208.
- Черлин В.А., 2021в. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. Статья 1. Температуры тела вымерших и современных рептилий // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 6. С. 445–458.
- Черлин В.А., 2021г. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. Статья 2. Развитие отношений с температурой у позвоночных животных // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 6. С. 459–477.
- Черлин В.А., 2022а. Отношения с температурой как один из важнейших факторов, направляющих эволюцию позвоночных животных // Современные проблемы биологической эволюции: Мат-лы IV Междунар. конф. к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. 17–20 октября 2022 г., Москва. М.: ГДМ. С. 357–359.
- Черлин В.А., 2022б. Новый взгляд на механизмы, пути и формы эволюции у позвоночных животных // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Мат-лы II Всеросс. конф. и шк. для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского. 6–9 октября 2022 г., Москва. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 334–342.
- Четанов Н.А., Литвинов Н.А., Югов М.В., 2014. Влияние температуры на интенсивность метаболизма у двух видов круглороток // Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 16. № 5 (1). С. 445–447.
- Ярцев В.В., Куранова В.Н., 2013. О возможности гибридизации приморского, *Salamandrella tridactyla*, и сибирского, *S. keyserlingii*, углозубов (Amphibia: Caudata, hynobiidae) // Вестн. ТГУ. Биология. № 3. С. 83–90.
- Bargelloni L., Marcato S., Patarnello T., 1998. Antarctic fish hemoglobins: Evidence for adaptive evolution at sub-zero temperature // PNAS USA. V. 95. P. 8670–8675.
- Bennett A.F., Ruben J.A., 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids // The Ecology and Biology of Mammal-Like Reptiles / Eds Hotton III N., MacLean P.D., Roth J.J., Roth E.C. Washington: Smithsonian Institution. P. 207–218.
- Bernard A., Lecuyer C., Vincent P., Amiot R., Bardet N., et al., 2010. Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles // Science. V. 328. № 5984. P. 1379–1382.
- Bi S., Amiot R., Peyre de Fabrègues C., Pittman M., Lamanina M.C., et al., 2020. An oviraptorid preserved atop an embryo-bearing egg clutch sheds light on the reproductive biology of non-avian theropod dinosaurs // Sci. Bull. V. 66. № 9. P. 947–954.
- Carveth C.J., Widmar A.M., Bonar S.A., 2006. Comparison of upper thermal tolerance of native and nonnative fish species in Arizona // Trans. Am. Fisheries Soc. V. 135. № 6. P. 1433–1440.
- Dawson W.R., Tempelton J.R., 1966. Metabolism of lizards // Ecology. V. 47. P. 759–765.
- Dunlap D.G., 1969. Modification of metabolism in hybrid frog, *Acris* // Comp. Biochem. Physiol. V. 31. P. 555–570.
- Eagle R.A., Enriquez M., Grellet-Tinner G., Perez-Huerta A., Hu D., et al., 2015. Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggests differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs // Nat. Commun. V. 6. Art. 8296. <https://doi.org/10.1038/ncomms9296>
- Eagle R.A., Schauble E.A., Tripathi A.K., Tütken T., Hulbert R.C., Eiler J.M., 2010. Body temperatures of modern and extinct vertebrates from ^{13}C - ^{18}O bond abundances in bioapatite // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 107. P. 10377–10382.
- Eagle R.A., Tütken T., Martin T.S., Tripathi A.K., Fricke H.C., et al., 2011. Dinosaur body temperatures determined from isotopic (^{13}C - ^{18}O) ordering in fossil biominerals // Science. V. 333. № 6041. P. 443–445.
- Estefa J., Klembara J., Tafforeau P., Sanchez S., 2020. Limb-bone development of seymouriamorphs: Implications for the evolution of growth strategy in stem amniotes // Front Earth Sci. V. 8. Art. 97. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00097>
- Faure-Brac M.G., Cubo J., 2020. Were the synapsids primitively endotherms? A palaeohistological approach using phylogenetic eigenvector maps // Phil. Trans. Roy. Soc. B. Biol. Sci. V. 375. № 1793. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0138>
- Galvao P.E., Tarasantchi J., Guertzenstein P., 1965. Heat production of tropical snakes // Amer. J. Physiol. V. 209. № 3. P. 501–506.
- Grigg G., Nowack J., Bicudo J.E.P.W., Bal N.C., Woodward H.W., Seymour R.S., 2021. Whole-body endothermy: Ancient, homologous and widespread among the ancestors of mammals, birds and crocodylians // Biol. Rev. V. 97. № 2. P. 766–801. <https://doi.org/10.1111/brv.12822>
- Hudson J.W., Bertram F.W., 1966. Metabolism of skink, *Lygosoma* // Physiol. Zool. V. 39. P. 21–29.
- Lambertz M., Shelton C.D., Spindler F., Perry S.F., 2016. A caseian point for the evolution of a diaphragm

- homologue among the earliest synapsids // *Ann. N.-Y. Acad. Sci.* V. 1385. № 1. P. 3–20.
- Legendre L.J., Guenard G., Botha-Brink J., Cubo J., 2016. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs // *Syst. Biol.* V. 65. P. 989–996.
- Meek R., Jolley E., 2006. Body temperatures of the common toad, *Bufo bufo*, in the Vendee, France // *Herpetol. Bull.* № 95. P. 21–24.
- Muñoz-Saravia A., Callapa G., Janssens G.P.J., 2018. Temperature exposure and possible thermoregulation strategies in the Titicaca water frog *Telmatobius culeus*, a fully aquatic frog of the High Andes // *Endangered Species Res.* V. 37. P. 91–103.
<https://doi.org/10.3354/esr00904>
- Navas C.A., Carvajalino-Fernández J.M., Saboyá-Acosta L.P., Rueda-Solano L.A., Carvajalino-Fernández M.A., 2013. The body temperature of active amphibians along a tropical elevation gradient: Patterns of mean and variance and inference from environmental data // *Funct. Ecol.* V. 27. № 5. P. 1145–1154.
- Nunziata C., 2010. North American killifish. Part 1. *Lucania goodei* Jordan 1880. A summary review // *Amer. Curr.* V. 36. № 1. P. 23–33.
- Okada S., Utsunomiya T., Okada T., et al., 2008. Characteristics of Japanese giant salamander (*Andrias japonicus*) populations in two small tributary streams in Hiroshima prefecture, Western Honshu, Japan // *Herpetol. Conserv. Biol.* V. 3. № 2. P. 192–202.
- Pearson O.P., Bradford D.F., 1976. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // *Copeia.* № 1. P. 155–170.
- Rausch C.M., Starkweather P.L., Breukelen F., van, 2008. One year in the life of *Bufo punctatus*: annual patterns of body temperature in a free-ranging desert anuran // *Naturwissenschaften.* B. 95. № 6. S. 531–535.
<https://doi.org/10.1007/s00114-008-0355-2>
- Rey K., Amiot R., Fourel F., Abdala F., Fluteau F., et al., 2017. Oxygen isotopes suggest elevated thermometabolism within multiple Permo-Triassic therapsid clades // *eLife.* V. 6. Art. e28589.
<https://doi.org/10.7554/eLife.28589>
- Senanayake U.I., Siriwardana S., Weerakoon D.K., Wijesinghe M.R., 2019. Combating extreme tropical seasonality: Use of rock crevices by the critically endangered frog *Nannophrys marmorata* in Sri Lanka // *Herpetol. Conserv. Biol.* V. 14. № 1. P. 261–268.
- Seymour R.S., Smith S.L., White C.R., Henderson D.M., Schwarz-Wings D., 2012. Blood flow to long bones indicates activity metabolism in mammals, reptiles and dinosaurs // *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.* V. 279. P. 451–456.
- Tattersall G., Leite C., Sanders C. et al., 2016. Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards // *Sci. Adv.* V. 2. Art. e1500951.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1500951>
- Tigerstedt R., 1910. Die Production von Wärme und der Wärmehaushalt // *Handbuch der Vergleichenden Physiologie* / Ed. Winterstein H. Jéna: Springer. S. 1–104.
- Vernon H.M., 1897. The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature // *Ebenda.* V. 21. P. 443–496.
- Whitney M.R., Otoo B.K.A., Angielczyk K.D., Pierce S.E., 2022. Fossil bone histology reveals ancient origins for rapid juvenile growth in tetrapods // *Commun. Biol.* V. 5. Art. 1280
<https://doi.org/10.1038/s42003-022-04079-0>
- Wiemann J., Menéndez I., Crawford J.M., Fabbri M., Gauthier J.A., et al., 2022. Fossil biomolecules reveal an avian metabolism in the ancestral dinosaur // *Nature.* V. 606. P. 522–526.
- Xing L., Niu K., Ma W., Zelenitsky D.K., Tzu-Ruei Y., Brusatte S.L., 2021. An exquisitely preserved *in-ovo* theropod dinosaur embryo sheds light on avian-like pre-hatching postures // *iScience.* V. 25. № 1. Art. 103516.
<https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103516>

The relationship between ectothermy and endothermy in evolution of vertebrates

V. A. Cherlin

*Dagestan State University
Batyraya str., 4-a, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367008 Russia
E-mail: cherlin51@mail.ru*

A new version of the description of thermobiological statuses in vertebrates is proposed: primary and secondary ectotherms, primary and secondary endotherms. Primary ectothermal animals are the first amphibian-like tetrapods (among modern animals – fish and amphibians). They had a low level of metabolism, and most of the body temperature for a number of physiological reasons could not rise above 30°C and almost did not differ from the ambient temperatures. Then they developed a complex of biochemical and physiological aromorphoses, which increased their levels of mitochondrial oxidation and basal metabolism, and began to force them to raise their body temperature. This significantly improved the quality of their activity and other functional characteristics, allowed them to go on land and begin to master it. Already the first terrestrial tetrapods (stegocephalians, seymourians) had an increased metabolism about 330 million years ago. These were basic primary endotherms – mesometabolic animals whose body temperature could hardly rise noticeably more than 30°C; they still had insufficiently developed mechanisms of regulation and control over the levels of metabolism and heat production. In the synapsid line, metabolism gradually increased along with body temperature, and through theriodonts led to the appearance of secondary endothermic animals with constantly high, controlled and regulated tachymetabolism and thermometabolism – mammals. Sauropsids also had an increase in metabolism, and in some archosaurs (dinosaurs, etc.) it sometimes rose to the level of modern birds, and body temperature reached 39–44°C. Some of them developed into secondary endothermic tachymetabolic birds, and some other – into secondary ectothermic bradymetabolic modern reptiles with a periodic increase in body temperature to 30–45°C due to external heat. But secondary ectotherms (mainly modern reptiles) are not a “return” to the state of primary ectothermy, but a powerful evolutionary step forward. Having passed through the mesothermic stage of ancient reptiles in their evolution, they acquired the ability, unlike primary ectotherms, to withstand and use high body temperature (>30°C) for their functional and evolutionary benefit. It was by raising their body temperature that vertebrates increased the level of basal metabolism, improved the quality of activity, etc. Thus, the evolutionary function of reptiles is to “teach” primary ectothermic vertebrates to use high body temperature and in this regard become an “elevator” for further evolution of vertebrates. The vast majority of reptiles during their existence were meso- and tachymetabolic endothermic animals, i.e. warm-blooded to varying degrees, and bradymetabolic ectotherms, i.e., classical cold-blooded, turned out to be evolutionarily advanced modern reptiles. In general, ectothermal animals tend in their evolution to “align” with the temperature conditions of the external environment, “fit in” with them, use them. They periodically raise their body temperature due to external heat during periods when it is naturally available, thereby increasing the level of metabolism, the quality of activity and vital activity in the most energetically cheap way. Endothermic animals, on the contrary, try to reliably autonomize themselves from external conditions, raising body temperature mainly due to the endogenous thermogenesis, as a result of which their metabolism reliably and constantly increases, the quality of activity and vital activity improves. This approach is much more energy-intensive, but more reliable, and significantly less dependent on changeable environmental conditions, improving environmental valence and competitiveness. Thus, ectothermy and endothermy are two independent directions of the evolutionary development of vertebrates, each with its own strategy and ways of its implementation. At the same time, ectothermy is not a stage in the development of endothermy, but an independent evolutionary direction of the development of vertebrates, parallel to endothermy.