СОДЕРЖАНИЕ

Том 83, номер 3, 2022

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Структура изменчивости палиноморфологических признаков внутри рода *Galeopsis* L. Hjl. (Lamiaceae) и за его пределами в связи с идеей дивергентной морфологической эволюции
А. Е. Пожидаев, Н. В. Петрова 151

Экспресс-перемещение частиц в столоне колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758)
В. С. Дементьев, Н. Н. Марфенин 170

Муравьи мелового бирманского янтаря: морфологические особенности и структура сообщества
К. С. Перфильева 183

Специфичность прикрепления крючков пульвилл представителей семейства Hippoboscidae к пуховым частям пера птиц-хозяев
А. А. Яцук, А. Ф. Сафонкин, А. В. Матюхин, Т. А. Триселева 202

Поведенческое и генетическое обособление городской популяции кряквы (*Anas platyrhynchos*) в центральной России: миф или реальность?
К. В. Авилова, В. А. Скобеева, И. В. Артюшин, Т. Б. Голубева, С. Ю. Фокин 208

Инженеры экосистем: “старые песни о главном” или концепция, которую у нас практически не заметили (обзор проблемы)
Г. С. Розенберг 220

Пространственные инварианты биологических структур
Ю. Л. Войтеховский, М. А. Чукаева 235

На обложке воспроизведена гравюра из немецкой книги XV в. Якоба Мейденбаха “Большой сад здоровья” (Meidenbach. Hortus sanitalis, 1491). Подробнее см. № 1, 1992, стр. 141-ю.

Contents

Vol. 83, No. 3, 2022

(Indexed in "Current Contents")

Structure of variability of palynomorphological features within the genus *Galeopsis* L. Hjl. (Lamiaceae) and beyond it in connection with the idea of divergent morphological evolution
A. E. Pozhidaev, N. V. Petrova 151

Express transport of particles in stolon of the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758)
V. S. Dementyev, N. N. Marfenin 170

Cretaceous Burmese amber ants: Morphological features and community structure
K. S. Perfilieva 183

Pulvillae hooks attachment specificity of the family Hippoboscidae representatives to the bird-hosts down feathers
A. A. Yatsuk, A. F. Safonkin, A. V. Matyukhin, T. A. Triseleva 202

Behavioral and genetic isolation of the urban mallard population (*Anas platyrhynchos*) in Central Russia: Myth or reality?
K. V. Avilova, V. A. Scobeyeva, I. V. Artyushin, T. B. Golubeva, S. Yu. Fokin 208

Ecosystem engineers: "Old songs about the first things" or the concept we have never noticed (overview of the problem)
G. S. Rozenberg 220

Space invariants in biological structures
Yu. L. Voytekhovsky, M. A. Chukaeva 235

EDN: VKKZEA
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 83, № 3, с. 151–169

УДК 582.766.5:581.332

СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВНУТРИ РОДА *GALEOPSIS* L. HJL. (LAMIACEAE) И ЗА ЕГО ПРЕДЕЛАМИ В СВЯЗИ С ИДЕЕЙ ДИВЕРГЕНТНОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

© 2022 г. А. Е. Пожидаев[1], *, Н. В. Петрова[1], **

[1]*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия
**E-mail: pae62@mail.ru*
***E-mail: NPetrova@binran.ru*

Поступила в редакцию 01.02.2022 г.
После доработки 11.03.2022 г.
Принята к публикации 07.04.2022 г.

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов исследована индивидуальная и межвидовая изменчивость палиноморфологических признаков девяти видов рода *Galeopsis* L. Hjl. Типичная форма пыльцы всех видов – 3-кольпатная, с двумя широкими и одним узким мезокольпиумом и биретикулятной макролакунарной микроперфорированной скульптурой. Род палиноморфологически однотипен (отсутствуют существенные различия между видами) и единообразен (в образцах преобладают типичные формы); подроды по морфологии пыльцы не различаются. Для признаков числа и расположения апертур, чередования ширины мезокольпиумов и скульптуры поверхности пыльцы описаны размах и структура изменчивости на видовом и надвидовом (род, семейство) уровне. Изменчивость отсутствует на уровне типичных форм разных видов (там, где ее возникновение можно объяснить механизмами наследования, приспособления и дивергенции); но обнаруживается на индивидуальном уровне (с минимальной генетической изменчивостью – число и расположения апертур, ширина мезокольпиумов), либо на уровне разных родов (генетически несовместимых – скульптура поверхности, ширина мезокольпиумов). Наблюдаемая индивидуальная изменчивость разных признаков и таксономических групп разного ранга может быть без остатка (с точностью до живого тела) сведена в непрерывные транзитивно упорядоченные (таксон- и мероннеспецифично и рангово-независимо) геометрические ряды. Структура изменчивости палинологических признаков внутри р. *Galeopsis* и за его пределами рассмотрена с точки зрения нетипологической концепции морфологического многообразия – как система параллелизмов, в которой гомологические ряды не могут быть отделены от гетерологических (случаи негомологического сходства), а типичные формы от отклоняющихся.

DOI: 10.31857/S004445962203006X

Пыльца, содержащаяся в одном пыльнике или бутоне – это возникающая в результате бесполого размножения популяция близкородственных мужских гаметофитов, генетическая изменчивость которых ограничена результатами рекомбинации родительских генов одного вида; это максимально полное поколение живых тел, которое полнее быть не может (близкое к теоретически возможному, на уровне онтологически целого, где смерти нет; Пожидаев, 2015); это естественная порция и целостный образец (в отличие от спорофитов, поколение которых предельно изрежено катастрофической элиминацией и доступно для наблюдения на случайных выборках). Это результат мейоза (с кроссинговером, как механизмом рекомбинации генов и характерным соотношением частот родительских аллелей в одной тетраде 1 : 1 или 2 : 2), а не митоза (как механизма комбинирования хромосом с менделевским соотношением 1 : 3 частот генотипов первого поколения в простейшем случае моногибридного скрещивания двух гетерозигот). Исследование расположения отклоняющихся форм пыльцы у видов с не распадающимися тетрадами показало, что соотношение форм в постмейотической тетраде может быть произвольным, любым (Пожидаев, 2015, табл. 2).

Бесполое размножение – без полового процесса и всего, что с ним связано. То есть до и без явлений, связанных с механизмами комбинирования признаков (диплоидность, рецессивность и доминирование, скрещивание, расщепление, отбор, вымирание) – вне коннотаций (смыслов),

составляющих немалую часть содержания, которое мы вкладываем в такие широкие идеи, как наследственность и генетика. Поэтому многообразие палиноморфологических признаков конкретных таксонов представляет интерес как модельный объект для исследования механизмов возникновения изменчивости самой по себе, в собственном значении и почти абсолютном виде, не смазанная явлениями, связанными с комбинированием признаков (скрещивание, расщепление, доминирование, элиминация, отбор).

Обсуждая изменчивость любого таксономического уровня, следует помнить, что существует предметно и доступно наблюдению (объективно) только многообразие и изменчивость индивидуальных живых тел (единичные предметы, натуралии). Любая другая изменчивость – это всегда часть, аспект одной и той же генеральной совокупности – индивидуальной изменчивости. Другой изменчивости не существует – это единственная объективная реальность, эволюцию которой мы пытаемся объяснить (или для начала верно описать). Поэтому мы можем на равных основаниях сравнить друг с другом изменчивость внутри вида, на уровне родов и в любых других таксонах и рангах.

Исследование индивидуальной изменчивости – это не описание повторяющихся явлений (универсалии, общие понятия) – продукт умозрения, который требует обоснования и допускает фальсификацию (и во многом определяется познавательной ситуацией; Любарский, 2018; Павлинов, 2019), а неопровержимое свидетельство уникальных событий (натуралии, единичные предметы), результат наблюдения, который может быть подтвержден предметно и документально (коллекционный образец, фотография), существование которого невозможно оспаривать, даже если оно противоречит результатам логической дедукции или здравому смыслу.

Содержимое пыльника (результат бесполого размножения; генетически сходная популяция) может служить экстремальной моделью (максимальная полнота, объем, экстенсионал, при минимальной сложности, содержание, интенсионал) индивидуальной изменчивости полного синхронного поколения однородственной генеалогии (род, клада; близкородственные виды) – все без исключения формы и все без исключения потомки одного предка.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ УРОВНИ И РАЗМАХ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЫЛЬЦЫ

Изучение признаков пыльцы различных таксономических групп показало (Pozhidaev, 1993, 1995, 2000a, b, 2002; Пожидаев, 2001, 2015; Шелудякова и др., 2017; Gavrilova et al., 2018; Григорьева и др., 2019), что изменчивость пыльцы отличается от изменчивости морфологических признаков спорофитов (по которым строится система таксонов) значительным своеобразием. Для признаков пыльцы характерна особая стабильность и единообразность. Большинство пыльцевых зерен в пыльнике в одном образце имеют типичные (нормальные, обычные) признаки. На внутривидовом уровне (в разных образцах одного вида, в панмиктических популяциях, у скрещивающихся разновидностей) существенная изменчивость обычно отсутствует.

По признакам пыльцы виды внутри рода (близко-родственные виды, состоящие в кровном родстве, но обычно генетически изолированные) различаются незначительно и редко, либо четкая разница между разными видами может отсутствовать вовсе. Таксономически значимые различия подтаксонов внутриродового ранга по форме пыльцы встречаются гораздо реже. Например, в р. *Sideritis* (сем. Lamiaceae) 6-руговая тетраэдр-форма является типичной для подрода *Empedoclea*, распространенного в западном средиземноморье; 3-кольпатная форма – для подрода *Hesiodia*; а 4-кольпатная форма – для подродов *Burgsdorfia*, *Siderites*, *Empedocliopsi*, *Marrubiasrtum* из восточного средиземноморья (Huynh, 1972).

Для признаков пыльцы более характерна макротаксономическая, надродовая изменчивость (между разными родами, в разных семействах, порядках и классах – у заведомо неблизкородственных групп, не состоящих в прямом родстве и генетически полностью несовместимых). Например, форма пыльцы (число и расположение апертур) характеризует группы высокого систематического ранга. Так, 3-кольпатная форма с меридионально ориентированными апертурами встречается как типичная у большинства таксонов подкласса двудольных; а моно-сулькатные и сулькулятные формы с полярным и суб-полярным расположением апертуры типичны для подкласса однодольных и класса голосеменных растений (Куприянова, Алешина, 1967; Walker, Doyle, 1975; Campo, 1976; Blackmore, Crane, 1998).

Практика определения таксономической принадлежности пыльцы по ее морфологии (пыльцевой анализ; Сладков, 1967) свидетельствует, что по признакам пыльцы разные виды в большинстве родов мало различимы. До уровня вида пыльца может быть определена, когда выбор не велик – в некоторых родах, обычно с малым числом видов, или для узко-региональных флор с небольшим числом видов во флоре; иногда удается уверенно определять род, чаще и достовернее удается определить семейство.

Более подробное изучение свойств изменчивости в далеких родах (*Acer* – Pozhidaev, 1993; *Aes-*

culus – Pozhidaev, 1995; *Krameria* – Pozhidaev, 2002; *Scrophularia* –Шелудякова и др., 2017; *Artemisia* – Григорьева и др., 2009, 2018; *Euonymus* – Gavrilova et al., 2018; *Nicotiana* – Григорьева и др., 2019; *Physalis*, *Cestrum*, *Rubus*, *Euphorbia* – готовятся к публикации) показало, что признаки пыльцы, рассмотренные на большом числе видов и их образцов, очень быстро теряют свою таксономическую специфичность. Чем полнее представлен в исследовании состав систематической группы растений (чем полнее число исследованных видов и больше образцов), тем чаще вместо специфичности признаков пыльцы приходится сталкиваться с непрерывной неразличимостью их переходных состояний, комбинативностью и параллелизмом изменчивости. А чем менее подробно изучен таксон, тем проще представить эту изменчивость дискретной и специфической, тем удобнее оказывается типологический способ описания – классификация.

Так, в образцах 45% видов исследованных родов в пределах одного бутона или пыльника была обнаружена индивидуальная изменчивость формы пыльцевого зерна (числа и расположения апертур; Пожидаев, 2015). В индивидуальной изменчивости популяции генетически сходных гаметофитов возникают типичные формы далеких, неродственных таксонов, одинаковые отклонения и их непрерывные и геометрически закономерные ряды. В этой изменчивости выявляется сходство форм и чрезвычайно высокая упорядоченность, транзитивность параллелизмов (In Memoriam, 2007), необъяснимые с типологической и генетической точек зрения, выходящие далеко за рамки представлений о родстве таксонов и гомологии структур (ряды таксон- и мерон-неспецифичны и рангово-независимы; Pozhidaev, 1998, 2002).

Учитывая биологические особенности пыльцы как модельного объекта для описания свойств биологической изменчивости в чистом виде, свободной от явлений скрещивания, расщепления, доминирования, вымирания и отбора признаков, возникает задача сравнения свойств палиноморфологических признаков (структура, размах) в конкретных таксонах семенных растений равного и разного ранга.

Объектом такого исследования послужила пыльца видов небольшого р. *Galeopsis* L. (пикульник) типового подсемейства Lamioideae сем. Lamiaceae. Несмотря на небольшой объем, р. *Galeopsis* является сравнительно сложным в таксономическом и номенклатурном отношении родом. Сложность его систематики во многом определяется активными процессами межвидовой гибридизации, затрудняющими понимание границ видов и подродов. Виды пикульника распространены в Европе и большей части Азии (Юзепчук, 1954; Townsend, 1972; Гладкова, 1978; Harley et al., 2004). Занимая достаточно широкий ареал, этот род вошел в большинство крупных флористических сводок, однако система р. *Galeopsis*, его объем и родственные связи остаются дискуссионными и продолжают исследоваться.

До сих пор спорными остаются вопросы внутриродового подразделения, их ранг и входящие в них виды. В разное время предпринимались попытки разделить р. *Galeopsis* на группы разного ранга. Работа Грэя (Gray, 1821) обозначила первую попытку выделения надвидовых таксонов *Galeopsis*. В составе рода он описал две группы неопределенного ранга: *Tetrahit*, в которую вошли виды *G. nodosum* S.F. Gray (= *G. tetrahit* L.), *G. versicolor* Gurt. (= *G. speciosa* Mill.), и *Ladanum* с видами *G. parviflora* Lam. (= *G. ladanum* L.), *G. angustifolia* Ehrh. ex Hoffm., *G. segetum* S.F. Gray (= *G. ladanum* L.), *G. ochroleuca* Lam. (= *G. segetum* Necker). Виды *Tetrahit* отличаются стеблем, имеющим утолщения под узлами, наличием в опушении щетинковидных волосков и шиловидными зубцами чашечки; виды *Ladanum* не имеют стеблевых утолщений под узлами и щетинковидных волосков и отличаются треугольными зубцами чашечки.

Райхенбах (Reichenbach, 1830) выделенные Грэем группы рассматривал в ранге подродов, отмечая, что для видов подрода *Tetrahit* (S.F. Gray) Reichenb. характерна слегка изогнутая трубка венчика и стебель, утолщенный под узлами, а для представителей подрода *Ladanum* (S.F. Gray) Reichenb. – стебель без утолщений под узлами и прямая трубка венчика. В подрод *Ladanum* Райхенбах отнес *G. angustifolia* Ehrh. ex Hoffm., *G. ladanum* L., *G. ochroleuca* Lam. и *G. intermedia* Vill. (последние два вида являются синонимами *G. ladanum* L.). В подрод *Tetrahit* он поместил *G. pubescens* Bess., *G. bifida* Boenn., *G. tetrahit* L., *G. versicolor* Curt. (= *G. speciosa* Mill.) и *G. acuminate* Reichenb. (= *G. tetrahit* L.). Такое разделение рода принял Брике в первой и, пожалуй, единственной монографии по р. *Galeopsis* (Briquet, 1893). Виды обоих подродов Брике различал по наличию или отсутствию утолщений стеблей в узлах, а также по особенностям опушения. С.В. Юзепчук во “Флоре СССР” (1954) и Таунсенд во “Flora Europaea” (Townsend, 1972) также придерживаются разделения на два подрода.

Славикова (Slavíková, 1963), изучив строение нектарников, утолщений под узлами, особенности опушения, предложила рассматривать р. *Galeopsis* s.l. как два самостоятельных рода: *Galeopsis* и *Ladanum*; далее в совместной статье с Пужаром изменила неподходящее в номенклатурном отношении название выделенного р. *Ladanum* Gilib. на *Ladanella* Pouzar et Slavíková (Pouzar, Slavíková, 2000). Таким образом, основными диагностическими признаками р. *Ladanella* являются более

короткие по сравнению с видами *Galeopsis* стебли, отсутствие утолщений под узлами побегов, отсутствие в опушении щетинковидных волосков, более узкие листья, значительно более короткие (по сравнению с центральной долей) боковые доли нижней губы венчика.

Однако объем и структура отдельных подродов *Galeopsis*, как и их подразделение на два самостоятельных рода остаются спорными, поскольку вышеперечисленные морфологические признаки спорофитов, на основе которых осуществляется деление на роды, не являются достоверно постоянными и имеют собственную изменчивость (Тюнникова, 2006). В настоящее время, благодаря современным молекулярным методам филогенетических исследований, прояснились многие вопросы межродовых связей в подсемействе Lamioideae (Bendiksby et al., 2011; Olmstead, 2016). Однако положение р. *Galeopsis* до сих пор остается не до конца ясным. Недавние исследования хоть и подтверждают родственную связь между родами *Galeopsis* и *Betonica* L., но степень их родства низкая, что стало основным аргументом в пользу создания отдельной монотипной трибы Galeopseae. В подсемействе она расположена между трибами Betoniceae и Stachydeae (Zhao et al., 2021).

Пыльца видов р. *Galeopsis* не исследовалась в полном объеме. В литературе имеются описания и изображения пыльцы лишь небольшого числа видов: палиноморфологические данные были получены А.Е. Пожидаевым (1989), Абу-Асабом и Кантино (Abu-Asab, Cantino, 1994), исследованы размеры пыльцевых зерен (Müntzing, 1928). Фрагментарность палиноморфологических данных о видах р. *Galeopsis* не позволяет в полной мере оценить степень морфологической изменчивости и уровень таксономической специфичности (таксономическую значимость) морфологических признаков пыльцы.

Цели данной работы – описание свойств индивидуальной изменчивости морфологических признаков пыльцы конкретных таксонов, на примере р. *Galeopsis*; сравнение размаха изменчивости исследуемых признаков пыльцы в группах разного таксономического объема и ранга как модельного объекта для изучения предполагаемых механизмов ее эволюционного возникновения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужила пыльца девяти видов р. *Galeopsis*, собранная с гербарных экземпляров, хранящихся в Гербарии БИН РАН (LE), Гербарии Удмуртского Государственного университета (UDU), а также из личных сборов (табл. 1). Для исследования пыльцы отбирались зрелые нераскрывшиеся бутоны. Созревание пыльцы происходит задолго до окончания бутонизации, поэтому в бутонах, готовых открыться, вся пыльца зрелая, на одной финальной стадии – готовая к высеванию.

Для исследования под световым микроскопом (СМ) пыльцу предварительно подвергали ацетолизной обработке по стандартной методике (Erdtman, 1952). Для исследования деталей строения поверхности пыльцевых зерен и влияния обработки на его форму как ацетолизированную, так и необработанную пыльцу исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JEOLJSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Размер пыльцевых зерен измеряли на ацетолизированных препаратах с помощью окуляр-микрометра. В каждом образце измеряли 15–20 пыльцевых зерен. Влияние влажности, различие в форме и размерах сухой и набухшей пыльцы у яснотковых описывал еще Моль (Mohl, 1834).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование морфологии пыльцы девяти видов р. *Galeopsis* показало (рис. 1–3), что род палиноморфологически однотипен (отсутствуют существенные различия между видами) и чрезвычайно единообразен (в образцах преобладают типичные формы).

Апертуры

Роды и подсемейства сем. Lamiaceae резко распадаются на две группы: с типичной 3- и 6-кольпатной пыльцой (Wunderlich, 1967). Род *Galeopsis* принадлежит к подтрибе Lamiinea подсем. Lamioideae, типичная форма пыльцы всех видов в которой 3-кольпатная. Апертуры – простые кольпы, неширокие, с заостренными, слегка оттянутыми концами; край кольпы волнистый, неровный. Мембрана покрыта разноразмерными бугорками неправильной формы, в дегидратированном состоянии глубоко западает между мезокольпиумами и может быть не видна.

Форма пыльцевого зерна

Разные признаки формы пыльцевого зерна могут быть охарактеризованы разными способами. Форму описывают по очертанию пыльцевого зерна с полюса и с экватора (овальные, округлые, округло-треугольные, ангулеапертурные, планапертурные (Куприянова, Алешина, 1967; Punt et al., 1994)); по объемной форме (сфероидальные, эллипсоидальные, тетраэдрические); по соотношению длин полярной оси и экваториального диаметра у биполярных форм (P/E индекс; облятная, пролятная), по числу и расположению апертур (3-кольпатная, 6-руговая, 1-сулькатная).

Таблица 1. Исследованные образцы и состав подродов р. *Galeopsis*

Исследованный образец	Иллюстрации
Subgen. *Ladanum*:	
G. segetum Necker. Schleswig-Holstein, Lauenburg. K. Larsen, L. Holm-Nielsen, S. Jeppesen. 136. (LE)	рис. 1*а–е*
G. pyrenaica Bartl. Pyrenees-Orientalis, Banyuls-Sur-Mer. C. Ballot. 831. (LE)	рис. 1*ж–н*
G. angustifolia Ehrh. ex Hoffm. Калининградская обл., Гурьевский р-н. Петрова Н., Губарева И., Халаим А. (личные сборы)	рис. 1*о–у*
G. angustifolia. Bohemia centr., silvatica Křivolátsko, opp. Beroun, pagus Žloukovice. Štěpánek J. (personal collection)	рис. 1*ф*
G. ladanum L. Псковская обл., Великие Луки, Конечная Г.Ю. (LE)	рис. 2*а–е*
Subgen. *Galeopsis*:	
G. bifida Boenn. Костромская обл, Галичский р-н, с. Михайловское. Леострин А. (личные сборы)	рис. 2*ж–н*
G. bifida. Санкт-Петербург, парк БИН. Петрова Н.В. (личные сборы)	рис. 2*о*
G. speciosa Mill. Новгородская обл. Боровичский р-н, окр. д. Ровное. Петрова Н.В. (личные сборы)	рис. 2*н–с*
G. speciosa Mill. Ленинградская обл., пос. Юкки. Петрова Н.В. (личные сборы)	рис. 2*т*
G. pernhofferi Wettst. in Kerner. Удм. АССР, Болезино Мельников Д.Г. (UDU)	рис. 3*а–е*
G. tetrahit L. Санкт-Петербург, парк БИН. Петрова Н.В. (личные сборы)	рис. 3*ж–л*
G. tetrahit. Новгородская обл., г. Валдай. Петрова Н.В. (личные сборы)	рис. 3*м*
G. pubescens Bess. Санкт-Петербург, ст. Ораниенбаум-2. Цвелев Н.Н. (LE)	рис. 3*н–с*
G. pubescens. Псковская обл., Себеж. Конечная Г.Ю. (LE)	рис. 3*т*

Практика применения существующей терминологии такова, что словосочетание “3-кольпатная пыльца” может обозначать и вариант формы пыльцевого зерна, и тип расположения апертур. Далее, при обсуждении формы пыльцевого зерна будем иметь в виду число и расположение апертур. При описании мы не используем понятие “тип”, подразумевающий (исторически) исходную дискретность изменчивости, еще до начала ее изучения.

Очертание пыльцевого зерна

Очертание пыльцевых зерен всех изученных видов с полюса округло-треугольное, ангулеапертурное; очертание с экватора широко-овальное, полюса иногда слегка приподняты.

На очертание сильно влияет степень гидратации пыльцевой стенки и содержимого пыльцевого зерна и ацетолизная обработка, уничтожающие это содержимое. При гидратации и в результате обработки происходит раздувание пыльцевого зерна за счет раскрывания кольп и уменьшения кривизны мезокольпиумов. Очертание с полюса может меняться от сильно сплюснутого с боков, билательно-симметричного (в слабо гидратированном состоянии; рис. 1*в*, *и*, *р*, 2*в*, *и*), до почти округлого (в гидратированном или в ацетолизированном состоянии; рис. 1*с*, 2*к*, *л*, *с*).

Чередование ширины мезокольпиумов

У всех видов *Galeopsis* в очертании пыльцевых зерен с полюса, особенно в слабогидратированном состоянии, бывает видно, что пыльцевое зерно сильно сплющено; мезокольпиумы немного различаются по ширине – два широких мезокольпиума чередуются с одним более узким. Такая билатеральная симметрия пыльцевых зерен (рис. 4*а*) характерна для представителей всей подтрибы Lamiinea подсем. Lamioideae (Wunderlich, 1967; Abu-Asab, Cantino, 1994).

Среди групп с 3-кольпатной пыльцой в сем. Lamiaceae встречается альтернативный вариант чередования ширины мезокольпиумов (два узких, один широкий) – эта форма является характерным отличием пыльцы р. *Scutellaria* и подсем. Scutellarioidea (рис. 4*б*). Таким образом, в группах губоцветных с типичной 3-кольпатной пыльцой признак чередования ширины мезокольпиумов разделяет надродовые таксономические группы (подсемейства). Тот же признак чередования ширины мезокольпиумов в группах губоцветных с 6-кольпатной типичной пыльцой (подсем. Nepetoidea, Salvioidea) характеризует разные роды (Pozhidaev, 1992), но может иметь изменчивость на индивидуальном уровне (рис. 4*в*). Ранее (Pozhidaev, 2000a), на примере рядов отклоняющихся форм поликольпатной пыльцы (с числом кольп 4–8 и более) были описаны более сложные зако-

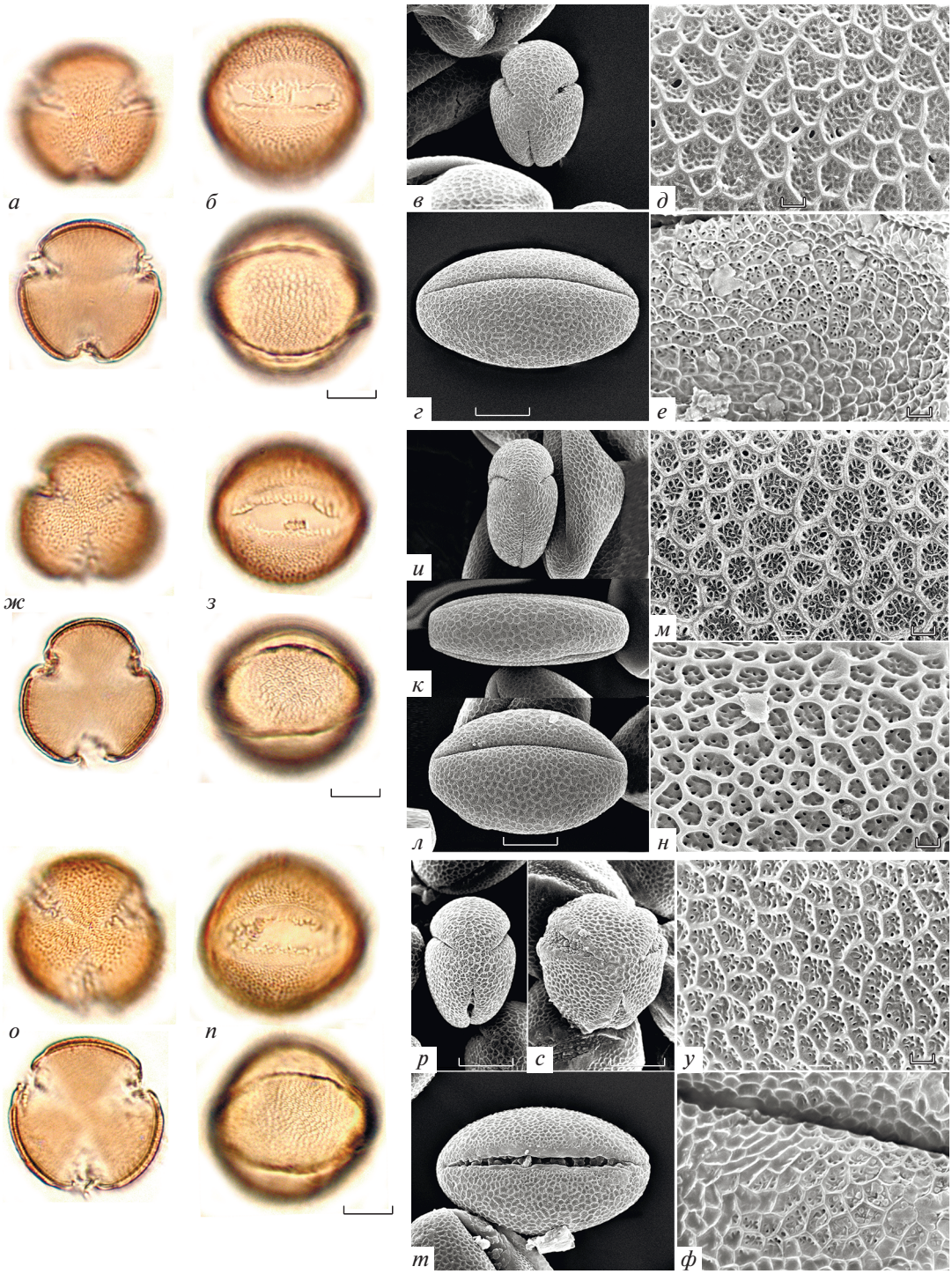


Рис. 1. Морфология пыльцы видов *Galeopsis*; типичные формы: *а–е* – *G. segetum*; *ж–н* – *G. pyrenaica*; *о–ф* – *G. angustifolia*. *а*, *в*, *ж*, *н*, *о*, *р*, *с* – вид с полюса; *б*, *г*, *з*, *к*, *л*, *т* – вид с экватора; *д*, *м*, *н*, *у* – скульптура необработанной пыльцы; *е*, *ф* – скульптура ацетализированной пыльцы.

номерности в чередовании ширины мезокольпиумов, наборы возможных и существующих изомеров и их зеркально-симметричные варианты.

Условия вакуума при исследовании пыльцы под сканирующим микроскопом и ацетолизная обработка влияют на пыльцевое зерно по-разному (диаметрально противоположно: в вакууме зерно съеживается, при ацетолизе раздувается). В условиях вакуума и в сухом состоянии характерные признаки формы пыльцевого зерна

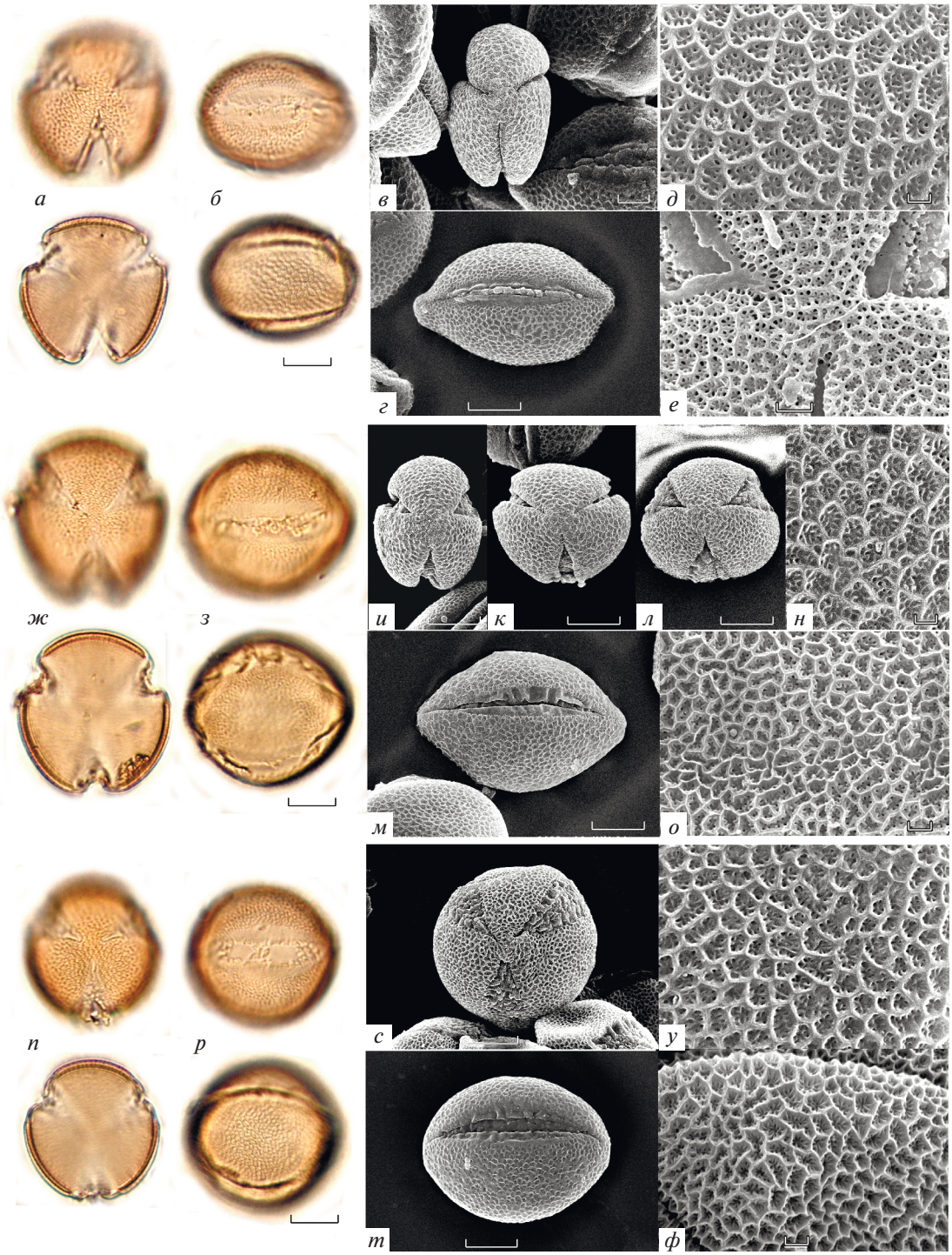


Рис. 2. Морфология пыльцы видов *Galeopsis*; типичные формы: *а–е* – *G. ladanum*; *ж–о* – *G. bifida*; *п–ф* – *G. speciosa*. *а*, *в*, *ж*, *и–л*, *п*, *с* – вид с полюса; *б*, *г*, *з*, *м*, *р*, *т* – вид с экватора; *д*, *н*, *у* – скульптура необработанной пыльцы; *е*, *о*, *ф* – скульптура ацетализированной пыльцы.

(сплюснутые очертания в полярной проекции, чередование ширины мезокольпиумов) лучше различимы. Технически ширина мезокольпиумов измеряется не по дуге (поверхность пыльцевого зерна), а по хорде (соединяющей края мезокольпиума). Поэтому в дегидратированном (съежившемся, высушенным вакуумом, пусть в разной степени) состоянии признак соотношения ширины мезокольпиумов пыльцевого зерна виден лучше (сильнее сказывается на очертании в

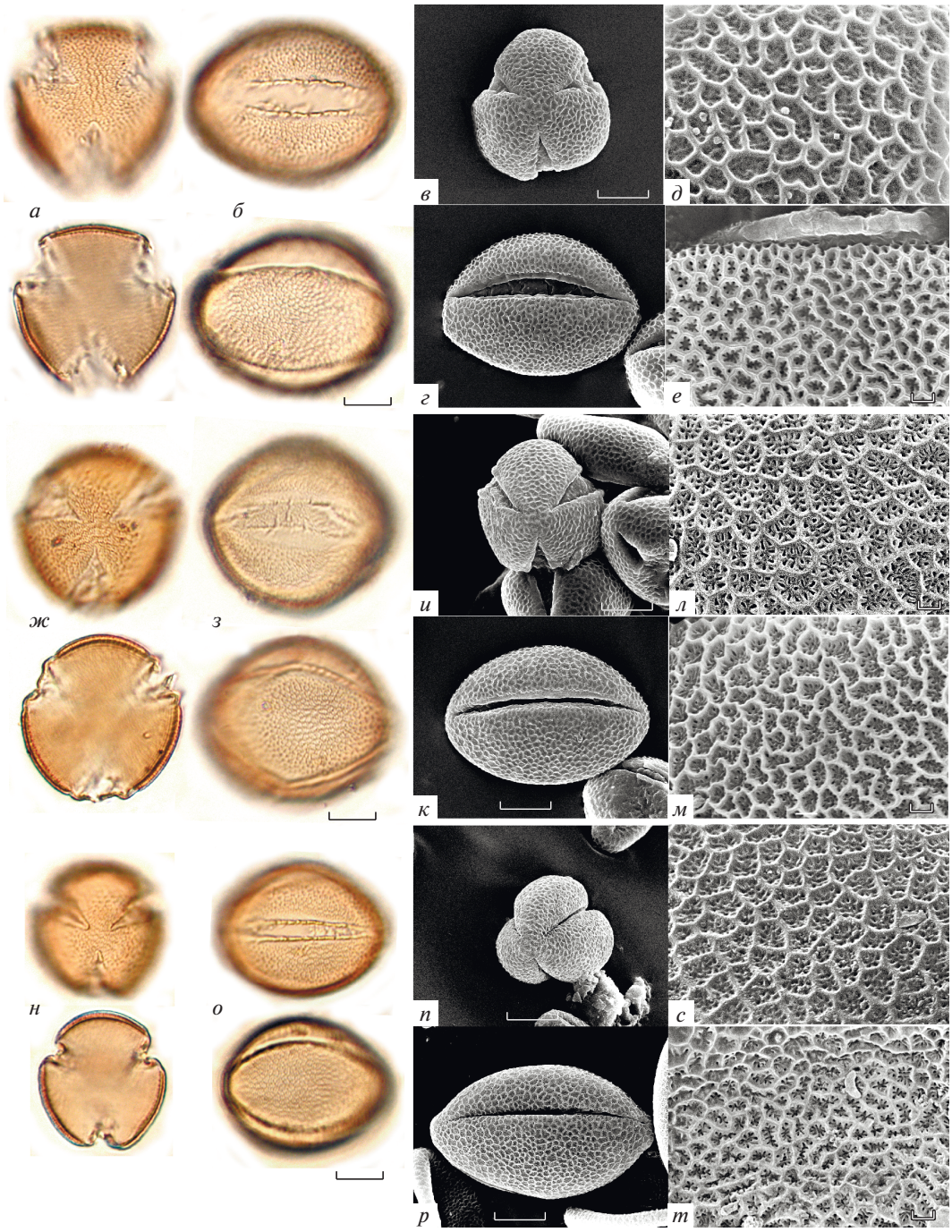
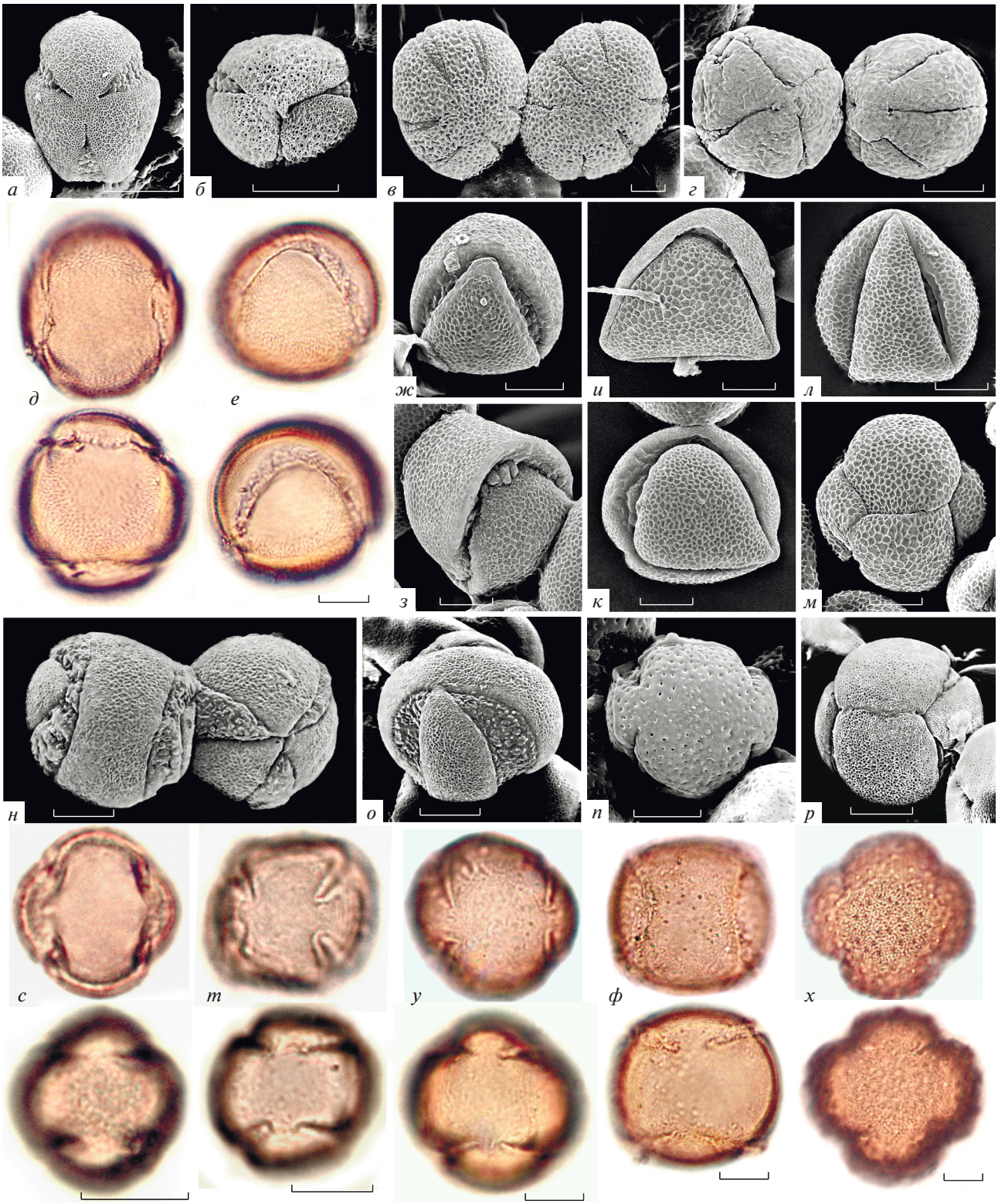


Рис. 3. Морфология пыльцы видов *Galeopsis*; типичные формы: *а–е* – *G. penthofery*; *ж–м* – *G. tetrachit*; *н–т* – *G. pubescens*. *а*, *в*, *ж*, *и*, *н*, *п* – вид с полюса; *б*, *г*, *з*, *к*, *о*, *р* – вид с экватора; *д*, *л*, *с* – скульптура необработанной пыльцы; *е*, *м*, *т* – скульптура ацетализированной пыльцы.

Рис. 4. Типичные и отклоняющиеся формы расположения апертур пыльцы *Galeopsis*, некоторых родов сем. Lamiaceae и других семейств цветковых: *а* – *Wiedemannia orientalis*; *б* – *Scutelaria nepetoides*; *в* – *Salvia splendens*; *г* – *Kudrjachevia jacub*; *д*, *е* – *Galeopsis bifida*; *ж* – *G. speciosa*; *з* – *G. angustifolia*; *и* – *G. segetum*; *к* – *G. bifida*; *л*, *м* – *G. penhoffery*; *н*, *о* – *Lamium intermedium*; *п* – *Sideritis vulgare*; *р* – *Stachys turcomanica*. *с–х* – отклоняющаяся пыльца формы B из разных семейств: *с* – *Filipendula ulmaria* (сем. Rosaceae); *т* – *Solanum tuberosum* (сем. Solanaceae); *у* – *Medicago sativa* (сем. Fabaceae); *ф* – *Veronica spicata* (сем. Scrophulariaceae); *х* – *Valeriana officinalis* (сем. Valerianaceae). Буквенные обозначения форм см. на рис. 6. *а*, *б*, *в*, *г*, *н*, *п*, *с–х* – вид с полюса; *е–л* – вид с экватора; *а*, *б* – типичная форма; *д–з*, *л–п*, *с–х* – форма C; *и*, *к* – форма D; *м*, *р* – форма E; *д*, *е*, *с–х* – верхний и нижний фокус; *а–в* – индивидуальная изменчивость по чередованию ширины мезокольпиумов; *г* – отклоняющееся 4-кольпатное и типичное 6-кольпатное пыльцевые зерна; *н*, *о* – отклоняющаяся форма B и типичная 3-кольпатная форма.


а
б
в
г
д
е
ж
и
л
з
к
м
н
о
п
р
с
т
у
ф
х

полярной проекции). При раздувании пыльцевого зерна, вызванном обработкой или гидратацией, происходит уменьшение кривизны мезокольпиумов (длина хорды увеличивается) и признак становится менее заметным.

Число и расположение апертур на пыльцевом зерне

Далее, говоря о форме пыльцевого зерна, будем иметь в виду число и расположение его апертур.

Для всего р. *Galeopsis* типичной формой пыльцы по числу и расположению апертур является 3-кольпатная форма. Кроме типичной 3-кольпатной формы пыльцы в пяти образцах (*G. speciosa*, *G. angustifolia*, *G. segetum*, *G. bifida*, *G. penhoffery*) из 15 изученных обнаружены единичные пыльцевые зерна, отклоняющиеся от типичной по числу и расположению апертур (рис. 4*д–м*). Отклоняющиеся формы имеют нормальную стратификацию слоев оболочки, скульптуру, строение апертур и размеры, близкие к типичным.

Все обнаруженные формы расположения апертур (типичные и отклоняющиеся) являются членами единого непрерывного и ненаправленного геометрического ряда (рис. 6*а*), описанного ранее (Pozhidaev, 1993, 1998, 2000a), в котором наиболее простая форма с циклической апертурой, лежащей в одной плоскости (рис. 6*а*, форма A), может изгибаться асимметрично в сторону одного из полюсов (рис. 6*а*, A–F), и за счет возникновения дополнительной апертуры постепенно превращаться в 3-бороздную форму. Либо циклическая апертура той же формы постепенно симметрично изгибается, как шов на теннисном мячике (рис. 6*а*, формы B и C; рис. 4*д–з*), и за счет возникновения двух дополнительных апертур, накрест лежащих на противоположных сторонах (рис. 6*а*, форма D; рис. 4*и*, *к*), постепенно преобразуется в 6-руговую форму с апертурами, расположенными глобально по ребрам тетраэдра (рис. 6*а*, форма E; рис. 4*м*).

Из отклонений в изученных образцах *Galeopsis* чаще всего встречаются форма с единой слитной циклической апертурой, закрученной как шов на теннисном мячике (рис. 4*д–з*), форма с четырьмя W-образно попарно скошенными кольпами (рис. 4*л*), а также форма с шестью ругами, расположенными по ребрам тетраэдра (рис. 4*м*). Остальные промежуточные варианты более редки и единичны (рис. 4*и*, *к*).

Следует отметить, что во всех исследованных образцах р. *Galeopsis*, как и в сем. Lamiaceae в целом, признаки формы пыльцы являются достаточно стабильными, отклоняющиеся формы крайне малочисленны (Pozhidaev, 1992). Тем не менее расположение апертур даже этих единичных отклонений, с частотами встречаемости, стремящимися к нулю, не является случайным, а в точности следует описанной геометрической закономерности (рис. 6*а*, A–G). Хотя некоторые формы этого ряда в образцах изученных видов *Galeopsis* не обнаружены, они зарегистрированы во многих других родах подсем. Lamioideae (рис. 4*н–р*).

Скульптура мезокольпиумов

Все изученные виды *Galeopsis* имеют биретикулятную макролакунарную микроперфорированную скульптуру, широко распространенную в сем. Lamiaceae (Пожидаев, 1989). У всех видов *Galeopsis* перфорации сетки первого порядка мелкие, иногда слегка вытянутые и радиально-ориентированные, расположены в лакунах неправильной формы сетки второго порядка, образованных гладкими и неширокими перегородками (мури). В лакунах насчитывается от 7 до 25 перфораций. При исследовании в СЭМ видно, что ближе к краю мезокольпиумов ячеи второй сетки становятся мельче. По краю вдоль кольп поверхность мезокольпиумов гладкая, образует широкую или более узкую кайму, иногда волнистую (в зависимости от степени гидратации оболочки пыльцевого зерна и его содержимого).

Ацетолизная обработка оказывает существенное влияние на размер элементов скульптуры – размер ячей сетки второго порядка уменьшается, рисунок оболочки заметно съеживается (рис. 1*е*, *ф*, 2*е*, *о*, *ф*, 3*е*, *м*, *т*), вероятно, из-за удаления при обработке частей пыльцевой оболочки, не содержащих спорополленин. Уменьшение размеров элементов скульптуры может показаться неожиданным, учитывая, что ацетолиз приводит к “раздуванию” пыльцевого зерна (за счет раскрывания кольп и уменьшения кривизны мезокольпиумов).

Размеры пыльцевых зерен

Пыльца изученных видов *Galeopsis* имеет средние размеры (табл. 2). Самая крупная пыльца у *G. segetum* (полярная ось 39.0–49.0 мкм, экваториальный диаметр 29.8–39.3 мкм; рис. 1*ф–е*); самые мелкие пыльцевые зерна обнаружены у *G. pyrenaica* (полярная ось 34.7–39.3 мкм, экваториальный диаметр 24.8–32.2 мкм; рис. 1*ж–н*) и *G. pubescens* (рис. 3*н–т*). Размеры в пределах вида варьируют незначительно и не превышают 10 мкм; максимальный размах изменчивости этого признака составляет 9.5 мкм у пыльцевых зерен *G. pernhofferi* (рис. 3*а–е*) и *G. pubescens*. Разделить изученные виды на какие-либо группы по размерам не удается из-за варьирования признака внутри видов и сильного перекрывания значений у разных видов.

Сравнение размеров пыльцы диплоидных видов ($2n = 16$) с размерами пыльцы тетраплоидных видов ($2n = 32$) показало отсутствие корреляции между плоидностью и размерами пыльцы. Для

Таблица 2. Размеры пыльцы исследованных видов р. *Galeopsis* и число хромосом в их диплоидном наборе

Таксон	Диплоидный набор хромосом (2*n*)	Полярная ось (мкм); среднее значение и стандартное отклонение	Экваториальный диаметр (мкм); среднее значение и стандартное отклонение
Subgen. *Ladanum*			
G. pyrenaica	16	39.32–34.704; 36.88 ± 1.88	32.22–24.84; 28.78 ± 2.93
G. ladanum	16	43.43–38.08; 35.60 ± 5.53	36.56–26.82; 30.40 ± 4.06
G. segetum	16	49.06–39.05; 43.99 ± 8.12	39.24–29.79; 33.32 ± 5.83
G. angustifolia	16	48.94–45.06; 47.81 ± 1.48	28.30–23.18; 27.11 ± 5.77
Subgen. *Tetrachit*			
G. pernhofferi	32	47.52–31.50; 41.71 ± 7.93	30.21–20.90; 26.64 ± 4.49
G. pubescens	16	46.55–34.50; 40.67 ± 4.86	39.50–27.88; 33.74 ± 3.22
G. speciose	16	44.72–36.95; 40.97 ± 3.55	35.11–26.90; 30.29 ± 3.74
G. tetrahit	32	44.72–38.79; 46.91 ± 2.61	35.11–26.90; 34.21 ± 3.88
G. bifida	32	44.11–40.89; 30.58 ± 2.87	38.95–33.00; 30.68 ± 2.89

других цветковых растений отмечалось, что у диплоидных видов пыльца может быть несколько мельче, чем у тетраплоидных (Григорьева и др., 2009; Zlesak, 2009).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительное исследование морфологии пыльцевых зерен девяти видов р. *Galeopsis* показало, что пыльца всех видов, описанных в р. *Galeopsis*, крайне единообразна, значительной морфологической изменчивости внутри рода не выявлено. Сопоставление полученных данных с систематическим делением р. *Galeopsis*, предложенным Пужаром и Славиковой (Pouzar, Slavíková, 2000), показало, что по комплексу морфологических признаков пыльцы не удается выделить надвидовые группы, соответствующие таксономическим подразделениям, установленными по макроморфологическим признакам спорофита (Reichenbach, 1830; Briquet, 1893; Slavíková, 1963).

Скульптура поверхности пыльцы

Признаки скульптуры в роде *Galeopsis* чрезвычайно стабильны, виды по признакам скульптуры пыльцы отчетливо не различаются (рис. 1–3). Отсутствует индивидуальная изменчивость – все пыльцевые зерна в одном образце имеют одинаковую скульптуру; каких-либо отклонений по признакам скульптуры в образцах исследованных видов *Galeopsis* не выявлено. Сходную скульптуру имеют пыльцевые зерна в разных образцах одного вида и в образцах разных видов, размах изменчивости крайне невелик. Максимальная изменчивость, обнаруженная внутри одного вида (*G. pyrenaica*; рис. 1*м*, *н*), выглядит незначительной. В других изученных таксонах отклонения по признакам скульптуры у нормальной пыльцы также встречаются очень редко (Pozhidaev, 1995, Fig. 5, V–Z), обычно связаны с дефектами и приостановкой развития и встречаются чаще у стерильных пыльцевых зерен.

Объем таксона и размах изменчивости признаков скульптуры пыльцы

Интерес представляет сравнение полученных данных по р. *Galeopsis* с имеющимися данными по изменчивости признаков скульптуры в других родах сем. Lamiaceae, на уровне семейства в целом (Пожидаев, 1989) и за его пределами. Полученные данные показали, что нет однозначной зависимости между размахом изменчивости признаков скульптуры и объемом таксона (рода). Крупные и очень крупные роды по признакам скульптуры пыльцы могут быть удивительно однообразны. Так, например, в одном из крупнейших родов цветковых *Euphorbia* (около 2000 видов, чрезвычайно разнообразных по жизненным формам спорофитов) размах изменчивости по морфологическим признакам пыльцы крайне невелик (рис. 5*в*); в крупном р. *Artemisia* (от 200 до 400 видов; рис. 5*г*) виды мало различимы (Григорьева и др., 2018). Нередко средние и мелкие роды обладают не меньшей, а иногда и более широкой изменчивостью признаков скульптуры – например, сравнительно небольшой р. *Lamium* (40–50 видов; *1–3*, *7*, *8* на рис. 5*а*) вместе с выделенным из него р. *Galeobdolon* (1 вид; *4–6* на рис. 5*а*). Та-

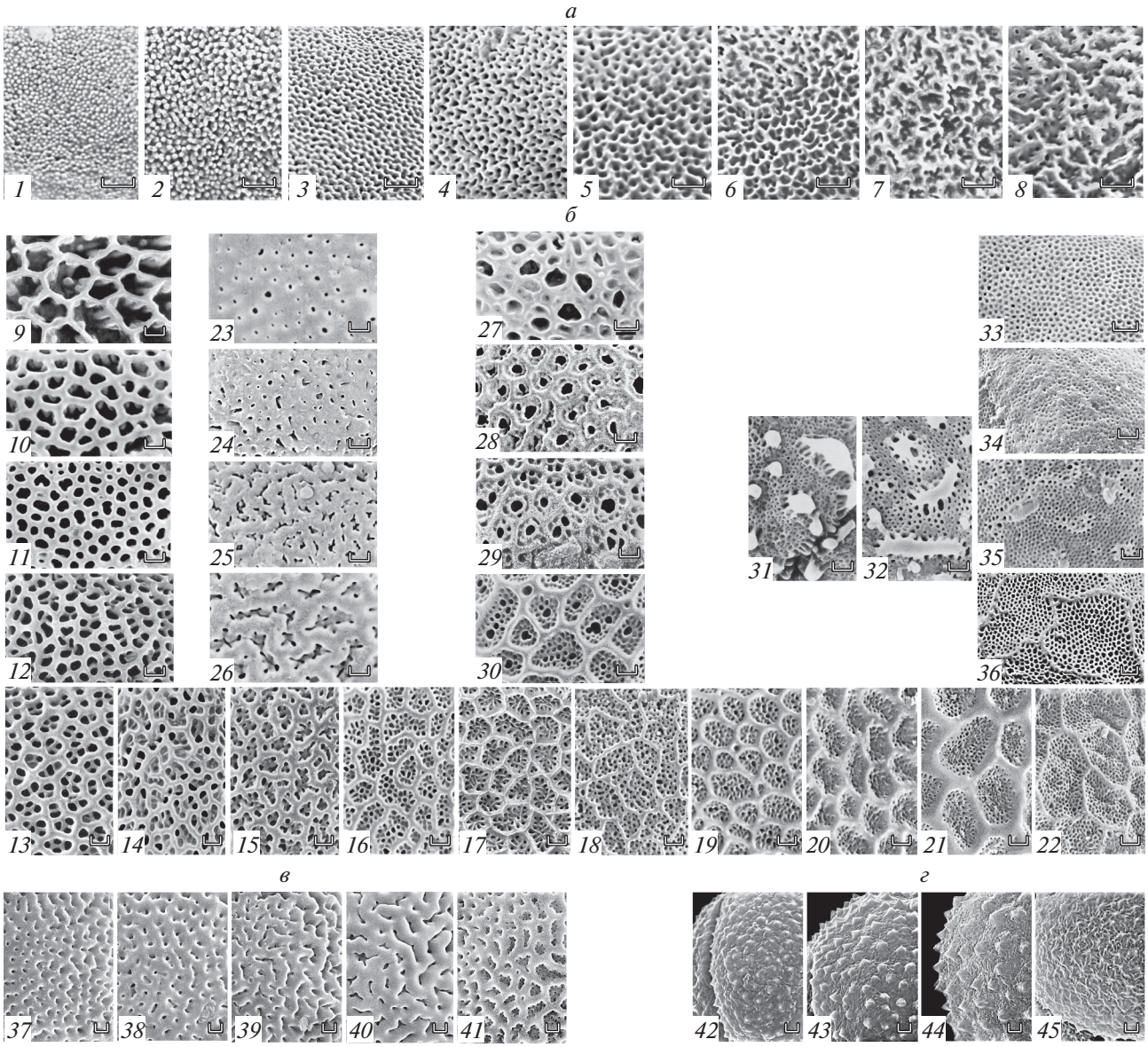


Рис. 5. Многообразие вариантов скульптур р. *Lamium* и в сем. Lamiaceae, р. *Euphorbia* (подрод *Esula*) и р. *Artemisia*.
а – Варианты скульптуры р. *Lamium*: *1* – *L. galactophyllum*; *2* – *L. album*; *3* – *L. ovata*; *4* – *L. galeobdolon* spp. *vulgare*; *5* – *L. galeobdolon* spp. *montanum*; *6* – *L. galeobdolon* spp. *galeobdolon*; *7* – *L. bifidum*; *8* – *L. purpureum*.
б – Варианты ретикулятных скульптур в сем. Lamiaceae: *9* – *Orthosiphon wulfenioides*; *10* – *Bystropogon tomentosum*; *11* – *Sphacele caluciana*; *12* – *Ziziphora bungeana*; *13* – *Dicerandra frutescens*; *14* – *Blephilia hirsute*; *15* – *Brittoniastrum micranthum*; *16* – *Plectranthus glaucocalyx*; *17* – *Galeopsis ladanum*; *18* – *Scutellaria calericulata*; *19* – *Dysophylla yatabeana*; *20* – *Physostegia virginiana*; *21* – *Eriope latifolia*; *22* – *Coleus igmaricus*; *23* – *Marrubium peregrinum*; *24* – *Sideritis montana*; *25* – *Tinnea eathiopica*; *26* – *Pseudomarrubium eremostachyoides*; *27* – *Geniosporum paludosum*; *28* – *Moshosms polystachum*; *29* – *Acrocephalus zambesiacus*; *30* – *Pogostemon velatus*; *31* – *Mosla grosseserrata*; *32* – *M. japonica*; *33* – *Elscholtzia densa*; *34* – *Collinsonia anisata*; *35* – *Mesona chinensis*; *36* – *Keiskea japonica*.
в – Варианты скульптуры р. *Euphorbia* подрода *Esula*: *37* – *E. portlandica*; *38* – *E. mellifera*; *39* – *E. mongolica*; *40* – *E. broteri*; *41* – *E. tauriensis*.
г – Варианты скульптуры р. *Artemisia*: *42* – *A. kelleri*; *43* – *A. leontopodioides*; *44* – *A. flava*; *45* – *A. badhysi*.

ким образом, изменчивость признаков скульптуры пыльцы видов внутри родов обычно невелика, либо отсутствует. Если изменчивость есть, варианты скульптуры обычно удается упорядочить в непрерывные ряды (рис. 5; Pozhidaev, 1995, Plate. 5, K–R).

Ранг таксона и размах изменчивости признаков скульптуры пыльцы

Заметная изменчивость по признакам скульптуры внутри сем. Lamiaceae разворачивается на уровне надродовых таксонов (Пожидаев, 1989) – в пределах подтриб и триб (в неблизко-родствен-

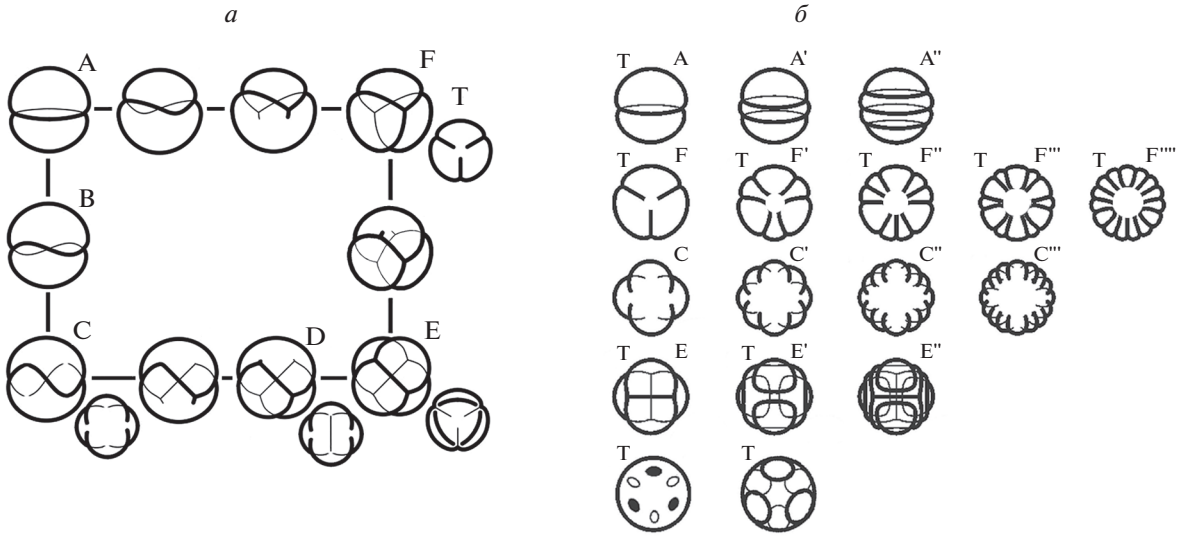


Рис. 6. Универсальная структура многообразия форм пыльцы: *а* – схематическое изображение морфологического ряда форм пыльцы; *б* – система параллелизмов форм пыльцы; периодическая упорядоченность гомологических и гетерологических рядов. Буквой T обозначены формы, встречающиеся в таксонах цветковых растений как типичные; изображения меньшего размера рядом с формами C, D, E, F показывают ту же форму в другой проекции.

ных и генетически изолированных группах). На уровне всего сем. Lamiaceae варианты ретикулятных скульптур, встречающихся в разных подтаксонах, также удается выстроить в непрерывный (плавный, постепенный) и упорядоченный ряд (рис. 5*а*, *б*).

Отметим, что в случае признаков скульптуры непрерывную изменчивость (ряды, рис. 5) имеет многообразие ее типичных вариантов (индивидуальной изменчивости и отклонений признаков скульптуры в исследованных образцах не обнаружено). Все состояния признака скульптуры могут встречаться как типичные: и терминальные, хорошо различимые (простая сетка, двойная сетка), и варианты с промежуточными состояниями признака (рис. 5).

Форма пыльцевого зерна

В отличие от рядов форм пыльцы, где в качестве типичных в разных таксонах встречаются наиболее симметричные формы (цикло-апертурная, 3-кольпатная и 6-руговая; рис. 6, формы A, F и E), все формы пыльцы р. *Galeopsis*, и типичная, и отклоняющиеся (вся индивидуальная изменчивость, даже самые редкие формы), одинаково упорядочены и в равной степени подчиняются одной и той же геометрической закономерности. Никаких других форм, кроме принадлежащих описанному ряду, в изученных образцах не обнаружено. Типичная 3-кольпатная форма (более симметричная; рис. 6, F), наравне с другими формами (менее симметричными, но не менее упорядоченными) является гармоничной и равноценной частью упорядоченного целого, никак не выделенная онтологически как отдельная сущность (родительская, предковая, первичная). Описанное многообразие форм пыльцы едино – непрерывно (все формы существуют; рис. 6*а*) и периодично упорядочено (рис. 6*б*), т.е. имеет собственную целостную и симметричную форму (Пожидаев, 2009, рис. 1).

Это дает основания рассматривать отклонения не как патологическое состояние (дефект), имеющее собственные причины, а как вариант нормы, возникающий вследствие тех же причин, что и типичная форма. Формы пыльцы, которые действительно стоит считать уродливыми, чаще всего возникают в результате нарушений при расхождении в мейозе (Шелудякова и др., 2017, рис. VII, 25) и обычно приводят к приостановке развития.

Любопытно, что упорядоченность многообразия форм пыльцы проявляется именно при учете отклоняющихся форм с “неправильным” расположением апертур, которые нередко рассматриваются как уродства, случайные отклонения от типа, результат нарушения развития (Clarke, 1975). Их существование чаще игнорируется в морфологических и в систематических исследованиях и не учитывается при эволюционной интерпретации данных.

Объем таксона и размах изменчивости признаков формы пыльцы

Индивидуальная изменчивость формы пыльцевых зерен (расположение апертур и чередование ширины мезокольпиумов) в единичном об-

разце (содержимое одного бутона или пыльника) может быть сопоставима по размаху с изменчивостью таксонов высших, надродовых рангов независимо от их объема. Размах изменчивости форм пыльцы не зависит от объема таксона.

Ранг таксона и размах изменчивости признаков формы пыльцы

Одна и та же изменчивость (одни и те же формы и их ряды) повторяется и в отклоняющихся формах индивидуальной изменчивости генетически сходных пыльцевых зерен одного пыльника, и в макротаксономической изменчивости типичных форм далеких, неродственных, надродовых таксонов независимо от их ранга. Других форм не бывает; изменчивость транзитивна (In Memoriam, 2007), упорядочена поверх границ генетического родства таксонов и гомологии структур (Pozhidaev, 2002). Размах изменчивости форм пыльцы не зависит от ранга таксона.

В качестве примера, подтверждающего универсальность описанного ряда форм пыльцы (рис. 6*а*) для групп цветковых растений, приведены фотографии одной и той же 4-кольпатной W-формы (рис. 6*а*, форма C) у представителей сем. Rosaceae, Solanaceae, Fabaceae, Scrophulariaceae, Valerianaceae (рис. 4*с–х*). Полные наборы форм пыльцы рассматриваемого ряда были описаны ранее для многих неродственных таксонов цветковых растений (*Acer* – Pozhidaev, 1993; *Aesculus* – Pozhidaev, 1995; *Krameria* – Pozhidaev, 2002; *Scrophularia* – Шелудякова и др., 2017; *Artemisia* – Григорьева и др., 2018; *Euonymus* – Gavrilova et al., 2018; *Nicotiana* – Григорьева и др., 2019; *Physalis*, *Cestrum*, *Rubus*, *Euphorbia* – готовятся к публикации). Одна и та же упорядоченная изменчивость рефреном (In Memoriam, 2007) повторяется в неродственных, далеких таксонах семенных растений.

Структура изменчивости морфологических признаков пыльцы

Изменчивость признаков скульптуры поверхности и формы расположения апертур разворачивается на разном таксономическом уровне. Признаки скульптуры поверхности пыльцы зависят от ранга (обычно не имеют индивидуальной изменчивости и изменчивы на уровне высших таксонов – родов и семейств). Хотя изменчивость формы пыльцы и вариантов чередования ширины мезокольпиумов не зависят от ранга, тем не менее, изменчивость обеих групп признаков имеет сходную структуру. Многообразие их вариантов таково, что может быть также сведено к непрерывным, рационально упорядоченным и логически завершенным рядам.

Если ряды вариантов скульптуры (рис. 5) еще можно попытаться “списать” на результат скорее логического упорядочивания и достаточно произвольных формальных построений (упорядочивание по принципу больше–меньше; распределение случайных уклонений от среднего или типичного), то в рядах форм пыльцы (рис. 4, 6*а*) очевидна чисто геометрическая упорядоченность, не допускающая никакой произвольности. Естественная изменчивость рассмотренных признаков пыльцы оказывается не типологичной (In Memoriam, 2007; Шаталкин, 2012; Любарский, 2018; Павлинов, 2019). Равно не удается ни мерономическое деление непрерывного многообразия признаков на части (сведение к дискретным типам) – непрерывное бесконечно делимо, непрерывность самая мощная бесконечность; ни таксономическое объединение живых тел в группы (таксоны, классы) – остаются живые тела промежуточной формы (индивиды – неделимые по условиям задачи). Мерономические отношения (часть–целое: сравнительный метод; Раутиан, 2001) оказываются сложнее и разнообразнее типологической задачи и не могут быть сведены к классификационным процедурам (дискретизация, классифицирование; Пожидаев, 2009). Типологическая редукция (сведение всего естественного многообразия к типичным формам, как к более существенным, таксоноспецифическим, диагностическим, предковым) необратимо искажает естественную структуру упорядоченности, наблюдаемую при другом подходе, и приводит к потере части наблюдаемого многообразия (переходные формы; Пожидаев, 2009, 2015).

Возможно, разница в таксономическом уровне разворачивания многообразий разных признаков может быть связана со временем их закладки в развитии пыльцевого зерна. Форма пыльцы (расположение апертур) детерминируется в раннем пост-мейозе, сразу после завершения цитокинеза и возникновения клеточной стенки разделившихся микроспороцитов – это одно из первых событий индивидуального развития мужского гаметофита (возникновение, детерминация дефинитивной формы). В форме зрелой пыльцы могут фиксироваться результаты самых ранних событий поляризации и конформации цитоплазмы в раннем пост-мейозе (Pozhidaev, 2000b, Fig. 72; Пожидаев, 2001, табл. II). Скульптура поверхности (эктекзина) формируется на более поздних стадиях, в ранней тетраде и в течение всего тетрадного периода, и ее изменчивость может быть определена более жестко.

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование морфологических признаков пыльцы *Galeopsis*, учитывая биологические особенности пыльцы, которые делают ее почти идеальным модельным объектом для ис-

следования свойств изменчивости, приводит к некоторым теоретическим заключениям.

На примере конкретного таксона показано, что изменчивость по исследованным морфологическим признакам пыльцы отсутствует и на внутривидовом уровне (особи одного вида, разновидности, панмиктические популяции), и на внутриродовом уровне (генетически изолированные, но близкородственные виды одного рода) – т.е. на уровне тех таксономических рангов, где возникновение изменчивости могло бы быть объяснено действием механизмов филетической эволюции (дивергенция, отбор, вымирание, наследование, родство).

Широкая изменчивость признаков формы пыльцы и скульптуры поверхности обнаруживается либо в генетически сходном поколении (т.е. не объясняется наследованием), либо на уровне более крупных таксонов, где мы теряем критерии и не можем достоверно различать унаследованное сходство от случаев параллелизмов (независимое сходство, для которого гипотеза родства не подтверждается) – не можем объяснить (фило-)генетически, разделить на монофилетические дискретные группы, построить генеалогическое древо, схему дивергенции.

Многообразие современных форм непрерывно – промежуточные формы признаков (и скульптур, и расположения апертур) не вымерли, все формы существуют одновременно у современных растений в полном ассортименте (пусть даже некоторые из них редки и никогда не бывают типичными, т.е. не специфичны ни для одного отдельного таксона). Изменчивость не дивергентна – нет следов расхождения, дивергенции признаков за счет селективного вымирания промежуточных форм, как механизма возникновения изменчивости. Изменчивости либо нет вовсе, либо везде, где она есть (индивидуальная изменчивость или изменчивость на уровне неблизкородственных родов), многообразие наблюдаемых форм укладывается не в дискретно-иерархические клады (дивергенция, дискретные формы, генеалогический порядок следования от предка к потомку), а в непрерывные клины (упорядоченные и ненаправленные ряды). Проблема и интерес обсуждаемых данных по изменчивости признаков пыльцы р. *Galeopsis* не в том, что на внутривидовом и внутриродовом уровне ничего не вымерло (нет дивергенции признаков), а в том, что ничего не возникло (нет изменчивости). А там, где изменчивость есть – нет дивергенции.

Морфоз – эволюция каждый день

На пыльце, как на модельном объекте, можно наблюдать как в результате индивидуального развития в полном и генетически сходном поколении отдельной генеалогической линии предков и потомков происходит не наследование родового сходства, индивидуальной специфичной формы (предковой, типичной, нормальной или отклоняющейся), не случайное мутирование и не расхождение признаков (дивергенция) за счет вымирания промежуточных форм в процессе отбора адаптаций (Дарвин, 1939). Выглядит, будто в ходе развития пыльцы механизмы рекомбинации признаков в мейозе могут привести к детерминации форм, типичных для других таксонов. Происходит не наследование типичной формы, а воспроизведение фрагментов непрерывной и упорядоченной изменчивости (типичные формы других таксонов, одинаковые отклонения и ряды форм, и многообразие в целом). Происходит не генезис (понятый ли как творение или как порождение и развитие “по роду их”), а морфоз – перерождение формы в рамках закономерности, изменение схемы общей организации живого тела (макротаксономическая изменчивость, возникновение признаков формы другого рода, без изменения видовых – по: Создатели..., 2012; массовая перечеканка формы, эволюция на основе закономерностей – по: Берг, 1922).

Многообразие форм пыльцы в одном образце (пыльнике), генетическая изменчивость которого исчерпывается результатами рекомбинации родительских генов спорофита, оказывается сопоставимым с изменчивостью форм пыльцы высших (родовых и надродовых) таксонов – далеких, заведомо неродственных и генетически несовместимых. Полное морфологическое сходство форм пыльцы, таксономическая (генетическая) неспецифичность их признаков может быть показана для таксонов на уровне классов цветковых и отделов семенных растений (Pozhidaev, 2000a; Шелудякова и др., 2017).

На индивидуальном уровне (содержимое одного пыльника) наблюдается макропотенциальная изменчивость – возникновение типичных (и отклоняющихся) признаков другого таксона (другого архетипа) – изменение признаков рода (макротаксономическая изменчивость). Индивидуальное развитие имеет альтернативы, многообразие которых подчинено общим (геометрическим и транзитивным) закономерностям. На примере полного поколения пыльцы удается наблюдать, как признак другого типа организации схемы живого тела (макротаксономический признак) может возникнуть сразу, за одно поколение, скачком. Индивидуальная форма воспроизводится каждый раз заново, из ничего, с нуля, следуя собственным закономерностям (номогенез; Берг, 1922). Отклонения (промежуточные формы) не бывают типичными (не характеризуют никакого таксона), всегда редки, никогда не вымирали (встречаются у современных растений в полном ассортименте).

В полном поколении пыльцы наблюдается возникновение массовой и политопной параллельной макропотенциальной изменчивости без гипотетических макромутаций, чрезвычайно редких, уникальных эволюционных событий с эпохальными последствиями (возникновение нового макротаксона, специфичной формы, нового типа организации, плана строения живого тела).

Логическая неопределенность дискретной формы в непрерывном многообразии может служить обоснованием как возможности перерождения индивидуальной формы (текучесть формы, метаморфоз, по: Гете, 2014) при ее возникновении (размножении), так и способность такого многообразия к "автоматическому" самовоспроизведению (не только численности поголовья, но и самой изменчивости), без каких-либо дополнительных причин, с точностью, феноменальной для биологических объектов (упорядочена вся индивидуальная изменчивость, до долей процента), и независимо от обстоятельств персональной истории (родство, борьба за существование). Непрерывное многообразие меняется само, в силу собственных свойств, и не нуждается в дополнительной причинности для объяснения возникновения параллелизмов и упорядоченности (наблюдаемой изменчивости). Единый принцип может объяснить и самовоспроизведение (устойчивость), и изменчивость (эволюционирование).

Нетипологическая концепция морфологического многообразия форм пыльцы. Морфопластика

Естественную систему морфологической изменчивости образуют не таксоны (монофилетические группы родства; отдельные сущности, дискретные классы, типы организации, общие понятия, результаты умозрения – универсалии), а формы индивидуальных живых тел (единичные предметы, доступные наблюдению – натуралии). Типичные формы таксонов входят в эту систему, составляя ее малую часть (рис. 1*а*, *б*).

В силу единой упорядоченности ряда невозможно в сходстве одних форм (типичных) видеть родство, и объяснять их возникновение отбором приспособлений и наследованием (селективно и генеалогически), а другие (отклоняющиеся) формы того же ряда рассматривать как результат некоей морфологической закономерности или случайность.

Естественное многообразие форм пыльцы описывается системой параллелизмов – непрерывных, упорядоченных и ненаправленных рядов (клина): не дивергентных и не генеалогических последовательностей (не клада). События произошедшей морфологической эволюции привели к совсем иным наблюдаемым последствиям, нежели те свойства естественной изменчивости, которые прогнозирует теория (дивергенция). Современное многообразие оказывается непрерывным (и ненаправленным) рядом, а последовательность форм в череде предков–потомков (генеалогической линии) оказывается прерывной, дискретной (не клина, так как допускает морфоз, скачкообразное перерождение формы, возникновение типичной формы иного рода, таксона).

Ряды отражают не динамический аспект формы (морфодинамика – пути преобразований, направление трансформации и ее необратимость, эволюционные связи типов, последовательность во времени, траектория, первичный–вторичный, примитивный–продвинутый, анцестральный–адвентивный; In Memoriam, 2007), а ее пластический аспект (морфопластика – потенциал, эволюционные возможности морфологической структуры); закономерности как собственный, геометрический аспект формы – свойства пустого вмещающего пространства (свойством непрерывности обладают форма, пустота и время).

Представление о смене типичных форм во времени (эволюция), как о непрерывном, направленном и необратимом трансформационном ряде (семогенез), оказывается наивным (упрощенным, вследствие исходной редукции данных в ходе их типологизации, классифицирования). Свойства наблюдаемой индивидуальной изменчивости оказываются иными до противоположности (не дискретная, а непрерывная; не случайная, а закономерная; не таксон-специфичная, а транзитивная; не иерархичная, а рангово-независимая).

Многообразие современных форм пыльцы описывается как надорганизменная (над схемой тела) целостная (непрерывная и упорядоченная) система параллелизмов, имеющая собственную симметричную и периодическую форму. В этой системе параллелизмов гомологические и гетерологические ряды составляют единое целое (рис. 1*б*), в котором гомологии не могут быть оторваны от гетерологий и объяснены отдельно, например родством; ряды обладают собственной симметрией и выделенного направления (предок–потомок, первичный–вторичный, примитивный–продвинутый) не имеют.

ВЫВОДЫ

На примере девяти видов р. *Galeopsis* и других исследованных таксонов показано следующее.

1. Отсутствует изменчивость, а значит и само явление дивергенции по основным признакам пыльцы там, где она должна возникать согласно теории филогенеза и представлениям классической генетики (теоретическое ожидание): в панмиктических популяциях одного вида; между близкими видами; между видами одного рода,

связанных кровным родством (род, как группа родства, монофилетическая клада).

2. Макротаксономическая изменчивость признаков пыльцы наблюдается либо на уровне с минимальной генетической изменчивостью (пыльца одного пыльника, результат рекомбинации генов одного спорофита), либо на уровне далеких, неродственных групп. Там, где возникновение изменчивости не может быть обосновано представлениями о дивергенции, механизмом естественного отбора и наследованием случайных (неупорядоченных, неопределенных и ненаправленных) мутационных изменений (а другого теоретического обоснования не имеет). Там, где должны наблюдаться следы дивергенции – нет изменчивости; а там, где изменчивость есть – она не дивергентна.

3. Наблюдаемая полная индивидуальная изменчивость основных признаков пыльцы (форма пыльцы, скульптура поверхности, чередования ширины мезокольпиумов), описанная на примере полного поколения пыльцы девяти видов р. *Galeopsis*, имеет структуру рядов – непрерывных (делимых только на дискретные живые тела и не делимые без остатка ни на отдельные группы живых тел, ни на дискретные формы признаков) и упорядоченных транзитивно (таксон-неспецифично и рангово-независимо). Одинаковая структура изменчивости (непрерывный и упорядоченный ряд) наблюдается у разных признаков и независимо от ранга рассматриваемых групп (так как во всех случаях рассматривается одна и та же индивидуальная изменчивость).

4. В структуре изменчивости морфологических признаков пыльцы изученных таксонов не наблюдается ни следов вымирания промежуточных вариантов (наблюдаемые отклоняющиеся формы), ни случайной и неопределенной изменчивости. Существуют все формы – ряды форм непрерывны. Отклонения – формы промежуточные между типичными – теряются при типологической редукции (в процедурах классифицирования); не наследуются, не бывают типичными, всегда редки, никогда не вымирали. Эволюционная новизна (современное состояние) оказывается всегда упорядочена.

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 государственного задания по плановым темам Ботанического института В.Л. Комарова РАН: “Пыльца и споры современных и ископаемых растений: морфология и развитие” АААА-А19-119080790048-7 и “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы” АААА-А19-119031290052-1.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

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.

Гладкова В.Н., 1978. Род Пикульник – *Galeopsis* L. // Флора Европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука. С. 157–160.

Григорьева В.В., Коробков А.А., Токарев П.И., 2009. Палиноморфология рода *Artemisia* L. (Asteraceae) // Бот. журн. Т. 94. № 3. С. 328–351.

Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Коробков А.А., 2018. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Artemisia* (Asteraceae) Дальнего Востока России // Бот. журн. Т. 103. № 10. С. 1255–1264. https://doi.org/10.7868/S0006813618100046

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

Дарвин Ч., 1939. Сочинения. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 253–667.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А., 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л.: Наука. 84 с.

Любарский Г.Ю., 2018. Происхождение иерархии: история таксономического ранга. М.: КМК. 659 с.

Павлинов И.Я., 2019. Биологическая систематика: в поисках естественной системы. М.: КМК. 246 с.

Пожидаев А.Е., 1989. Структура экзины пыльцевых зерен представителей сем. Lamiaceae // Бот. журн. Т. 74. № 10. С. 1410–1422.

Пожидаев А.Е., 2001. Естественный полиморфизм в расположении апертур пыльцы цветковых растений // Мат-лы I Междунар. Семинара “Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеогеографические реконструкции” / Отв. ред. Белонин М.Д., Киричкова А.И. СПб.: ВНИГРИ. С. 141–144.

Пожидаев А.Е., 2009. Структура многообразия морфологического признака на примере расположения апертур пыльцы цветковых и естественная упорядоченность биологического многообразия. Или – что такое многообразие (описание и интерпретация) // Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. Тр. ЗИН РАН. Приложение № 1. М: Т-во науч. изд. КМК. С. 151–182.

Пожидаев А.Е., 2015. Рефренная структура биологического многообразия и теория филогенеза // Палеоботанический временник. Вып. 2. М.: ГЕОС. С. 115–127.

Раутиан А.С., 2001. Апология сравнительного метода: о природе типологического знания // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. 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.

Сладков А.Н., 1967. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука. 275 с.

Создатели современного эволюционного синтеза: коллективная монография, 2012 / Отв. ред.-сост. Колчинский Э.И. СПб.: Нестор-История. 996 с.

Тюнникова Н.В., 2006. Об объеме рода *Galeopsis* L. (Lamiaceae) // Бот. журн. Т. 91. № 2. С. 290–296.

Шаталкин А.И., 2012. Таксономия. Основания, принципы и правила. М.: Т-во науч. изд. КМК. 600 с.

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.

Юзепчук С.В., 1954. Род Пикульник – *Galeopsis* L. // Флора СССР. Т. 21. М.; Л.: АН СССР. С. 111–124.

Abu-Asab M.S., Cantino P.D., 1994. Systematic implications of pollen morphology in subfamilies Lamioideae and Pogostemonoideae (Labiatae) // Ann. Miss. Bot. Gard. V. 81. № 4. P. 653–686.

Bendiksby M., Thorbek L., Scheen A.-C., Lindqvist C., Ryding O., 2011a. An updated phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae // Taxon. V. 60. № 2. P. 471–484. https://doi.org/10.1002/tax.602015

Bendiksby M., Tribsch A., Borgen L., Trávníček P., Brysting A., 2011b. Allopolyploid origins of the *Galeopsis* tetraploids – revisiting Müntzing's classical textbook example using molecular tools // New Phytol. V. 191. № 4. P. 1150–1167. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03753.x

Blackmore S., Crane P.R., 1998. The evolution of apertures in the spores and pollen grains of embryophytes // Reproductive Biology / Eds Owens S.J., Rudall P.J. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 159–218.

Briquet J., 1893. Monographie du genre Galeopsis. Bruxelles: Kessinger Publishing, LLC. 319 p.

Campo M., van, 1976. Patterns of pollen morphological variation within taxa // The Evolutionary Significance of the Exine / Eds Ferguson I.K., Muller J. L.: Academic Press. P. 125–137.

Clarke G.C.S., 1975. Irregular pollen grains in some *Hypericum* species // Grana. V. 15. P. 117–125.

Erdtman G., 1952. Pollen Morphology and Taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almquist and Wiksell. 539 p.

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

Gray S.F., 1821. A Natural Arrangement of British Plants. V. 2. L.: Baldwin, Cradock, and Joy. 760 p.

Harley R.M., Atkins S., Budantsev A.L., Cantino P.D., Conn B.J., et al., 2004. *Labiatae* // The Families and Genera of Vascular Plants. V. 6 / Ed. Kadereit J.W. Berlin: Springer-Verlag. P. 167–275.

Huynh K., 1972. Le pollen et la systematique du genere *Sideritis* L. (Labiatae) // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 3 ser. № 45. Bot. 1. P. 1–28.

In Memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель, 2007. М.: ГЕОС. 348 с.

Mohl H., 1834. Ueber den Bau und die Formen der Polenkörner. Bern.: Chr. Fisher u. Comp. 130 p.

Müntzing A., 1928. Chromosome number, nuclear volume and pollen grain size in *Galeopsis* // Hereditas. V. 10. № 3. P. 241–260. https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1928.tb02473.x

Olmstead R., 2016. F synoptical classification of the Lamiaceae, version 2.6.2. http://depts.washington.edu/phylo/Classification.pdf

Pouzar Z., Slavíková Z., 2000. The problem of correct name for *Ladanum* (Lamiaceae) // Čas. Nár. Muz. Řada Přir. V. 169. № 1–4. P. 41–43.

Pozhidaev A.E., 1992. The origin of three- and sixcolpate pollen grains in the Lamiaceae // Grana. V. 31. P. 49–52.

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. № 3–4. P. 235–254. https://doi.org/10.1016/s0034-6667(99)00057-3

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

Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Le Tomas A., 1994. Glossary of Pollen and Spore Terminology. LPP Contributions Series № 1. Utrecht: LPP Foundation. 71 p.

Reichenbach L., 1830. Flora Germanica Excursoria. Lipsiae: Carolum Cnobloch. 878 p.

Slavíková Z., 1963. Bemerkungen zur taxonomie der gattung *Galeopsis* L. // Novit. Botan. Horti Bot. Univ. Carolinae Pragensis. P. 39–43.

Townsend C.C., 1972. Gen. *Galeopsis* L. // Flora Europaea. V. 3. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 145–147.

Walker J.W., Doyle J.A., 1975. The bases of angeosperms phylogeny: Palynology // Ann. Miss. Bot. Gard. V. 62. № 3. P. 664–723. https://doi.org/10.2307/2395271

Wunderlich R., 1967. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, des Samenentwicklung und des reifen Samens // Oesterr. Bot. Z. Bd. 114. № 4–5. S. 383–483.

Zhao F., Chen Y.P., Salmaki Y., Drew B.T., Wilson T.C. et al., 2021. An updated tribal classification of Lamiaceae based on plastome phylogenomics // BMC Biol. V. 19. № 2. https://doi.org/10.1186/s12915-020-00931-z

Zlesak D.C., 2009. Pollen diameter and guard cell length as predictors of ploidy in diverse *Rose* cultivars, species, and breeding lines // Floricult. Ornam. Biotechnol. V. 3. P. 53–70.

Structure of variability of palynomorphological features within the genus *Galeopsis* L. Hjl. (Lamiaceae) and beyond it in connection with the idea of divergent morphological evolution

A. E. Pozhidaev[a], * and N. V. Petrova[a], **

[a]*Komarov Botanical Institute RAS*
prof. Popova, 2, Saint-Petersburg, 197376 Russia
**e-mail: pae62@mail.ru*
***e-mail: NPetrova@binran.ru*

Using light and scanning electron microscopes, the individual and interspecies variability of palynomorphological features of 9 species of the genus *Galeopsis* L. Hjl. is studied. The typical form of pollen of all species is 3-furrowed, with two wide and one narrow mesocolpium and a doubly reticulated macro-lacunar microperforated sculpture. The genus is palynomorphologically of the same type (there are no significant differences between species) and uniform (typical forms predominate in the samples); subgenera do not differ in pollen morphology. For signs of the number and location of apertures, the alternation of the width of the mesocolpia, and the sculpture of the pollen surface, the range and structure of variability at the species and superspecies (genus, family) levels are described. Variability is absent at the level of typical forms of different species (where its occurrence can be explained by the mechanisms of inheritance, adaptation and divergence); but it is found at the individual level (with minimal genetic variability – the number and location of apertures, the width of the mesocolpia), or at the level of different genera (genetically incompatible – surface sculpture, the width of the mesocolpia). The observed individual variability (of different characters and taxonomic groups of different ranks) can be completely reduced to continuous transitively ordered (taxon- and meron-nonspecific and rank-independent) geometric series. The structure of variability of palynological features within the genus *Galeopsis* and beyond is considered from the point of view of the non-typological concept of morphological variety – as a system of parallelisms in which homological series cannot be separated from heterological ones (non-homological similarity), and typical forms from deviant ones.

EDN: DGDPHR
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 83, № 3, с. 170–182

УДК 593.714.2:591.112.3:573.7:573.22

ЭКСПРЕСС-ПЕРЕМЕЩЕНИЕ ЧАСТИЦ В СТОЛОНЕ КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

© 2022 г. В. С. Дементьев[1], Н. Н. Марфенин[1, *]

[1]*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных*
Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия
**E-mail: marf47@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.02.2022 г.
После доработки 03.03.2022 г.
Принята к публикации 12.03.2022 г.

Исследование выполнено по программе изучения механизмов самоуправления нецентрализованных биологических систем. Модельный объект – колониальный гидроид *Dynamena pumila* (L., 1758) – представитель модульных децентрализованных организмов. Распределительная система пульсаторно-реверсивного типа основана на пульсациях множества гидрантов и участков общего тела колонии – ценосарка. Их взаимодействие лежит в основе формирования время от времени протяженных течений жидкости (гидроплазмы), заполняющей внутреннюю трубковидную полость колониального организма. Особенность данной распределительной системы в том, что отдельных пульсаций недостаточно для перемещения частиц на значительное расстояние. Взаимодействие пульсаторов интерпретируется в научной литературе по-разному и поэтому нуждается в углубленном изучении. Это ключевой пункт любой концепции саморегуляции нецентрализованной системы. На колониальных гидроидах задача сводится к сравнению перемещения частиц в прямолинейном столоне двумя методами: макро- и микрорегистрацией. При макрорегистрации определяется время переноса частиц пищи к верхушке столона на максимально возможное расстояние от удаленного побега с гидрантами без учета отдельных пульсаций. При микрорегистрации учитываются пульсации с помощью цейтраферной микровидеосъемки, регистрирующей сжатия тела и локальное перемещение гидроплазмы. Нами впервые установлены протяженность и продолжительность перемещения не всего потока, а отдельных частиц в полости столона колонии *D. pumila*. Большинство частиц перемещались на расстояние одного-двух модулей столона, т.е. в среднем на 6–7 мм, что недостаточно для транспорта через всю колонию. Однако 18% из общего числа зарегистрированных частиц проходили безостановочно за 1–2 мин расстояние 23 мм – дистанцию от материнского побега, от которого выросла колония, до верхушки роста столона. Этот факт подтверждает гипотезу нецентрализованного согласования, в результате которого побеги, поочередно принимая в себя часть потока и сжимаясь после этого, принимают участие в однонаправленном перемещении гидроплазмы. Однако согласование пульсаторов неполное и непостоянное, что характерно для нецентрализованной саморегуляции. Всего прослежены траектории 372 частиц. Установленное соотношение траекторий по протяженности позволяет определить меры эффективности и хаотичности функционирования нецентрализованной распределительной системы пульсаторно-реверсивного типа.

DOI: 10.31857/S0044459622030046

Статья посвящена изучению механизмов функционирования нецентрализованных систем, в которых нет органов управления, а все части одинаковы по воздействию друг на друга. К таким системам относятся популяции, биоценозы, все модульные организмы и ткани многоклеточных организмов. Вероятно, и социумы в значительной мере подчиняются закономерностям нецентрализованной саморегуляции, хотя в них может быть значителен и фактор управления. Основная загадка нецентрализованных систем – это способ поддержания их целостности, интегрированности. Среди всех перечисленных объектов модульные организмы, пожалуй, наиболее интересны с позиции механизмов саморегуляции без участия управляющих органов. К ним относятся все растения, грибы, колониальные беспозвоночные, но не на всех этих объектах просто исследовать организменную интеграцию.

Колониальные гидроиды особо удобны для изучения нецентрализованных систем. Они просто устроены и состоят из множества равнозначных частей: зооидов, побегов, на которых они

расположены, и столонов, от которых отходят побеги. Тело двухслойное и полупрозрачное, трубковидное, образует совмещенную пищеварительную и распределительную системы органов. Массивных органов нет. Нервная система развита настолько слабо, что в ней нет даже ганглиев. Других систем органов нет, кроме репродуктивной. Единственная разветвленная трубковидная полость трубчатого тела (ценосарка) объединяет все зооиды в единое целое и является основой интеграции. Все участки тела колониального гидроида пульсируют, сжимаясь и медленно расширяясь несколько раз в час, создавая внутри ценосарка течения заполняющей его жидкости (гидроплазмы).

По сути, такой модульный организм представлен совокупностью пульсаторов, перемещающих жидкость в общей трубчатой разветвленной полости колониального организма. Интеграция столь необычного организма выражается в перемещении полупереваренной пищи из мест поступления в организм к зонам роста. Особый интерес вызывает способность столь несовершенного организма транспортировать пищевые частицы в удаленные от зооидов зоны роста – к верхушкам столонов. Учитывая “маломощность” отдельных пульсаторов, их множественность и несогласованность, а также протяженность пути доставки пищи и разветвленность ценосарка, сложно было представить, как возможна интеграция колониального организма.

Способ и дальность перемещения частиц пищи в колониальных гидроидах до сих пор вызывают споры (Бурыкин, 2010; Marfenin, Dementyev, 2017; Марфенин, Дементьев, 2019). У гидроидов гидроплазма (жидкость, заполняющая полость тела) приводится в движение множеством самостоятельных пульсаторов. У колониальных гидроидов нет главного пульсатора – сердца, а распределительная система разветвлена, причем ветви не замыкаются друг на друга, а заканчиваются слепо верхушками роста. Под микроскопом видно, что частицы движутся попеременно то в одну сторону, то в противоположную (Hale, 1960; Fulton, 1963; Карлсен, Марфенин, 1976, 1984). Создается впечатление, что перемещение пищи по колонии на значительные расстояния невозможно. Как тогда зоны роста, удаленные от мест получения пищи, могут быть обеспечены питательными веществами?

Благодаря подробным исследованиям функционирования распределительной системы (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019, 2020) удалось установить, что протяженные гидроплазматические течения (ГПТ) образуются из цепочек коротких локальных токов. Однако оставался не до конца ясным вопрос о возможности непрерывного перемещения частиц в гидроплазме на дальние расстояния, сопоставимые с длиной основного столона, объединяющего весь колониальный организм. Косвенные данные позволяли предполагать, что такие перемещения возможны. Имелись и отдельные непосредственные наблюдения за частицами (Rees et al., 1970). Однако до сих пор не было специальных исследований, которые показали бы, насколько характерен безостановочный перенос частиц от одного конца колониального организма до противоположного.

Целью работы является определение дальности и траекторий движения взвешенных в гидроплазме частиц у модельного вида гидроидов *Dynamena pumila* (L., 1758), что необходимо не только для понимания механизма распределения пищи по колониальному организму, но и значительно шире – для определения интеграционных возможностей нецентрализованной биологической системы как таковой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, расположенной в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря.

Объект исследования – гидроид *Dynamena pumila* (Sertulariidae, Leptothecata, Hydrozoa) – модельный вид, неоднократно использовавшийся ранее в различных экспериментальных исследованиях роста, морфогенеза и образа жизни. Обитает в зоне легкой доступности на границе литорали и сублиторали. Питается мелким зоопланктоном, особенно личинками беспозвоночных. С одного таллома фукуса собирали побеги *D. pumila* с растущими верхушками, хорошо различимыми по светлой окраске. В лаборатории побеги прикрепляли на предметные стекла, которые помещали в десятилитровые аквариумы с естественной морской водой и активной аэрацией. Воду в аквариумах обновляли два раза в неделю. Ежедневно кормили в течение 1 ч свежевылупившимися науплиями *Artemia salina* (L., 1758). Температура поддерживалась автоматически в пределах 15 ± 1°C. Подробнее методика культивирования описана ранее (Марфенин, Дементьев, 2018а, б; Dementyev, Marfenin, 2021).

Дальность перемещения частиц по столону определяли визуально, просматривая под микроскопом предметные стекла с колониями при увеличении ×100 на просвет и нанося на схему колонии (рис. 1) посегментно (последовательно по модулям столона) траекторию движения частиц в виде стрелочек. Эта процедура регистрации перемещения частиц в дальнейшем называется визуальным сканированием.

Таблица 1. Размер колонии, время последнего кормления и количество частиц, траектория движения которых была отслежена

№ колонии	Общая длина столона, мм	Дата	Последнее кормление	Количество зарегистрированных частиц
1–4 (2015)	23.4	11 июля 2015 г.	Непосредственно перед сканированием	41
		13 июля 2015 г.	За сутки до съемки	43
		15 июля 2015 г.	За 4 часа до съемки	34
		18 июля 2015 г.	За сутки до съемки	40
2–8 (2015)	21.7	14 июля 2015 г.	За 3 суток до съемки	45
		16 июля 2015 г.	За 20 часов до съемки	33
		22 июля 2015 г.	За сутки до съемки	25
		23 июля 2015 г.	За 2 суток до съемки	18
10–8 (2015)	13.8	17 июля 2015 г.	За 2 суток до съемки	28
		18 июля 2015 г.	За 15 часов до съемки	40
		19 июля 2015 г.	За 2 суток до съемки	25

Длина стрелочки соответствует пройденному пути частицей.

Сплошная стрелка маркирует направление (+)ГПТ к верхушке роста столона, пунктирная – обратное направление (–)ГПТ от верхушки столона. Протяженные ГПТ к верхушке столона называются *магистральными*, а от верхушки столона к материнскому побегу – *компенсаторными*. Кроме них могут наблюдаться и локальные короткие ГПТ. Обозначения (+)ГПТ и (–)ГПТ относятся ко всем течениям гидроплазмы: как локальным, так и протяженным.

Если частицы переставали двигаться направленно и начинали вращаться на месте, то подобное состояние мы обозначали символом “σ”.

Также указывали время начала и окончания движения для определения длительности пути. Мы не стали выдерживать постоянной шаг регистрации: начальное время зависело от того, когда обнаруживались четко различимые частицы, за движением которых можно было следить.

Перемещающимися частицами, чьи траектории мы исследовали, могли быть любые визуально отличающиеся от окружения структуры, за которыми можно было следить, не теряя их из виду. Сюда относились:

• частицы неправильной угловатой формы (заметные на фоне остальных округлых частиц);

• скопления частиц, где последние сохраняли постоянное расположение друг относительно друга, например, две мелкие, одна крупная и еще одна мелкая. Такие конгломераты не перемешиваются по ходу движения, благодаря чему можно отследить полную траекторию движения по столону;

• аномально пигментированные частицы (например, очень черные или рыжие).

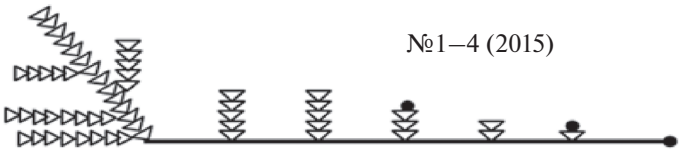
Наблюдения проведены на трех колониях: № 1–4 (2015), № 2–8 (2015), № 10–8 (2015). Регистрацию дальности в каждой из них проводили неоднократно с перерывом в несколько дней. Колонии № 1–4 (2015) и № 2–8 (2015) активно росли: новые модули столона и побегов у них продолжали формироваться в течение всего периода исследований: 11–18 июля для № 1–4 (2015) и 14–23 июля для № 2–8 (2015). Третью колонию № 10–8 (2015) исследовали в течение трех дней (17–19 июля), однако за это время рост столона и побегов не происходил. Суммарно были зарегистрированы траектории движения 372 частиц (табл. 1).

Результаты регистрации траектории движения частиц в одной колонии в течение одного дня заносили в отдельный бланк учета.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для трех колоний суммарно было составлено одиннадцать бланков учета траектории движения частиц. Вначале рассмотрим один бланк в качестве примера учета перемещения частиц в столоне колонии, а затем перейдем к обобщенным данным по всем полученным результатам.

18 июля 2015 г. была проведена регистрация перемещения частиц в колонии № 1–4 (2015) (рис. 1), столон которой состоял из шести модулей: пяти сформированных и одного растущего (так называемого нулевого). Колония последний раз получила пищу за сутки до регистрации движения частиц. За время наблюдения мы зарегистрировали 40 траекторий частиц, направленных примерно поровну к верхушке столона (+)ГПТ и



№1–4 (2015)

Модуль столона							T_1–T_2, часы	Дальность пути частиц (в модулях столона)
№ модуля	5	4	3	2	1	0		
Длина модуля, мм	4.5	3.7	4.2	5	4	2		
1	←	←	←	←	←	←	0:02	–6
2					→	σ	0:00	2
3	→	→	→	→	→		0:02	5
4				←	←		0:00	–2
5	←						0:00	–1
6				→	σ		0:01	2
7	←	←	←	←	←		0:02	–5
8					→		0:00	1
9	σ	←	←	←			0:01	–4
10	→	→	→				0:02	3
11	→	→	→	→	→		0:01	5
12	←	←	←	←			0:02	–4
13	←	←					0:00	–2
14			→	σ			0:00	2
15	←	←	←	←	←		0:02	–4
16			→	→	σ		0:01	3
17	←	←					0:00	–2
18			→	→	→		0:02	3
19				→	σ		0:02	1
20	→	→	→	→	→		0:02	5
21	←						0:00	–1
22		→	→	→	→		0:01	4
23		σ	←	←	←		0:00	–4
24	←	←					0:00	–2
25					→	σ	0:00	1
26	←						0:00	–1
27		→	→	→	σ		0:00	3
28	→	→	→	→			0:01	4
29				←	←	←	0:01	–3
30	σ	←					0:01	–2
31					→	→	0:01	2
32	→	→					0:01	2
33		σ	←				0:01	–2
34		→	→	σ			0:01	3
35	←						0:00	–1
36		σ	←	←	←	←	0:01	–5
37	→	→	→	→			0:02	4
38	←						0:01	–1
39				→	σ		0:02	2
40				→	σ		0:01	2

Рис. 1. Траектории движения взвешенных в гидроплазме частиц в колонии *D. pumila* № 1–4 (2015). В левом столбце порядковый номер наблюдения; в крайнем правом – количество пройденных модулей столона (знак "–" означает движение частицы от верхушки столона); во втором справа столбце – время, за которое частица проделала весь путь; сплошные и пунктирные стрелки – направление движения и модули столона, через которые частица прошла; сплошные стрелки – по направлению к верхушке столона, пунктирные – в обратном направлении; σ – отсутствие поступательного движения.

от нее (–)ГПТ. Частицы проходили дистанции длиной от одного до шести модулей, их время в пути иногда составляло менее минуты (0:00), иногда до 2 мин (0:02). Некоторые частицы переходили от ламинарного направленного движения к турбулентному, начиная вращаться на месте (например, наблюдения 2, 6, 9, 14, 16, 19 и т.п.). Другие заходили из столона в побеги, где пропадали из виду (наблюдения 1, 3, 4, 5, 7, 8 и т.п.). В продолжающем расти нулевом модуле столона направленно двигавшиеся частицы были обнаружены всего в пяти случаях из сорока (наблюдения 1, 2, 29, 31, 36).

В других бланках учета картина была сходной. Рассмотрим совокупные характеристики их траекторий.

Больше всего было зарегистрировано траекторий длиной в два модуля столона, как в направлении верхушки столона, так и в обратном (табл. 2, рис. 2). На втором месте по численности находятся траектории длиной в один модуль столона, реже – протяженностью в три модуля. Длинные траектории (четыре модуля и более) также встречались, хотя и в меньшем количестве. Тем не менее таких протяженных пробегов частиц среди магистральных ГПТ (направленных к верхушке столона) было 18%, а среди компенсаторных ГПТ (от верхушки столона) – 11%.

По длительности пробега в обоих направлениях: к верхушке столона и от нее – преобладали краткосрочные перемещения длительностью менее 1 мин (37%), 1 мин (41%) и 2 мин (19%). В совокупности они составляли 97% всех наблюдений (табл. 3, рис. 2). При этом быстрые перемещения были характерны как для частиц, проходивших короткие дистанции (один–два модуля столона), так и длинные, которые проходили всю дистанцию от материнского побега до дистального модуля столона с верхушкой роста всего за 1–2 мин (табл. 4).

В среднем между очередными протяженными (четыре и более модулей) перемещениями частиц было зарегистрировано 6 ± 4 коротких перемещений (табл. 5). Колония № 10–8 (2015) была небольшой: три модуля столона. Поэтому редкие перемещения частиц более чем на три модуля

Таблица 2. Дальность перемещения распознаваемых частиц в столоне при совместном учете всех исследованных колоний *D. pumila*, ранжированная по числу модулей столона и по направлению

Число модулей столона, пройденных частицей	Число частиц с данной траекторией	Доля от общего числа, %
К верхушке столона, (+)ГПТ		
Менее одного	15	8
Один	47	25
Два	63	33
Три	32	17
Четыре	20	11
Пять	13	7
Шесть	0	0
Сумма	190	100
От верхушки столона, (–)ГПТ		
(–) один	48	26
(–) два	78	43
(–) три	36	20
(–) четыре	15	8
(–) пять	4	2
(–) шесть	1	1
Сумма	182	100

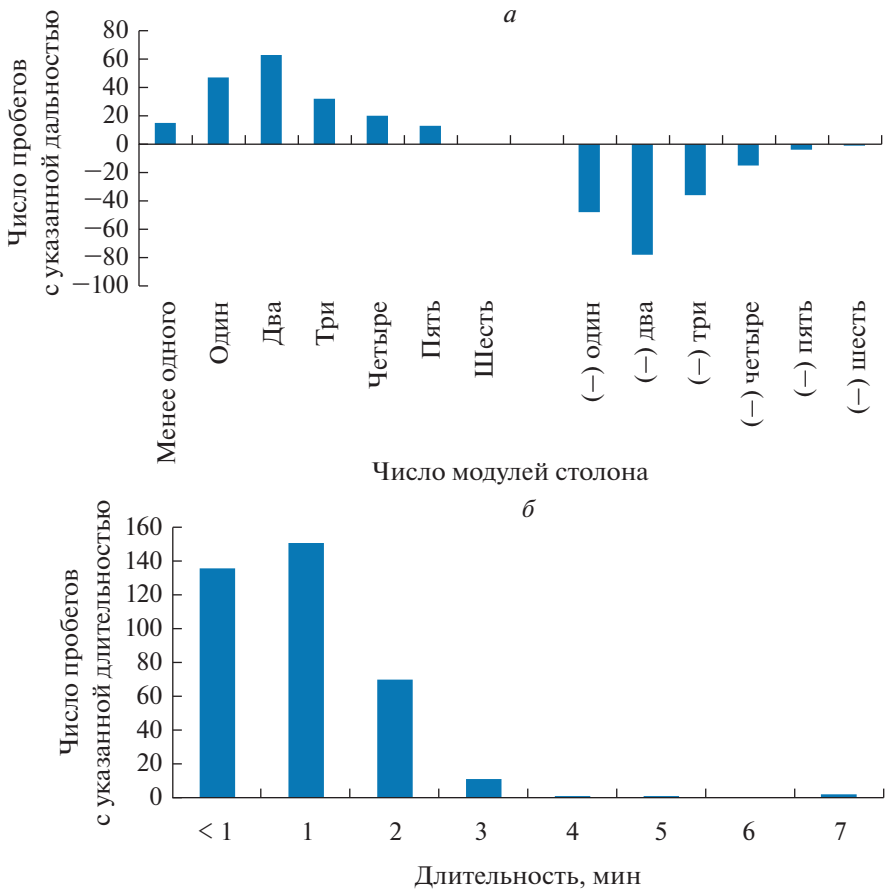


Рис. 2. Вариационные ряды дальности перемещения (*а*) и длительности пробегов (*б*) распознаваемой частицы в гидроплазме по столону всех исследованных колоний *D. pumila*.

означают их заход в короткий дистальный участок столона (длиной всего 0.8 мм) с верхушкой роста.

Значительных различий в протяженности и продолжительности перемещения частиц к верхушке столона и от нее в сторону материнского побега не обнаружено (табл. 2, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Хотя сами гидроиды не имеют прикладного значения, они, тем не менее, уже более века используются в качестве натурных моделей для фундаментальных исследований. Проведенная регистрация траекторий перемещения частиц в полости столона уникальна и представляет инте-

Таблица 3. Длительность пробега частиц по столону всех исследованных колоний *D. pumila* совместно, ранжированная поминутно

Длительность пробега частицы, мин	Число пробегов с указанной длительностью	Доля от общего числа, %
<1	136	36.6
1	151	40.6
2	70	18.8
3	11	3
4	1	0.3
5	1	0.3
6	0	0
7	2	0.5
Сумма	372	100

Таблица 4. Длительность протяженного (три модуля и более) пробега частиц по столону всех исследованных колоний *D. pumila*

К верхушке столона, (+)ГПТ			От верхушки столона, (–)ГПТ		
длительность пробега частицы, мин	число пробегов с указанной длительностью	доля от общего числа, %	длительность пробега частицы, мин	число пробегов с указанной длительностью	доля от общего числа, %
<1	5	7.7	<1	3	5.4
1	33	50.8	1	28	50
2	23	35.4	2	20	35.7
3	3	4.6	3	5	8.9
4	0	0	4	0	0
5	0	0	5	0	0
6	0	0	6	0	0
7	1	1.5	7	0	0
Сумма	65	100	Сумма	56	100

рес для понимания принципов функционирования распределительной системы гидроидов, как примера нецентрализованной биологической системы.

О протяженности гидроплазматических течений (ГПТ) у колониальных гидроидов обычно получают представление косвенно несколькими способами.

Проще всего провести непосредственные наблюдения перемещения гидроплазмы под микроскопом. По перемещению взвешенных в ней частиц можно судить о направлении ГПТ, скорости течений и их постоянстве. Однако таким способом нельзя выяснить, как далеко перемещаются отдельные частицы, которые могут поступать из разных побегов, создавая впечатление непрерывного переноса пищи от одного конца колонии к другому.

На самом деле точные данные, полученные на основе цейтраферной микровидеосъемки, дают основание утверждать, что регистрируемые ГПТ непротяженны (Дементьев, Марфенин, 2018, 2019, 2021), и частицы переносятся не более чем на расстояние двух–трех модулей столона.

Третий способ связан с использованием изотопных меток, когда по меченным изотопами частицам можно судить о времени смещения местоположения метки. Этот метод неоднократно применяли при изучении обмена веществ у морских беспозвоночных (Fretter, 1953) и несколько раз при изучении транспорта пищи у разных стрекающих. Оказалось, что миграция изотопных меток может происходить за короткое время (около получаса) на значительное расстояние – на противоположный конец колонии (Rees et al., 1970). Как это происходит, оставалось неясно. Учитывая, что частицы в гастроваскулярной полости у гидроидов с пульсаторно-реверсивной распределительной системой движутся не поступательно, а колебательно, трудно было представить механизм быстрого переноса пищи на дальние расстояния, соразмерные с размерами колониального организма.

Тот же результат можно получить без авторадиографии – всего лишь наблюдая за положением в колонии естественно окрашенных частиц пищи, например, рачка *Artemia*. Оказалось, что пища за несколько часов, а может быть и быстрее, переносится через всю колонию (Dudgeon, Buss, 1996; Dudgeon et al., 1999). Аналогичные результаты были получены при скармливании гидрантам искусственных флюоресцирующих пищевых частиц (Buss et al., 2015). Также есть краткое описание использования программного обеспечения для определения смещения клеток в полости столона за единицу времени по материалам видеосъемки (Harmata et al., 2013).

Наконец, скорость ГПТ теоретически можно было бы определять лазерной доплеровской анемометрией (Briers, 2007), как и при измерении кровотока в сосудах, но этот метод до сих пор слишком громоздкий относительно миниатюрных гидроидов, требовательных к условиям содержания. Поэтому в исследованиях распределительной системы гидроидов он не нашел применения.

Учитывая изложенные особенности и трудности изучения протяженности переноса пищи у колониальных гидроидов, приходится признать, что до сих пор актуален самый простой метод не-

Таблица 5. Последовательность смены протяженности траекторий частиц в каждой из исследованных колоний, представленных совместно

№ колонии	Номера бланков регистрации										
	1–4 (2015)				2–8 (2015)				10–8 (2015)		
дата	11 июля 2015 г.	13 июля 2015 г.	15 июля 2015 г.	18 июля 2015 г.	14 июля 2015 г.	16 июля 2015 г.	22 июля 2015 г.	23 июля 2015 г.	17 июля 2015 г.	18 июля 2015 г.	19 июля 2015 г.
1	1	–4	–1	–6	–3	3	5	–1	–2	2	–1
2	–4	3	2	2	–4	–3	–2	–2	–2	1	–2
3	4	–1	–3	5	1	2	–3	2	1	–1	1
4	–2	0	–2	–2	–2	–1	–2	–2	–1	–3	–1
5	1	–2	–1	–1	2	2	2	3	–4	3	1
6	3	3	1	2	2	3	–3	–2	1	2	3
7	3	2	1	–5	–3	–3	5	1	–1	–2	2
8	–3	–3	5	1	–2	–3	–3	5	1	3	–3
9	2	0	3	–4	–2	–2	–2	–2	1	–3	1
10	5	1	–2	3	–2	1	1	–3	–4	–1	–2
11	–2	–2	0	5	4	1	–1	4	2	2	–3
12	2	2	–2	–4	2	3	1	1	3	–2	2
13	5	2	1	–2	–2	–2	3	–2	3	3	–1
14	–1	–2	–2	2	–2	–2	–2	4	1	3	2
15	–3	3	2	–5	2	–2	2	–2	–1	2	–3
16	–1	2	4	3	–3	1	–2	–2	1	1	2
17	2	0	–4	–2	3	4	–3	4	–3	1	–1
18	3	–3	–2	3	4	–2	2	–2	4	–3	–3
19	–2	0	1	1	–3	–3	1		–2	0	4
20	2	5	1	5	1	–1	–3		–2	2	–2
21	–1	–4	–1	–1	–1	2	–1		2	0	–3
22	–2	–2	–2	4	–2	–1	1		3	–1	2
23	5	0	2	–4	2	4	–2		–4	1	2
24	–2	2	4	–2	–2	–2	4		1	2	–3
25	–1	–1	0	1	3	–1	–3		2	2	3
26	5	4	–4	–1	1	2			–2	2	
27	–1	4	–2	3	–4	–2			–1	–1	
28	–2	–3	1	4	2	3			–1	–1	
29	2	–1	–2	–3	–2	–3				2	
30	–3	0	2	–2	–2	–2				–2	
31	2	–2	–1	2	0	–2				–2	
32	4	0	–2	2	–1	1				–2	
33	–4	2	0	–2	–2	1				1	
34	–1	–1	1	3	3					–1	
35	2	0		–1	–2					–3	
36	3	2		–5	–2					–2	
37	–1	–3		4	3					1	
38	1	–4		–1	–1					1	
39	–5	0		2	–2					–1	
40	2	2		2	1					1	
41	5	2			2						
42		4			–1						
43		–2			2						
44					–1						
45					2						

Примечание. Серая заливка – протяженность длинных траекторий (четыре–шесть модулей столона).

посредственного отслеживания движения конкретных частиц. К сожалению, никто раньше планомерно не использовал этот метод, ограничиваясь единичными наблюдениями.

Выяснилось, что прослеженные визуально отдельные частицы либо их скопления могли преодолевать безостановочно предельно большие расстояния (с учетом размеров используемых нами колоний). В нашем случае это расстояние покрывало пять модулей столона. При средней длине модуля столона *D. pumila* в 3 мм (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019) это соответствует дистанции в 15 мм. В исследованных нами колониях расстояния между побегами были больше, и частицы непрерывно проходили до 23 мм – колония № 1–4 (2015).

Величина просвета столона составляет в среднем 0.1 мм, т.е. частицы преодолевают расстояние в 230 раз больше того места, в котором они исходно находились. Если сравнить с размерами самих частиц, то пройденное расстояние в 1–2 тыс. раз больше, чем они сами.

Установлена продолжительность таких единичных актов перемещения частиц. В подавляющем большинстве случаев частицы проходят через весь столон за 1–2 мин, а иногда и менее чем за минуту. Ранее, путем непосредственного визуального отслеживания перемещения отдельных частиц по столону, было показано, что средняя скорость ГПТ в столонах *D. pumila* равна 200 мкм/с, а максимальная – 800 мкм/с (Карлсен, Марфенин, 1984). При таких скоростях за 1 мин частицы могут пройти внутри ценосаркальной трубки от 12 до 48 мм. Менее чем за 1 мин фронт ГПТ может распространиться на расстояние, равное длине, по меньшей мере, трех модулей, т.е. в среднем на 8–9 мм. В таком случае скорость фронта ГПТ превышает 150 мкм/с (Марфенин, Дементьев, 2019). Столь высокие скорости позволяют чрезвычайно быстро распределять пищу по колониальному организму и кажутся удивительными для прикрепленного малоподвижного гидроида.

Следовательно, транспорт пищевых частиц в этих колониях максимально эффективен, если частицы за один акт перемещения в одну сторону могли быстро проходить расстояние от материнского побега до верхушки роста столона. Полученный нами результат противоречит достоверным данным о протяженности локальных ГПТ, полученным нами же ранее методом стационарной цейтраферной микровидеосъемки перемещения частиц в выбранном для этого участке ценосарка (Марфенин, Дементьев, 2017). Согласно этим данным, протяженность даже мощных ГПТ не превышает двух модулей столона, т.е. не более 7 мм. Как сочетается одно с другим?

На самом деле загадка была уже давно решена в виде гипотетической модели “рокировки объемов гидроплазмы” (Марфенин, 1985). Суть модели в том, что при движении в трубковидной полости столона столб жидкости (гидроплазмы) частично заходит в ближайший побег, а частично проходит дальше. Ближайший побег реагирует сжатием на расширение своей полости из-за притока гидроплазмы (рис. 3). Выходящая из него порция гидроплазмы оказывается сзади столба гидроплазмы, движущегося в столоне. Получается, что головная порция столба в результате захода в побег и затем выхода из него оказывается в хвосте того же столба гидроплазмы, т.е. происходит “рокировка”. Очередной побег начинает выполнять роль двигателя, выталкивая часть гидроплазмы из себя. Поочередное участие побегов в продвижении гидроплазмы в столоне может теоретически обеспечить транспортировку частиц на неограниченное расстояние.

Однако работа этого механизма не столь упорядочена. Передняя порция столба гидроплазмы может не зайти в очередной побег, если его ценосарк сопротивляется расширению, а это происходит в тех случаях, когда ценосарк недавно сжимался, и требуется некоторое время на его релаксацию. Возможно, при получении порции гидроплазмы ценосарк побега не сразу сжимается, а со значительной задержкой. Или же в момент прохождения столба жидкости под побегом этот побег сам начинает выдавливать избыточную гидроплазму, накопившуюся в нем – например, после переваривания пищи.

Все это вносит значительные искажения в теоретически простую и четкую модель транспортировки пищи по колонии. Получается, что модель работает плохо, неупорядоченно, хаотично. Об этом писал Ю.Б. Бурыкин (2010, 2013, 2015). Признав “эстафетный” механизм перемещения частиц от одного побега к следующему, он все же настаивал на том, что подобная распределительная система не способна интегрировать колониальный организм, т.е. неэффективна. На наш взгляд, он переоценил неупорядоченность функционирования нецентрализованного организма (Марфенин, 2016).

Понять, насколько транспорт пищевых частиц не случаен и эффективен, помогают проведенные нами наблюдения. Из обобщенных данных по всем колониям следует, что подавляющее большинство траекторий частиц короткие – один–два модуля столона (табл. 2, рис. 2). Более протяженных траекторий от материнского побега к верхушке столона немного (всего 18%), но они есть, причем довольно быстрые. Частицы преодолевают всю длину столона за 1–2 мин (табл. 4). Следовательно, отдельные ГПТ, переносящие частицы, проходят безостановочно расстояние, в 2–3 раза превышающее возможности локального течения. Этот факт прямо подтверждает гипотезу

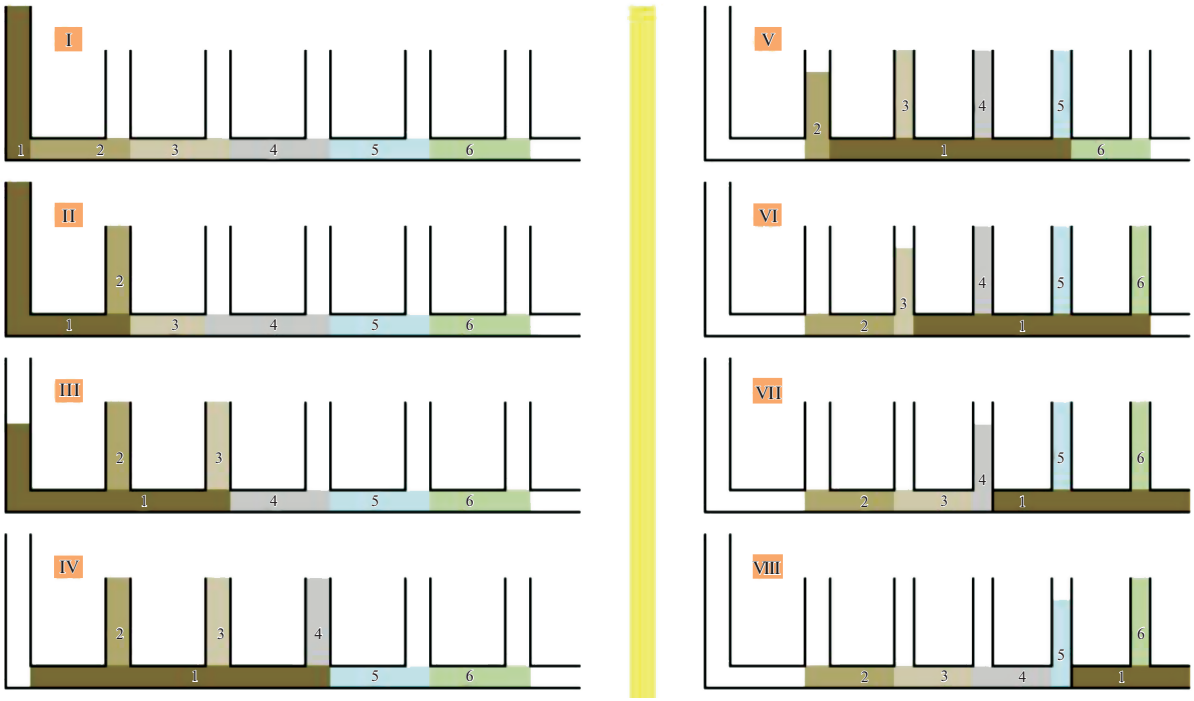


Рис. 3. Схема “рокировки объемов гидроплазмы” по ходу продвижения порции частиц (№ 1 – выделено темным) в столоне колониального гидроида. Обозначения: римскими цифрами – последовательные этапы продвижения порции частиц; арабскими цифрами – условное обозначение положения порций гидроплазмы. На этапе I все порции гидроплазмы в последовательном порядке от 1 до 6. На этапе VIII – в порядке 2–3–4–5–1–6.

о механизме “рокировки” порций гидроплазмы в ГПТ. Принципиально важно, что для осуществления такого транспорта частицам вовсе не обязательно заходить в промежуточные побеги, как утверждал Ю.Б. Бурыкин (2013).

Опубликованные нами данные (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019) о ежеминутном мониторинге направления перемещения гидроплазмы в колониях *D. pumila* позволили определить одномоментную протяженность ГПТ и обнаружить, что не только передний конец ГПТ продвигается вперед, но и задний его конец также смещается. Это означает, что протяженное ГПТ существует не только за счет сжатия пульсаторов в породившем его материнском побеге, но и за счет пульсаций ценосарка промежуточных побегов. Возможно два объяснения этого процесса:

1) протяженное ГПТ генерируется исключительно одним побегом, который лишь иногда порождает очень длинное ГПТ, а в большинстве случаев – короткие;

2) протяженное ГПТ генерируется не одним, а множеством побегов, пульсации ценосарка которых в какой-то из циклов способствуют безостановочному прохождению порции гидроплазмы на значительное расстояние.

Подтверждение получает вторая гипотеза. Поскольку в распределительной системе колониальных гидроидов пульсаторы в значительной мере самостоятельны, их взаимодействие слабо упорядочено. Вся система нецентрализованная – без главного пульсатора (сердца) и без нервной регуляции. Поэтому часто она работает как будто хаотично, но протяженные ГПТ, тем не менее, возникают, причем регулярно и с определенным ритмом (Марфенин, Дементьев, 2020).

Следовательно, рассмотренная нами распределительная система пульсаторно-реверсивного типа функционирует достаточно эффективно, несмотря на отсутствие управляющей инфраструктуры. Она обеспечивает время от времени транспортировку частиц в полости колониального гидроида безостановочно от одного конца разветвленного организма к противоположному. Так пища из зоны питания с наиболее крупными побегами и множеством гидрантов поступает быстро к зоне роста, где гидрантов меньше. Продолжительность протяженной транспортировки не превышает двух минут. Для обеспечения зон роста питательными веществами достаточно нерегулярной доставки частиц по столону, тем более экспресс-доставки, что важно при распределении пищи по телу разветвленного колониального организма, поскольку она усваивается клетками гастродермы в течение двух–трех часов (Dudgeon, Buss, 1996; Dudgeon et al., 1999).

Таким образом, распределительная система пульсаторно-реверсивного типа способна далеко и быстро перемещать частицы пищи по столону колонии *D. pumila*.

Очевидно, что архитектоника колониального организма предопределяет возможность и эффективность дальнего переноса пищи. От размеров пульсаторов (гидрантов, терминальных участков побегов и столонов), а также от диаметра трубки ценосарка и расстояния между побегами зависит протяженность траектории, которую может преодолеть порция гидроплазмы за один акт сжатия пульсаторов. Весьма вероятно, что свойственное многим видам колониальных гидроидов из отряда Leptothecata определенное расстояние между побегами имеет ограничивающее функциональное значение. Благодаря небольшим дистанциям между побегами возможен механизм “рокировки” порций гидроплазмы, за счет которого частицы пищи могут безостановочно проходить значительные расстояния от зон потребления пищи к зонам роста, т.е. экспресс-транспорт.

Механизм нецентрализованного взаимодействия пульсаторов еще не вполне ясен. Однако мы уже знаем, что ведущую роль играют пульсации ценосарка ствола побега, а не гидрантов, что кормление активизирует распределительную функцию, а протяженный транспорт гидроплазмы возможен и при голодании гидроида (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019, 2020).

Исследование колониальных гидроидов позволяет постепенно разбираться в фундаментальных особенностях функционирования нецентрализованных биологических систем, широко представленных в природе и до сих пор слабо изученных.

ВЫВОДЫ

1. Больше всего траекторий длиной один–два модуля столона как в направлении верхушки столона, так и в обратном.

2. Протяженные траектории частиц (четыре модуля столона и более) составляют 18% от общего числа наблюдений к верхушке столона (магистральные течения) и 11% от нее (компенсаторные течения). Протяженные перемещения частиц происходят с нестрогой периодичностью.

3. Преобладали краткосрочные перемещения длительностью менее 1 мин (37%), 1 мин (41%) и 2 мин (19%). В совокупности они образуют абсолютное большинство всех наблюдений.

4. Не обнаружено различий в протяженности и продолжительности перемещения частиц к верхушке столона (магистральные течения) и от нее (компенсаторные течения).

5. Полученные результаты подтверждают гипотезу последовательного участия побегов в перемещении гидроплазмы, т.е. возможности хотя бы временного согласования пульсаторов, достаточного для обеспечения экспресс-доставки пищи из зон кормления в зоны роста.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Беломорскую биологическую станцию Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова за благоприятные условия проведения многолетних полевых и экспериментальных лабораторных исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование частично выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300118-0 и поддержано грантом Российского научного фонда № 22-24-00209.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурыкин Ю.Б., 2010. Основы функционирования распределительной системы колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 41. № 4. С. 300–311.

Бурыкин Ю.Б., 2013. Эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 44. № 2. С. 115–125.

Бурыкин Ю.Б., 2015. Функционирование распределительной системы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. Вып. 3. С. 44–48.

Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 376–392. https://doi.org/10.1134/S0044459618050044

Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2019. Воздействие температуры на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 1. С. 22–42. https://doi.org/10.1134/S0044459619010032

Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2021. Эффективность распределительной системы гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) при различных абиотических воздействиях // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 5.

С. 323–336.
https://doi.org/10.31857/S0044459621050031

Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1976. Упорядоченность перемещения гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L.) (Thecaphora, Sertulariidae) // Журн. общ. биологии. Т. 37. № 6. С. 917–923.

Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1984. Перемещение гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dynamena pumila* (L.) и некоторых других видов гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 45. № 5. С. 670–680.

Марфенин Н.Н., 1985. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 153–164.

Марфенин Н.Н., 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. Т. 8. № 3. С. 315–337.

Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 4. С. 3–20.

Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018а. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 85–96.

Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветах // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 97–107.

Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2019. К вопросу о протяженности гидроплазматических течений у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 5. С. 348–363.
https://doi.org/10.1134/S0044459619050051

Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2020. Побеги как генераторы гидроплазматических течений в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 6. С. 421–443.
https://doi.org/10.31857/S0044459620060032

Briers D.J., 2007. Laser speckle contrast imaging for measuring blood flow // Optica Applicata. V. 37. P. 328–332.

Buss L.W., Anderson C.P., Perry E.K., Buss E.D., Bolton E.W., 2015. Nutrient distribution and absorption in the colonial hydroid *Podocoryna carnea* is sequentially diffusive and directional // PLoS One. V. 10. № 9.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136814

Dementyev V.S., Marfenin N.N., 2021. Effect of air exposure on the growth and distribution system in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) // Invert. Zool. V. 18. № 2. P. 69–79.
https://doi.org/10.15298/invertzool.18.2.01

Dudgeon S.R., Buss L.W., 1996. Growing with the flow: on the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia* // Am. Nat. V. 147. № 5. P. 667–691.

Dudgeon S.R., Wagner A., Vaisnys J.R., Buss J.W., 1999. Dynamics of gastrovascular circulation in the hydrozoan *Podocoryne carnea*: the one-polyp case // Biol. Bull. V. 196. P. 1–17.

Fretter V., 1953. Experiments with radioactive strontium (^{90}Sr) on certain molluscs and polychaetes // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 32. № 2. P. 367–384.
https://doi.org/10.1017/S0025315400014636

Fulton C., 1963. Rhythmic movements in *Cordylophora* // J. Cell. Comp. Physiol. V. 61. № 1. P. 39–51.

Hale L.J., 1960. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 101. P. 339–350.

Harmata K.L., Parrin A.P., Morrison P., Bross L.S., Blackstone N.W., 2013. Quantitative measures of gastrovascular flow in octocorals and hydroids: Towards a comparative biology of transport systems in cnidarians // Invertebr. Biol. V. 132. P. 291–304.

Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: Stolonal growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859) // Mar. Biol. Res. V. 13. № 5. P. 521–537.
https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1276292

Rees J., Davis L.V., Lenhoff H.M., 1970. Paths and rates of food distribution in the colonial hydroid *Pennaria* // Comp. Biochem. Physiol. V. 34. P. 309–316.

Express transport of particles in stolon of the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758)

V. S. Dementyev[a] and N. N. Marfenin[a, *]

[a] *Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Invertebrates Zoology*
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119234 Russia
**e-mail: marf47@mail.ru*

The study was carried out under the program of studying the mechanisms of self-organization of non-centralized biological systems. The model object – colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) – a well-studied example of modular decentralized organisms. The transport system, which belongs to the pulsator-reversible type, is based on the pulsations of many hydrants and sections of the common body of the colony, called the cenosarc. Their interaction underlies the formation, from time to time, of extended flows of liquid (hydroplasm) that fills the internal tubular cavity of a colonial organism. The peculiarity of this distribution system is that individual pulsations are not enough to move particles over a considerable distance. The interac-

tion of pulsators is interpreted in the scientific literature in different ways and therefore requires in-depth study. This is the key point of any concept of self-regulation of a non-centralized system. In colonial hydroids, the problem is reduced to comparing the movement of particles in a rectilinear stolon by two methods: macro- and microregistration. During macroregistration, the time of transfer of food particles to the top of the stolon at the maximum possible distance from the remote shoot with hydrants is determined without taking into account individual pulsations. During microregistration, pulsations are taken into account using time-lapse microvideo recording, which registers body compressions and local displacement of hydroplasma. For the first time, we have established the extent and duration of movement not of the entire flow, but of individual particles in the stolon cavity of the *D. pumila* colony. Most of the particles moved at a distance of one or two stolon modules, i.e. by an average of 6–7 mm, which is not enough for transport through the entire colony. However, 18% of the total number of registered particles traveled non-stop for 1–2 minutes a distance of 23 mm – the distance from the mother shoot, from which the colony grew, to the growing top of the stolon. This fact confirms the hypothesis of non-centralized coordination, as a result of which the shoots, alternately taking in a part of the flow and shrinking after that, take part in the unidirectional movement of hydroplasma. However, the coordination of pulsators is incomplete and inconsistent, which is typical for non-centralized self-regulation. In total, the trajectories of 372 particles were traced. The established ratio of trajectories by length allows to determine the measures of efficiency and randomness of the functioning of a non-centralized distribution system of a pulsator-reversing type.

EDN: JCTMIB
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 83, № 3, с. 183–201

УДК 57.011:565.79:595.796

Памяти Г.М. Длусского, А.А. Захарова, Э.О. Уилсона – гигантов, на плечах которых мы стоим.

МУРАВЬИ МЕЛОВОГО БИРМАНСКОГО ЯНТАРЯ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА

© 2022 г. К. С. Перфильева*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия
**E-mail: ksenperf@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.02.2022 г.
После доработки 02.04.2022 г.
Принята к публикации 04.04.2022 г.

В статье рассматривается феномен морфологического разнообразия муравьев из мелового бирманского янтаря. Выдвигается этолого-экологическая гипотеза его возникновения и особенностей мирмекокомплексов мезозоя и кайнозоя. Представляется, что некоторые морфологические черты представителей стволовых таксонов позволяют говорить об отсутствии у этих муравьев эффективной коммуникации и, как следствие, координированных действий и коллективной охоты. Таким образом, разнообразие примитивных меловых муравьев, как хищников, отражает пищевую специализацию по типам жертв, при условии семейного образа жизни, что влечет деление экологического пространства на субниши между видами муравьев. Появление ключевой адаптации – эффективной коммуникации и коллективной охоты (мобилизации) – у кроновых групп муравьев позволило им выйти за границы ниш специализированных хищников, поскольку при развитой коммуникации тип и размер жертвы не строго связан с размерами муравья и его челюстей, а также дало возможность обслуживать большие по численности семьи. Благодаря этому мирмекокомплексы современных муравьев устроены не столько по принципу разделения экологических ниш, как мезозойские, сколько по принципу семейного доминирования.

DOI: 10.31857/S0044459622030058

Бирманский янтарь (бирмит, Kachin amber), возрастом около 99 млн лет, богат удивительными по сохранности и таксономическому разнообразию ископаемыми организмами, что дает представление не только о таксономическом разнообразии ориктоценоза, но редкую возможность исследовать структуру вымерших биоценозов. На данный момент описано 651 семейство, 1382 рода, 2038 видов животных, из которых 583 семейства, 1264 рода и 1908 видов членистоногих (Ross, 2021). Муравьи, согласно принятой на данный момент систематике, представлены в бирмите одним семейством Formicidae, 31 видом трех вымерших подсемейств (Haidomyrmecinae, Zigrasimeciinae, Sphecomyrminae) и, судя по некоторым неопубликованным данным, не менее чем тремя кроновыми подсемействами (Ponerinae, Dolichoderinae, Formicinae) (хотя данные по кроновым подсемействам, возможно, справедливы только для более позднего бирманского янтаря – Tilin amber, 72 млн лет) (Zhang et al., 2018; Zheng et al., 2018; Boudinot et al., 2020) (табл. 1). Недавно также были обнаружены два рода (*Camelomecia*, *Camelosphecia*), отнесенные к надсемейству Formicoidea в качестве сестринской группы к Formicidae, описанные по крылатым половым особям (две самки и самец трех видов) (Barden, Grimaldi, 2016; Boudinot et al., 2020). Вызывает сомнение отнесение насекомых без метаплевральных желез, как у *Camelomecia* и *Camelosphecia*, к формикоидам, а также из-за не формикоидного жилкования крыльев *Camelomecia*. Однако решение этих вопросов выходит за рамки настоящего исследования. Таксономическое и морфологическое разнообразие (в частности, уникальное строение и разнообразие челюстного аппарата) муравьев-формикоидов в бирмите на данный момент не имеет удовлетворительного объяснения, несмотря на то, что вопросы о том, как и зачем такое морфологическое разнообразие возникло, ставятся почти в каждой публикации с описанием новых видов муравьев из бирманского янтаря, ведь современные муравьи, несмотря на таксономическое богатство (почти 14000 рецентных видов, 17 подсе-

Таблица 1. Таксономический состав и некоторые морфологические характеристики муравьев бирмита

Таксон	Антеннальный индекс* (ИК)	Размеры особей самка/самец/рабочий, мм
Haidomyrmecinae		
Aquilomyrmex huangi Perrichot et al., 2020	0.45	9/–/–
Chonidris insolita Perrichot et al., 2020	0.12	10/–/–
Dhagnathos autokrator Perrichot et al., 2020	0.1	14/–/–
Dilobops bidentate Lattke, Melo, 2020	0.12	–/–/4.1
Ceratomyrmex ellenbergeri Perrichot et al., 2016	0.22	–/–/5.5
Ceratomyrmex planus Lattke, Melo, 2020	0.25	–/–/3.5
Linguamyrmex brevicornis Perrichot et al., 2020	0.27	7/–/4
Linguamyrmex rhinocerus Miao, Wang, 2019	0.27	–/–/6.6
Linguamyrmex vladi Barden, Grimaldi, 2017	Неполные антенны	–/–/~5.6
Protoceratomyrmex revelatus Perrichot et al., 2020	0.24	–/–/4.3
Haidomyrmex cerberus Dlussky, 1996	0.21	–/–/5
Haidomyrmex davidbowiei Lattke, Melo, 2020	0.25	–/–/4.4
Haidomyrmex scimitarus Barden, Grimaldi, 2012	0.16	8/–/–
Haidomyrmex zigrasi Barden, Grimaldi, 2012	0.21	–/–/3.5
Zigrasimeciinae		
Protozigrasimecia chauli Cao et al., 2020	0.13	–/–/11.75
Zigrasimecia ferox Perrichot et al., 2014	0.16, 0.17	2.8/–/2
Zigrasimecia hoelldobleri Cao et al., 2020	0.11, 0.21	–/–/2.6
Zigrasimecia tonsora Barden, Grimaldi, 2013	0.15	2.3/–/–
Zigrasimecia goldingot Zhuang et al., 2021	0.23	2.4/–/–
Sphecomyrminae		
Gerontoformica gracilis Barden, Grimaldi, 2014	0.15	–/–/6.6
Gerontoformica orientalis Engel, Grimaldi, 2005	0.1	–/–/~5.2
Gerontoformica robusta Barden, Grimaldi, 2014	0.11	–/–/~5.7
Gerontoformica spiralis Barden, Grimaldi, 2014	0.15	–/–/5
Gerontoformica subcuspis Barden, Grimaldi, 2014	0.19	–/–/5.7
Gerontoformica contega Barden, Grimaldi, 2014	0.1	–/–/5.2
Gerontoformica magna Barden, Grimaldi, 2014	0.11	–/–/8.6
Gerontoformica pilosa Barden, Grimaldi, 2014	0.13	–/–/4.3
Gerontoformica rugosa Barden, Grimaldi, 2014	0.18	–/–/4.97
Gerontoformica tendir Barden, Grimaldi, 2014	~0.13	–/–/6.93
Myanmyrma gracilis Engel, Grimaldi, 2005	0.09	–/–/9.5
Myanmyrma maraudera Barden, Grimaldi, 2014	0.11	–/–/8.67

Примечание. * – отношение длины скапуса к общей длине антенны.

мейств), не имеют аналогов таких челюстей. Строение мандибул всех современных муравьев имеет общие черты и, хотя есть специализированные формы, модификации мандибул довольно хорошо изучены и выстраиваются в морфологические ряды с общим корнем (Длусский, Федосеева, 1988). Целью настоящего исследования явился анализ представителей мирмекофауны бирманского янтаря, причин специфической морфологической радиации стволовых таксонов и их вымирания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе проводится анализ опубликованных материалов по исследованиям меловых и современных муравьев. Изображения для прорисовки взяты с ресурса AntWeb (https://www.antweb.org/)

с указанием номеров экземпляров, а также из собственного архива. Прорисовки и измерения морфологических структур выполнялись в программе Inkscape, распространяющейся по свободной лицензии. Графики построены в программе Excel2013. Измерения структур и получение недостающей информации проводились по опубликованным снимкам, а также взяты из работ разных авторов по первоначальным описаниям соответствующих меловых муравьев (табл. 1). Для измерения современных муравьев взята выборка, использованная в статье по сравнению морфопространств стволовых и современных муравьев, а также некоторые недостающие измерения меловых муравьев (Barden et al., 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие меловых муравьев

Меловой период характеризуется существенными изменениями энтомофауны, связанными со сменой доминирующих групп растений в фитоценозах, а следом и структуры биоценозов. Доля современных семейств в энтомофаунах вырастает с начала мела с половины до трех четвертей, что говорит о формировании в этот период современного облика энтомофауны на уровне семейств (Жерихин, 2003). В меловом периоде наблюдается рост разнообразия насекомых-филлофагов, паразитоидов и других перепончатокрылых. Потрясающее разнообразие членистоногих среднего мела демонстрирует бирманский янтарь (Ross, 2021). Расчеты биоразнообразия членистоногих в бирмите на уровне семейств показывают высокие значения появления новых семейств и “оборота фауны” (сумма впервые встреченных семейств и в последний раз отнесенная к общему числу семейств в данном местонахождении) в этом янтаре (Расницын, 2016). Подобные факты говорят о разнообразной и богатой ресурсной базе для наземных хищных насекомых, существовавшей в этот период.

На сегодняшний день можно говорить, что меловые муравьи представлены не только перечисленными выше вымершими подсемействами, но и несколькими кроновыми подсемействами. Описаны также экземпляры муравьев вымерших родов, пока не отнесенных к какому-либо подсемейству, хотя это скорее результат технического характера – эти представители еще не были изучены авторами последних филогенетических схем на наличие выделенных ими признаков (экземпляры из Таймырского янтаря, Armaniinae). Среди кроновых меловых групп уже описаны по одному виду Dolichoderinae (McKellar et al., 2013), Formicinae (Grimaldi, Agosti, 2000), Aneuretinae (Engel, Grimaldi, 2005), Myrmicinae (Dlussky et al., 2004) и два вида Ponerinae (Dlussky, 1999). В меловой фауне также обнаружены переходные (промежуточные) формы – Armaniinae (в действующей системе входят в состав Formicidae) и недавно описанные крылатые представители сестринской к Formicidae клады, включающей два рода *Camelomecia* и *Camelosphecia*. Таким образом, мирмекофауна мелового периода уже имела в своем составе представителей основных кроновых подсемейств, однако основное таксономическое и морфологическое разнообразие демонстрировали вымершие подсемейства, в которых на данный момент описано чуть более 50 видов. На этом основании можно ожидать, что меловой период был временем “формикоидизации”, по аналогии с эволюционными феноменами “артроподизацией”, “орнитизацией” и т.д., т.е. периодом возникновения отдельных признаков современных муравьев в необычных сочетаниях в разных филогенетических ветвях, весь комплекс которых сложился у кроновых таксонов муравьев, считающихся монофилетической группой.

Доля муравьев в ориктоценозах росла на протяжении всего периода существования семейства с конца нижнего мела до настоящего времени, однако в мелу составляла, как правило, первые доли процента и число экземпляров обычно единицы (LaPolla et al., 2013). По нашим предварительным подсчетам в бирманском янтаре муравьи составляют 2.6% видов от всех членистоногих (Ross, 2021). Согласно исследованиям перепончатокрылых в бирманском янтаре, муравьи составляют около 9.1% экземпляров от всех перепончатокрылых (Zhang et al., 2018). С точки зрения оценки богатства ресурсной базы биоценоза важно, что большую или сравнимую долю экземпляров среди перепончатокрылых имеют паразитоиды (Scelionidae – 16.1%, Chrysididae – 11.5%, Bethylidae – 7%). Таким образом, доля муравьев в таксономическом разнообразии бирмита, как и количество особей, были довольно заметны на фоне общего разнообразия членистоногих, хотя и не сравнимы с современным состоянием этой группы насекомых (например, доля экземпляров муравьев в доминиканском янтаре составляет около 36%, а биомасса муравьев в современном тропическом лесу составляет 15–20% от всех животных) (Hölldobler, Wilson, 1990; LaPolla et al., 2013).

Явным свидетельством существенной экологической роли муравьев в палеобиоценозах бирмита является находка *Aethiocarenus burmanicus* Poinar, Brown, 2017, которая демонстрирует мирмекоморфию, распространенную среди современных безобидных членистоногих в целях самозащиты (случай Бейтсовской мимикрии) (Vršanský et al., 2018). Из бирманского янтаря Качина пока достоверно не описано ни одного представителя кроновых групп муравьев, хотя их обнаружили в более позднем бирманском янтаре Тилина (Zheng et al., 2018).

Гипотезы происхождения современных муравьев

Наиболее известная и широко принятая гипотеза условий возникновения современных муравьев была предложена Уилсоном и Холлдоблером (Wilson, Hölldobler, 2005) и известна под названием "гипотеза династической преемственности" (Dynastic-Succession Hypothesis). Согласно ей, основной родоначальной группой современных муравьев являются формы, приспособленные к хищному образу жизни в подстилке, а именно понерины[1], которые, появившись в середине мела, в палеогене распространились по миру и дали начало современным подсемействам, после чего произошел переход к экологическому доминированию муравьев вместе со сменой диеты в связи с экспансией покрытосеменных в тропических регионах. Причин такого вывода две: подстилка – местообитание с очень высокой биомассой, где можно прокормиться хищникам членистоногих, каковыми были меловые муравьи и сейчас являются современные примитивные таксоны (особенно понероморфы). Вторая причина, названная авторами "парадоксом понерин", состоит в противоречии (как считали авторы) между фактом широкого географического распространения понериновых таксонов при слабой социальной организации их семей, отличительные особенности которой – моногинные семьи с низкой численностью, отсутствие развитых форм полиморфизма и полиэтизма, одиночная охота, примитивная коммуникация – сигнал тревоги, а также практически отсутствует трофаллаксис, мобилизация (вербовка) рабочих к источнику пищи и охрана территории. Таким образом, происхождение муравьев от приспособленных к охоте в подстилке примитивных "понерин" после радиации этой группы в конце мела и палеоцене могло бы объяснить широкое географическое распространение примитивной группы понероморф и удерживание позиций в конкуренции с распространяющимися (появившимися?) позже более прогрессивными мирмицинами, долиходеринами и формицинами, которые появились благодаря изменению диеты, сопутствующему распространению выделяющих падь насекомых, и не смогли полностью вытеснить понероморф, хорошо приспособленных и поделивших экологические ниши в своем местообитании.

С позицией происхождения современных муравьев от специализированных хищников подстилки был не согласен Г.М. Длусский (Длусский, Расницын, 2007). Он указывал на то, что найденные к тому моменту меловые муравьи – сфекомирмины – имели габитус наземного хищника, с успехом фуражирующего на поверхности подстилки и в древесном ярусе, т.е. не похожи на обитателей подстилки, и предположил, что современные крупные филогенетические ветви возникли как жизненные формы, приспособленные к охоте в разных ярусах биоценоза: в почве (понероморфы), на поверхности почвы и древесном ярусе (формицины, долиходерины и мирмицины), в подстилке (анеуретины) (Длусский, Федосеева, 1988).

Сейчас очевидно, что предположение Уилсона о более раннем происхождении таксонов понероморф не подтверждается палеонтологией. Никакого преобладания представителей понероморф среди меловых муравьев также нет, при этом представители "прогрессивных и более молодых" (в рамках гипотезы Уилсона и Холлдоблера) подсемейств есть в меловых ориктоценозах и имеют хорошо выраженные признаки принадлежности к кроновым подсемействам – Formicinae, Dolichoderinae, Myrmicinae, Aneuretinae. Понятно, что результат отсутствия форм, обитающих в подстилке, в палеонтологической летописи вполне закономерен и не может быть основным аргументом. Однако представляется довольно спорным утверждение, что приспособления к хищничеству в подстилке способствовали появлению муравьев кроновых подсемейств. Как видно по современным таксонам, морфология муравьев, обитающих и охотящихся в подстилке, изменяется в сторону уменьшения длины антенн, уменьшения относительного размера глаз, утолщения покровов, специализации мандибул. Это не похоже на признаки, которые достались всем кроновым группам муравьев. При этом я не отрицаю связь с подстилкой предковых таксонов муравьев, только обращаю внимание на отсутствие у них морфологической специализации к жизни в подстилке. Представляется несколько иная картина, чем та, что описана в гипотезе династической преемственности. Предки современных кроновых групп должны были получить морфологические черты, которые почему-то остались закрепленными у всех (практически без исключений) современных кроновых групп: трехзубые (и более) мандибулы, коленчатые антенны с длинным скапусом, строение антенны (относительно длинный изогнутый педицель, увеличенные вершинные членики), наличие простых глазков и сложных глаз. У современных муравьев, у которых один или несколько из этих признаков изменены, это результат специализации и модификации (Длусский, Федосеева, 1988). Гипотеза происхождения муравьев должна объяснить их наличие. Представляется, что в подстилке и в примитивных семьях, таких как у некоторых понеро-

[1] Под понеринами во время написания статьи (2005 г.) принимались все подсемейства понероморфного комплекса, который впоследствии был признан полифилетическим и разбит на несколько подсемейств: Amblyoponinae, Ectatomminae, Ponerinae и другие. Тем не менее Уилсон предполагал и учитывал возможную полифилетичность таксона и предлагал важной именно экологическую трактовку группы, а не таксономическую (кладистическую).

морф, этот комплекс признаков не нужен, а следовательно, не мог сформироваться.

Морфологические особенности муравьев и связь с социальностью

Признавая гипотезу преемственности Уилсона и Холлдоблера рабочей, некоторые авторы парадоксальным образом противоречат ей. Так, Будино и Перришо с соавторами, одни из самых профессиональных исследователей меловых формикоидов, авторы многих статей с анализом их экологии и морфологии, принимая гипотезу преемственности, при этом совершенно справедливо полагают, что муравьи в рамках Formicoidea формировались как активные наземные хищники (Boudinot et al., 2020). Поэтому меловые формикоиды имеют определенный комплекс морфологических признаков, в том числе прогнатность головы (этот признак рассмотрен в работе Е.Б. Федосеевой (2001)), латеральный поворот усиков (однако эта модальность наблюдается далеко не у всех муравьев бирмита – рис. 1*а*, *г*, *з*), удлинение коксов передних ног и другие. Авторы ориентировались на кладистический анализ (т.е. выделяли синапоморфии для всей группы), видимо, поэтому не включили морфологические признаки, имеющиеся и у других Aculeata, но также характеризующие комплекс признаков быстрых наземных хищников, например, крупные сложные глаза и простые глазки, длинные антенны и ноги. Действительно, на настоящий момент описан 31 вид муравьев из более древнего бирманского янтаря (Качинский янтарь) (табл. 1). В анализ не включены три вида *Camelomecia* и *Camelosphecia*, из-за отсутствия метаплевральных желез, неформикоидного жилкования крыла у *Camelomecia*, из-за отсутствия свидетельств наличия бескрылой касты, а следовательно, сомнения в необходимости включать их в Formicoidea.

На данный момент все исследователи мирмекофауны бирмита едины в оценке экологической роли описанных муравьев. Разнообразие размеров муравьев и их челюстей говорят о специализированном хищничестве. Социальность меловых формикоидов дискутируется с момента первых описаний (Wilson et al., 1967; Длусский, 1983, 1987; Wilson, 1985). Барден и Грималди в своем исследовании (Barden, Grimaldi, 2016) резюмировали морфологические доказательства эусоциальности меловых формикоидов (наличие по крайней мере у некоторых из них бескрылой и крылатой каст, при этом имеются репродуктивные самки со следами отброшенных крыльев), а также предположили, что косвенным свидетельством семейственности и наличия группового поведения является наличие сининклюзов довольно редких в меловых ориктоценозах муравьев в одном куске смолы. Упомянутые морфологические характеристики без сомнения указывают на социальность меловых формикоидов, однако предположение о групповом поведении не представляется обоснованным. В статье обсуждаются четыре куска бирмита: JZC Bu1814 – шесть особей *Gerontoformica spiralis*; JZC Bu116 – 11 особей *G. spiralis* и один рабочий *Haidomyrmex zigrasi*; JZC Bu1645 – 21 экземпляр *G. orientalis*, *G. contegus*, *G. robustus*; JZC Bu1646 – схватка двух рабочих муравьев *G. tendir* и *G. spiralis*. Совместное нахождение нескольких особей редких (по мнению авторов, но в свете представленных выше фактов это не так) для биоценозов муравьев одного вида, а также схватка двух муравьев трактуется исследователями как координация действий при добывании пищи и агрессивные взаимодействия между видами, однако авторы приходят к выводу, что феромонный след, по-видимому, не использовался. Следует отметить, что авторы считают, что кроновые группы экологически вытеснили стволовые, но механизмов вытеснения не описывают, за исключением замечания, что муравьи со специализированными ротовыми аппаратами (Zigrasimecinae, Haidomyrmecinae), очевидно, зависели от источников пищи. Отмечу дополнительно некоторые моменты, которые важны в контексте обсуждения социальности. Первое – это наличие в рассматриваемых небольших кусках янтаря многих (десятков) других животных, среди них улитка, таракан, оса (Scolebythidae), жуки, паук, коллемболы и другие членистоногие, что делает вторую версию авторов – скопление на источнике пищи – наиболее убедительной. При семейном образе жизни скопление муравьев из близлежащих гнезд двух–трех видов не представляется астрономически невероятным событием даже в отсутствие мобилизации. Вторая особенность – нахождение в одном куске рабочих муравьев разных видов без признаков агрессии – также подкрепляет эту версию и исключает агрессивные взаимодействия. Интересная особенность касается любопытного образца Bu1814, в котором у всех особей отсутствуют вершины метасом (брюшки пустые), т.е. в этот кусок смолы, возможно, попали уже трупы муравьев. В таком случае этот образец больше всех свидетельствует в пользу социальности, и, возможно, что это результат ухода за гнездом. По-видимому, некоторым видам стволовых таксонов муравьев мог быть свойственен также начальный этап полиморфизма – размерные различия рабочих особей (Cao et al., 2020a).

Таким образом, наличие эусоциальности кажется полностью доказанным, однако охрана источника пищи (как и мобилизация к источнику пищи) не является регулярным атрибутом сосуществования в описываемых муравьиных сообществах и, по-видимому, ведется на уровне отдельных особей. Действительно, сининклюзы де-

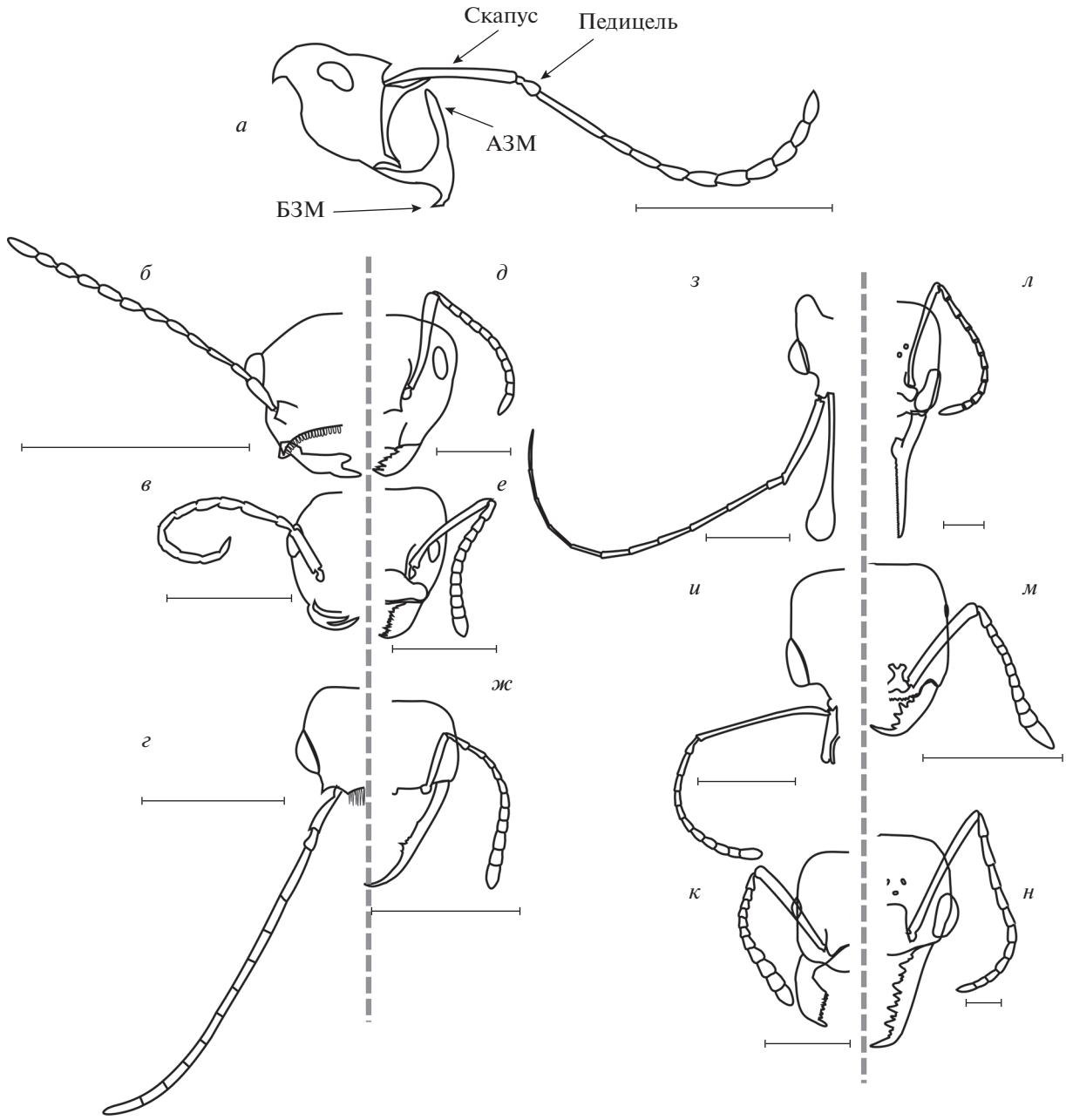


Рис. 1. Прорисовки с фотоизображений головы с дорсальной стороны (*б–н*) и профиль (*а*) меловых (*б–г*, *з*, *и*) и современных (*д–ж*, *к–н*) муравьев. Отражено строение антенн, мандибул, клипеуса, форма и размеры глаз и глазков (в скобках указаны номера экземпляров в базе AntWeb): *а* – *Linguamyrmex brevicornis* (FANTWEB00035); *б* – *Zigrasimecia tonsora* (ANTWEB1008098); *в* – *Gerontoformica orientalis* (JWJ-BU19); *г* – *Dilobops bidentata* (FANTWEB00039); *д* – *Camponotus abrahami* (CASENT0910439); *е* – *Azteca adrepens* (CASENT0173823); *ж* – *Martialis heureka* (CASENT0106181); *з* – *Ceratomyrmex ellenbergeri* (NIGP164022); *и* – *Aquilomyrmex huangi* (FANTWEB00024); *к* – *Manica bradleyi* (CASENT0106022); *л* – *Harpegnathos saltator* (CASENT0101783); *м* – *Onychomyrmex* sp. (CASENT0069959); *н* – *Myrmecia* sp. (CASENT0006136). АЗМ, БЗМ – апикальный и базальный зубец мандибул. Масштабная линейка: 1 мм.

рущихся и сильно пострадавших в схватке двух муравьев демонстрируют, что схватка длилась довольно продолжительное время, но тем не менее муравьи остались один на один, в то время как современные муравьи, как правило, имеют подмогу, что запечатлено и в янтарях эоцена (напр., Radchenko, Perkovsky, 2021).

Имеющиеся данные по современным муравьям позволили выделить несколько морфологических признаков и тенденций, характеризующих кроновые группы муравьев, представляющих большую часть современных видов и доминирующих во всех биоценозах (Myrmicinae, Dolichoderinae, Formicinae):

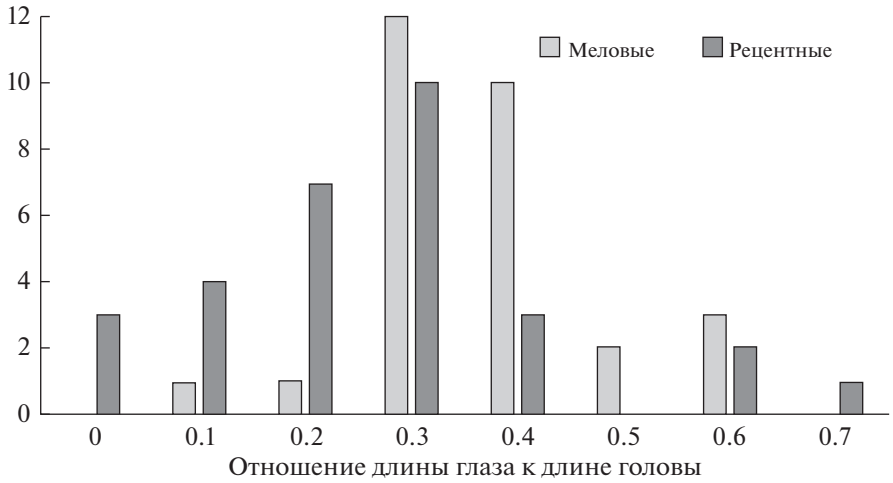


Рис. 2. Распределение длины глаза относительно размера головы у рецентных и меловых муравьев.

1. Латеральный поворот антенн и коленчатые антенны с длинным скапусом (ИК > 3) (синапоморфия – имеются у всех кроновых групп муравьев, в то время как у стволовых групп муравьев строение антенн не единообразно, часто антенны нитчатые, очень длинные, скапус может быть очень коротким, ИК от 0.1 до 0.25 (см. табл. 1, рис. 1)).

2. Строение антенн – относительно длинный изогнутый педицель и увеличение размеров вершинных члеников жгутика (синапоморфия?) (см. рис. 1).

3. Мандибулы относительно небольшие, имеющие не менее трех зубцов (синапоморфия?) (см. рис. 1).

4. Уменьшенные размеры сложных глаз, при этом наличие простых глазков (тенденция) (рис. 2).

5. Трофаллаксис (тенденция в доминирующих подсемействах).

6. При уходе за расплодом облизывают и переносят личинок и куколок (синапоморфия?).

7. Замена ядовитого жала кислой железой (тенденция в доминирующих подсемействах).

Хотя социальность среди муравьев имеет довольно узкий спектр вариаций, в отличие от других высших перепончатокрылых, где можно проследить все стадии формирования эусоциальности от одиночной до гигантских по численности семей пчел, все же черты примитивного социального устройства наблюдаются у довольно большого числа таксонов муравьев. Так, например, число видов (примитивных) понероморф в лесных экосистемах составляет 22.2% (хотя число особей всего 12.4%) (Ward, 2000). Наиболее примитивные муравьи отличаются следующими чертами (у прогрессивных таксонов модальности этих признаков будут иные): наличие минимум двух каст самок, причем довольно часто рабочие у таких видов могут переходить в статус репродуктивных самок, не строят сложное гнездо, добывают пищу одиночным хищничеством, отсутствует мобилизация, не охраняют территорию кормодобывания, нет трофаллаксиса, но распознают общий сигнал тревоги, осуществляют уход за расплодом, переносят личинок и куколок, контактируют друг с другом при встрече, осуществляют груминг. И, как правило, эти виды действительно связаны с подстилкой, что в совокупности, как кажется, подтверждает гипотезу преемственности. Однако все это не объясняет наличия общих морфологических черт муравьев и тенденций, перечисленных выше.

Предлагаемая здесь концепция сводится к идее возникновения кроновых муравьев как быстрых эффективных наземных бескрылых хищников с более развитой по отношению к стволовым таксонам социальной коммуникацией. Г.М. Длусский высказывал предположение, что коленчатость антенн связана с эусоциальностью благодаря возможности манипулирования мелкими предметами, с чем трудно не согласиться (Длусский, 1983; Длусский, Федосеева, 1988). Г.М. Длусским и Е.Б. Федосеевой было показано, что социальные осы и пчелы, ухаживающие за расплодом, имеют относительно удлиненный скапус (ИК ~ 0.3), а позже эти выводы были подкреплены статистически (Borysenko, 2017). Однако в рамках этой концепции сложно объяснить, почему у муравьев длина скапуса продолжила увеличиваться (ИК ≥ 0.3, а у наиболее продвинутых доминирующих подсемейств Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae ИК ≥ 0.4) и для чего потребовался латеральный поворот антенн, если пчелы и осы весьма успешно справлялись с задачами манипуляции мелкими предметами, а с другой стороны, коленчатые антенны

встречаются и у несоциальных наездников, например, *Anastatus* sp. (Eupelmidae), паразитирующих на яйцах насекомых. Кроме того, у термитов – эусоциальных насекомых не перепончатокрылых – нет тенденции к коленчатости антенн. Поэтому, видимо, необходимо еще какое-то объяснение коленчатости и латерального поворота антенн у кроновых таксонов муравьев. Полагаю, что дальнейшее увеличение относительной длины скапуса и поворот антенн потребовались для повышения эффективности ориентирования быстрому наземному хищнику без крыльев. Возможно, что одной из причин этого мог стать находящийся в педицеле Джонстонов орган, являющийся мультисенсорным организатором, частично отобравший функции ориентирования у зрительного органа. Джонстонов орган у муравьев осуществляет функции ветрового компаса, восприятия гравитации, шагового интегратора (оценка пройденного расстояния) (Grob et al., 2021). С инженерной точки зрения анализировать данные с таких рецепторов тем удобнее, чем дальше друг от друга они находятся. Компромисс между необходимостью разместить анализаторы как можно дальше друг от друга, но при этом полностью контролировать пространство непосредственно около ротового отверстия и мандибул привел к: 1) латеральному повороту антенн, 2) удлинению скапуса и 3) изменению формы педицеля – удлиненный изогнутый в основании членик позволяет жгутику максимально приблизиться к скапусу и, следовательно, к мандибулам и ротовому отверстию.

Третья особенность антенн муравьев в том, что вершинные членики жгутика увеличиваются в относительных размерах, так что вершинный членик самый большой (толщина, длина), а иногда последние членики жгутика могут формировать булаву (см. рис. 1). На мой взгляд, это строение объясняется теми же причинами – повышение эффективности пространственной ориентации, в данном случае за счет увеличения роли обонятельных анализаторов с меньшим по отношению к летающим перепончатокрылым вкладом зрения, уход за потомством, а в последствии и коммуникация посредством обоняния. Эти два вектора отбора (увеличение эффективности ориентирования и контроль за околоротовым пространством) приводят к увеличению числа и концентрации обонятельных рецепторов на вершинных члениках жгутика. Дело в том, что обонятельные рецепторы могут распределяться в жгутике перепончатокрылых практически равномерно по всей его длине (хотя это правило не строгое), однако у муравьев они сконцентрированы на вершинном и предвершинном члениках антенн, особенно явно эта тенденция выражена у мирмицин, у которых членики основания жгутика практически лишены обонятельных сенсилл (Hashimoto, 1990; Nakanishi, 2009; Euzébio et al., 2013; Trible et al., 2017). О решающем значении обонятельных рецепторов в филогенетической ветке муравьев в сравнении с другими насекомыми, в том числе перепончатокрылыми, говорят результаты исследований мозга и геномов муравьев (Guo, Kim, 2007; Gronenberg, 2008; Zhou et al., 2012). Количество генов, ответственных за запаховые рецепторы, у муравьев в несколько раз больше, иногда на порядок, чем у других насекомых. Было показано наличие 340–400 таких генов у исследованных видов муравьев с разной социальной организацией и из разных подсемейств (Dolichoderinae: *Linepithema humile*, Formicinae: *Camponotus floridanus*, Ponerinae: *Harpegnathos saltator*, Myrmicinae: *Pogonomyrmex barbatus*), при этом у фруктовой мушки *Drosophila melanogaster* таких генов всего 61, у медоносной пчелы *Apis melifera* около 170, у осы-паразитоида *Nasonia vitripennis* около 300. Также было показано, что гены запаховых рецепторов – быстро эволюционирующая и изменчивая группа генов у муравьев. Такие результаты, особенно в сравнении с другими эусоциальными перепончатокрылыми, по мнению специалистов, указывают на более сложную систему коммуникации у муравьев, основанную именно на химической рецепции. Эксперименты по отключению работы генов обонятельных рецепторов подтвердили, что у рабочих особей без обоняния резко снижена или потеряна способность ориентироваться по запаху, общаться с сородичами, следовать феромонному следу, ухаживать за личинками, хотя они могут самостоятельно питаться (Yan et al., 2017). Поэтому эволюция, направленная на оптимизацию органа, несущего обонятельные рецепторы, не вызывает вопросов. Интенсификация функций ориентации в пространстве в антеннах муравьев косвенно подтверждается и относительной редукцией, уменьшением размеров оптических анализаторов – сложных глаз, а также строением мозга современных муравьев, у которых зоны обработки обонятельных сигналов развиты в большей степени, чем визуальных (Gronenberg, Hölldobler, 1999; Gronenberg, 2008). Действительно, летающие ближайшие родственники муравьев имеют просто огромные глаза, многие муравьи стволовых таксонов из бирманского янтаря тоже имеют относительно большие глаза в сравнении с современными муравьями, при этом сохраняют не муравьиное строение антенн, а большие выпуклые смещенные кпереди глаза у современных муравьев связаны с жизненной формой одиночных хищников (*Myrmoteras*, *Gigantiops*, *Myrmecia*, *Harpegnathos*). Стоит отметить также, что простые глазки у рабочих особей имеются у некоторых

представителей Dolichoderinae, Formicinae и практически отсутствуют у Myrmicinae и Ponerinae, тяготеющих к обитанию в подстилке, что говорит о тенденции к утере простых глаз у специализированных обитателей подстилки. В этой связи важно заметить, что для оставления феромонного следа муравьи разных филогенетических линий используют совершенно разные органы и вещества: секрет ядовитой железы, железы Дюфура, секреты мандибулярных желез, выделения задней кишки, секрет специальных желез на ногах, железы Павана и др. (Morgan, 2009). Такое разнообразие свидетельствует о независимом и многократном появлении поведения "следования" в кроновых линиях муравьев, в основе которого, согласно высказываемой здесь гипотезе, лежат механизмы совершенной ориентации и запаховой дифференциации. Таким образом, усовершенствование антенн для целей ориентации послужило толчком к интенсификации химической коммуникации, т.е. явилось морфологической преадаптацией для дальнейшего развития социальности.

Как было показано Г.М. Длусским и Е.Б. Федосеевой (1988) в исследовании кранио-мандибулярных систем (КМС) муравьев, наличие не менее трех зубцов, треугольная форма мандибул и хорошо развитые мандибулярные мышцы тоже относятся к признакам, объединяющим кроновые группы муравьев, и, по-видимому, являются исходными для современных муравьев модальностями верхних челюстей. Авторы полагали, что трехзубые челюсти более эффективно справлялись с функцией удержания добычи, а также с манипуляцией предметами, что необходимо муравьям, поскольку муравьи, в отличие от других перепончатокрылых, во время ухода за личинками транспортируют их. Эти аргументы кажутся хорошо обоснованными. В связи с этим я предполагаю, что наличие и морфология базальных зубцов у муравьев с самыми гигантскими челюстями (Haidomyrmecinae) свидетельствует, что рабочие могли переносить ими своих личинок (рис. 1*а*, 3*б*, *в*). Аналогично современные муравьи с примитивной социальностью *Harpegnathos* sp. используют базальный зубец на гигантских удерживающих челюстях для переноса личинок (рис. 3). При этом важно, что крылатые репродуктивные самки меловых формикоидов имеют, по всей видимости, такие же челюсти (Barden, Grimaldi, 2016) (т.е. отсутствует полиморфизм рабочей касты), что говорит о примитивном социальном устройстве. Таким образом, эта функция (перенос расплода) могла возникнуть несколько раньше, чем эффективная структура, выполняющая ее, что соответствует представлениям о ходе морфологической эволюции.

Дополнительные зубцы на мандибулах появляются в разных линиях перепончатокрылых. Например, одиночные пчелы-листорезы *Megachile*, пчелы-каменщицы *Chalicodoma* (Megachilidae), *Vespa*, *Vespula* (Vespidae) имеют мандибулы с несколькими небольшими зубцами, что связано, по-видимому, со сложным гнездостроительным поведением, и могут также успешно удерживать и расчленять жертву. Лептаниллоидные КМС (примитивные мандибулы с тремя–пятью зубцами) муравьев выглядят несколько иначе и больше подходят для удержания жертвы, а не для постройки гнезда, поэтому вопрос происхождения многозубцовых челюстей у предков муравьев требует дополнительного исследования. Однако, как представляется, изобретение трехзубых (и более) мандибул с развитой мускулатурой и особенной в сравнении с другими насекомыми подвижностью челюсти (Richter et al., 2020) явилось одной из ключевых адаптаций, позволившей кроновым муравьям занять доминирующие позиции в сообществах. Г.М. Длусский и Е.Б. Федосеева (1988) показали, что типы и возможные пути эволюции формы челюстей у муравьев могут быть связаны с образом жизни вида и наличием выраженного полиэтизма и полиморфизма, при этом механизм работы челюстей способен значительно модифицироваться. Так, виды с примитивным социальным устройством являются хищниками со специализированными челюстями (удерживающая КМС, система капканного типа), а у муравьев-кочевников специализированные особи – солдаты – имеют гладкие мандибулы в виде крюков, в то время как простые рабочие особи имеют лептаниллоидные мандибулы, и т.д. Именно сочетание новой формы мандибул и увеличение челюстной мускулатуры говорит о лучшем, более эффективном контроле за движениями, что хорошо укладывается в картину эволюции совершенствования манипуляций на фоне описанных выше перестроек в анатомии и морфологии антенн (подведение к мандибулам, концентрация обонятельных рецепторов в вершинных члениках). Муравьи способны к точным движениям даже очень большими челюстями-капканами. Так, например, длинные челюсти *Odontomachus* sp. совершают одно из самых быстрых движений в мире животных – схлопываются, ловя и убивая жертву, однако этими же челюстями рабочие способны на очень аккуратные манипуляции – бережно переносить, перекладывать яйца и молодых личинок в своем гнезде (Just, Gronenberg, 1999). Исключительное значение и выраженный вектор эволюции, направленный на совершенствование манипуляторных способностей мандибул у кроновых муравьев, подтверждают результаты исследований Гронен-

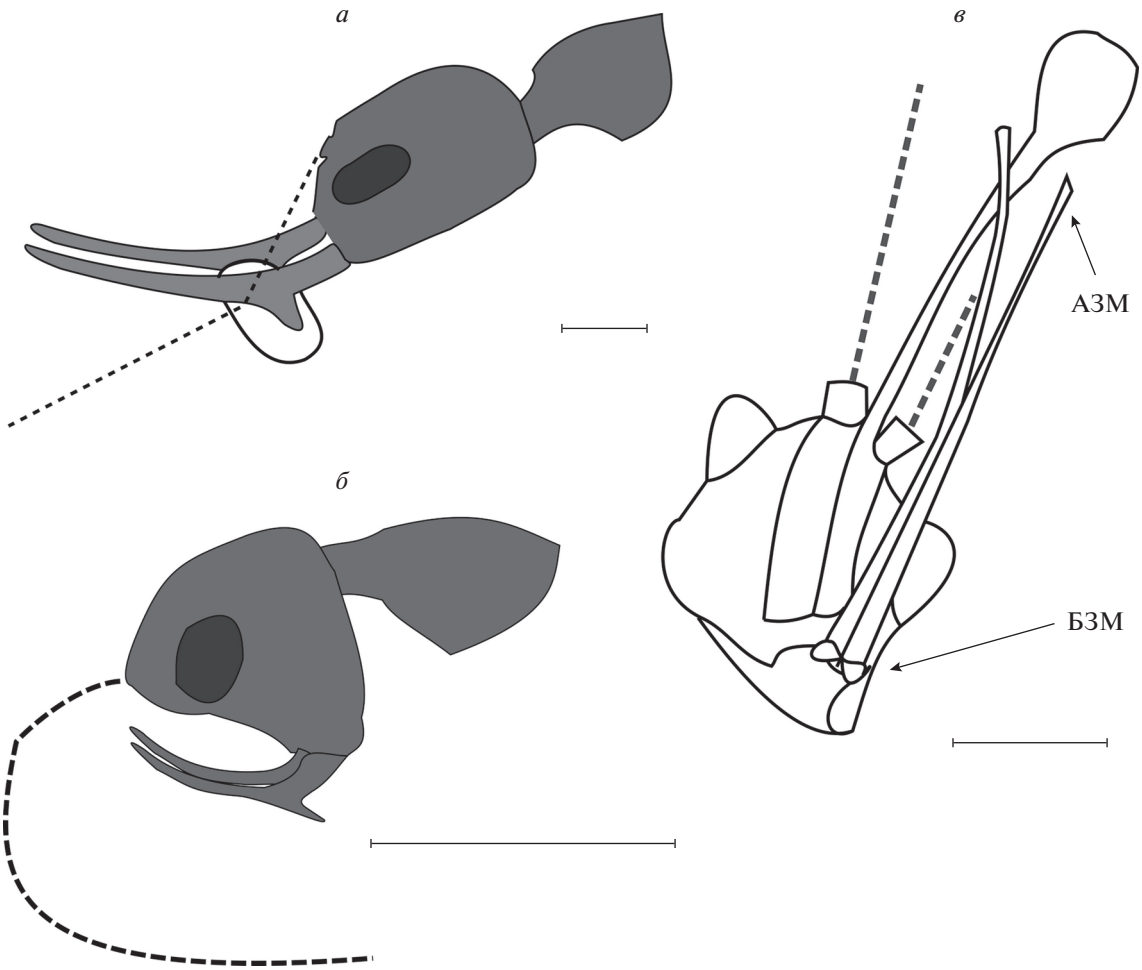


Рис. 3. Особенности мандибул рецентных и вымерших меловых муравьев: *а* – использование базальных зубцов для переноса яиц и личинок муравьями с длинной челюстью *Harpegnathos* sp.; *б* – прорисовка челюсти в профиль с характерным расположением базального зубца мелового муравья *Haidomyrmex zigrasi*; *в* – голова *Ceratomyrmex ellenbergeri* (AntWeb: IGRBU002) с вентрально-латерального ракурса. АЗМ, БЗМ – апикальный и базальный зубец мандибул. Масштабная линейка: 1 мм.

берга (Gronenberg, 1996; Gronenberg et al., 1997; Just, Gronenberg, 1999; Paul, Gronenberg, 2002, и др.). В серии работ им показано, насколько сложно устроена кранио-мандибулярная мышечная система муравьев: изменения длины мышц, соотношения разных типов мышечных волокон обуславливают модификации мандибул и обеспечивают тонкую настройку функционирования этих структур. Им же показано, что для усиления контроля за движениями мандибул у муравьев значительно развит подглоточный нервный узел, в отличие от других перепончатокрылых. Поэтому следует рассматривать строение мандибул (зубчатость) и наличие (и развитие) разнообразных мандибулярных мышц как одно из важных условий формирования социальности муравьев. Мышцы меняют форму головы, усиливая работу челюстей, при этом челюсти могут быть небольшими (рис. 4*б*, *в*). Иная картина наблюдается у стволовых муравьев (рис. 4*г*, *д*).

Уникальное разнообразие верхних челюстей муравьев из бирманского янтаря, как было неоднократно показано, выходит за рамки существующего морфопространства рецентных муравьев и вызывает интерес не только со стороны морфологии, но и с точки зрения экологических (этологических, биоценотических) предпосылок возникновения (Barden, Grimaldi, 2016; Barden et al., 2020; Cao et al., 2020b; Lattke, Melo, 2020, и др.). Строение головной капсулы и удивительных загнутых челюстей представителей Haidomyrmecinae говорит об ином, чем у современных муравьев, механизме работы их кранио-мандибулярной системы (рис. 1*а*, 3*в*, 4*г*, *д*). Барден с коллегами на основе внешней морфологии и уникальной находки *Ceratomyrmex ellenbergeri* с пой-

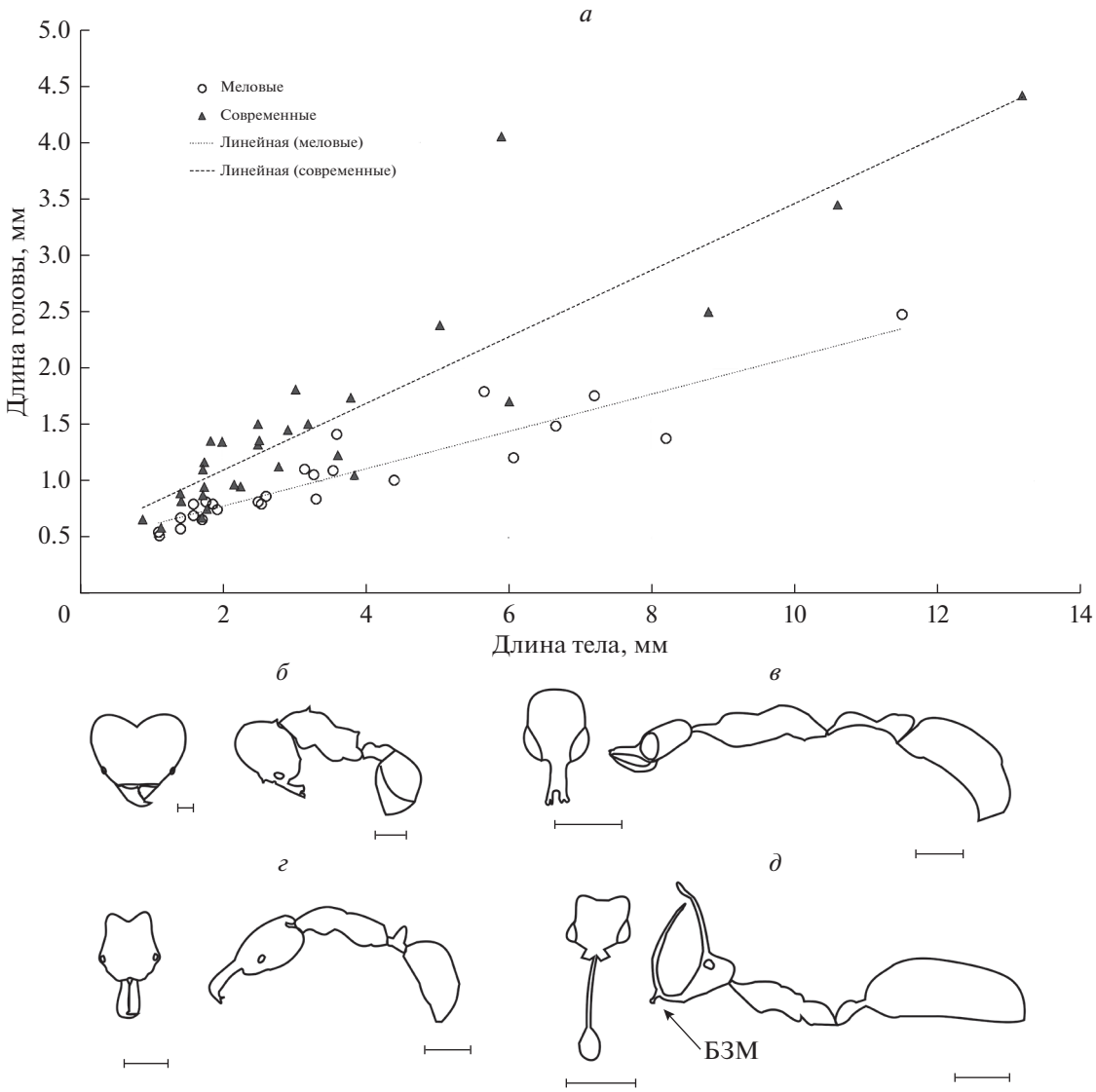


Рис. 4. Соотношения размеров и особенности габитуса рецентных и меловых вымерших муравьев: *а* – зависимость между длиной головы и длиной тела у стволовых и рецентных муравьев; *б–г* – контуры головы с дорсальной стороны и тела в профиль: *б* – *Atta laevigata* (CASENT0922055), *в* – *Anochetus* sp. (CASENT0010781), *г* – *Aquilomyrmex huangi* (NIGP171999), *д* – *Ceratomyrmex ellenbergeri* (NIGP164022, NIGP164022). БЗМ – базальный зубец мандибул. Масштабная линейка: 1 мм, кроме *б* (тело) – 2 мм.

манной жертвой, нимфой *Caputoraptor elegans*, пришли к заключению, что мандибулы этих представителей двигались в вертикальной плоскости (Barden et al., 2020). Недавно обнаруженный и еще не описанный *Colotrechninae* sp., представитель Chalcidoidea, демонстрирует потрясающее внешнее сходство с меловыми Haidomyrmecinae структур головы (лобные выросты, наличие удлиненных щетинок вблизи выростов), строения мандибул (удлиненные загнутые вверх) и их взаимного расположения (Kamp et al., 2022). Изучение единственного экземпляра показало наличие только одного, а именно переднего, мыщелка мандибул, что позволяет челюстям двигаться в разных плоскостях – вертикальные движения (удерживание предметов между головной капсулой и мандибулами), а также горизонтальные движения (манипуляции между мандибулами). Все исследованные представители надсемейства также имеют одномыщелковое сочленение. Авторы исследования связывают такое устройство сочленения мандибул с эволюционной подвижностью и поразительным видовым разнообразием группы Chalcidoidea. Строение самих челюстей – наличие дополнительного зубца у вершины мандибул, развитая жевательная поверхность у ба-

зальной части мандибул, а также образ жизни хальцид говорят лишь о поверхностном сходстве с меловыми Haidomyrmecinae. Однако изучение биологии этого нового насекомого, характера движений мандибул в совокупности со сравнительным анализом способов сочленения мандибул и работы КМС у вымерших и рецентных муравьев сулят прекрасные перспективы для выяснения особенностей биологии Haidomyrmecinae. Латтке и Мело (Lattke, Melo, 2020) также обратили внимание на сходство формы головы Haidomyrmecinae с некоторыми паразитоидными стебельчатобрюхими перепончатокрылыми (*Tyrannoscelio*, *Stentorceps*, *Nanocthulhu*). Недавно открытые неотропические *Tyrannoscelio* к тому же имеют мощные, длинные с несколькими зубцами мандибулы, которые могут двигаться в вертикальной и несколько наклонной плоскости, как предполагается, с целью раскапывания грунта (Masner et al., 2007).

Приведенные факты существования современных представителей перепончатокрылых с модифицированной КМС аналогично (по крайней мере, внешне) наблюдаемой у адских муравьев, говорят о возможности подобных перестроек КМС у разных перепончатокрылых, а следовательно, не являются уникальным явлением для вымерших групп муравьев. Наиболее вероятно, что движение челюстей Haidomyrmecinae было не строго в вертикальной или горизонтальной плоскостях, а вентрально-латеральное, поскольку разводить в стороны челюсти необходимо, чтобы работать базальными зубцами, об этом может свидетельствовать и расхождение вершин апикальных зубцов у видов с наиболее длинными челюстями (см. рис. 3*в*), т.е. чтобы вершины мандибул не мешали друг другу при раскрытии челюстей. Причем некоторые особенности челюстей стволовых таксонов муравьев свидетельствуют в пользу того, что эти движения характерны не только для Haidomyrmecinae, но и для представителей Zigrasimeciinae и Sphecomyrminae, по крайней мере *Gerontoformica*. Стоит упомянуть, что морфологическая общность, которая прослеживается в строении этих стволовых групп муравьев, делает систему филогенетических отношений, где все три вымерших подсемейства предполагаются монофилетической ветвью, предложенную в свое время Длусским (Длусский, Федосеева, 1988; Dlussky, 1996) и позже поддержанную в работе Борисенко (Borysenko, 2017), актуальной. Предрасположенность к сходному направлению эволюции КМС у представителей этих стволовых таксонов заложена, как представляется, несколькими морфологическими особенностями стволовых муравьев, а именно, двузубыми мандибулами и слабой, несовершенной КМС. Двузубые мандибулы перепончатокрылых фиксируют жертву и не позволяют ей вертеться вокруг оси в момент нанесения удара жалом. Этого достаточно для летающих хищников, даже охотящихся на крупных жертв – жертва после ужаления неподвижна и во время транспортировки по воздуху зафиксирована (такое поведение можно наблюдать у *Amophila*, например). Но нелетающему социальному хищнику требуется донести до гнезда по субстрату добычу, которую в пути еще могут отобрать конкуренты. Решение, которое реализуют сфекомирмины и другие стволовые таксоны – это прижать жертву к головной капсуле (лоб, наличник), в отличие от рецентных муравьев, которые зажимают предметы между мандибулами. Именно по этой причине у некоторых меловых формикоидов с увеличением размеров добычи вершинный зубец удлиняется, лобное пространство увеличивается и армируется – жертва помещается не между челюстями, а между головой и челюстями. Так, анализ разнообразия ротовых придатков десятка видов Haidomyrmecinae выявил параллельное и независимое возникновение загнутых удлиненных мандибул и клипеальных выростов, “рогов”, у разных родов в этом подсемействе, а также установил строгую корреляцию между развитием мандибул и размером клипеуса, которая отсутствует у современных муравьев (Barden et al., 2020). Вершинный зубец мандибул увеличивается, а базальный остается ближе к основанию мандибул и ротовому отверстию. В некоторых случаях базальный зубец претерпевает некоторые модификации. Очевидно, что базальный зубец использовался для более точных манипуляций – возможно, манипуляции с расплодом, разделки добычи в гнезде или при уходе за гнездом (см. рис. 1*а*, 3*б*, *в*, 4*д*). Таким образом, большие челюсти нужны в большей степени не как орудия убийства, а в качестве средства зафиксировать жертву для удара жалом и затем донести добычу до гнезда. Современные муравьи имеют мощные челюсти и мощную мускулатуру, отражающуюся на размере и форме головной капсулы (рис. 4*б*, *в*), второе преимущество современных муравьев – это коллективная охота, когда и защиту добычи, и ее транспортировку могут осуществлять очень маленькие особи с небольшими челюстями вне зависимости от размера добычи (рис. 5). Челюсти адских муравьев, несмотря на длину, как правило, не выглядят мощными, а форма головной капсулы не отражает увеличение объема мускулатуры (как у современных муравьев, в отличие от головных выростов – рогов – размер головной капсулы остается относительно маленьким (рис. 4). Хрупкость челюстей адских муравьев также отметили Латтке и Мело (Lattke, Melo, 2020), в отличие от

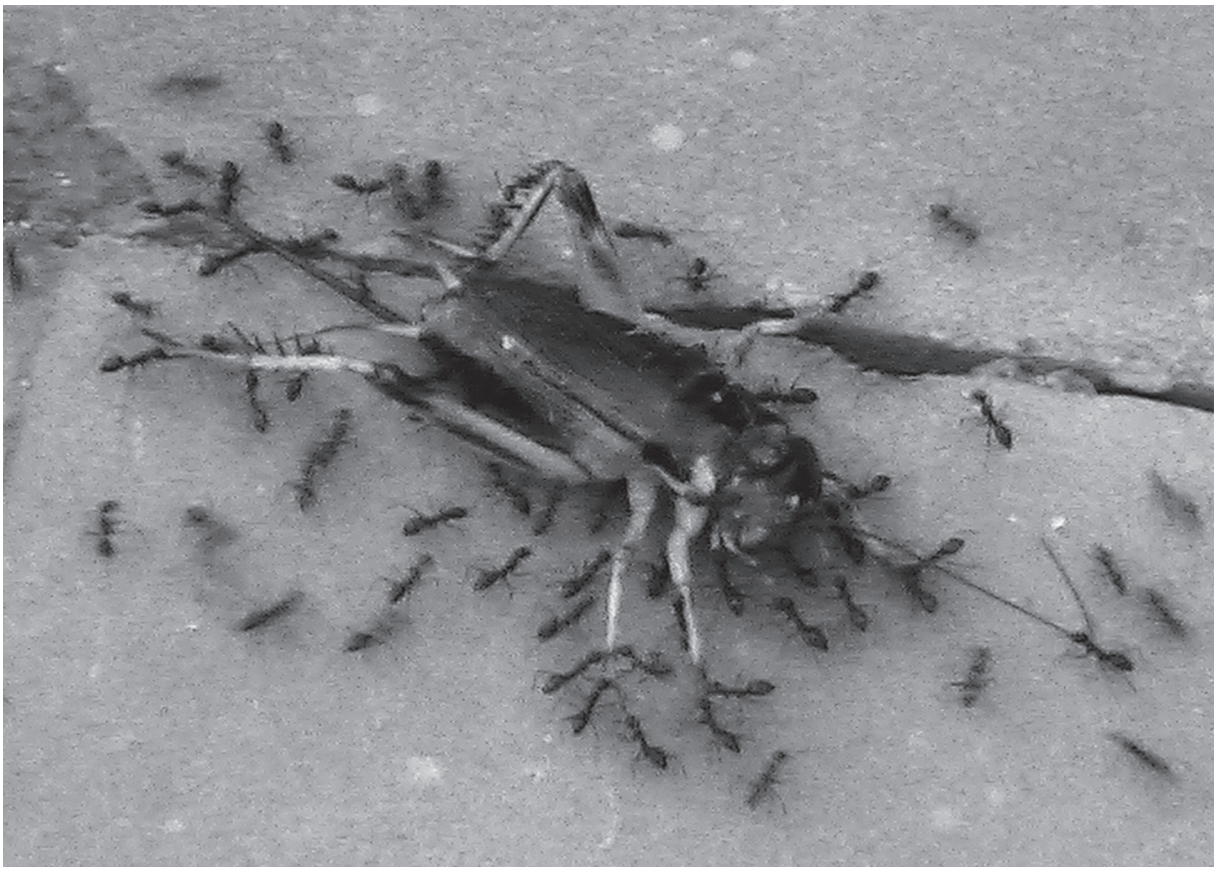


Рис. 5. Коллективная транспортировка мелкими рецентными муравьями крупной добычи включает несколько этапов: обнаружение добычи (жертвы), мобилизация муравьев из гнезда к добыче (убийство жертвы), охрана добычи, непосредственно совместная транспортировка и разделка добычи.

толстых жестких мандибул *Tyrannoscelio*. Предлагаемая здесь концепция челюстей предполагает, что зазубренный край, щетинки и волоски на головных выростах требуются для фиксации жертвы и ее контроля. При этом щетинки и зубцы имеются и у длиннорогих и длинночелюстных хайдомирмециин (*Ceratomyrmex*), и у представителей сфекомирмин среднего размера с небольшими мандибулами (*Gerontoformica*), и у самых мелких с крохотными мандибулами представителей стволовых групп (*Zigrasimecia*) (рис. 1*б*, *г*). В отличие от стволовых муравьев, у которых челюсть остается двузубой и увеличение размеров челюсти происходит за счет удлинения только вершинного зубца, челюсти современных муравьев увеличиваются по всей длине и зубцы распределены также по всей длине, за счет чего становятся более мощными (рис. 1*а*, *ж*, *м*, *н*, 3*в*, 4*д*).

Исходя из приведенных аргументов, я предполагаю не идеальной версию челюстей-капканов, высказанную еще при описании первого представителя Haidomyrmecinae (*H. cerberus*) (Dlussky, 1996), поскольку для их реализации нужны мощные мускулы, тем более если предполагается пронзание жертвы. Гипотеза питания гемолимфой (Barden et al., 2017) видится малообоснованной. Во-первых, чтобы питаться гемолимфой не нужны длинные и тем более загнутые челюсти (см. рис. 1*а*, 3*б*), достаточно проколоть или прокусить жертву острым коротким “инструментом” (а современные муравьи в этих целях прекрасно используют мандибулы любой формы (*Mystrium camillae*, *Adetomyrma venatrix*, *Amblyopone silvestrii* и др.), во-вторых, довольно сложно представить процесс снятия жертвы с этих “сабель” и их последующую чистку, и третий аргумент – питание жидкой пищей предполагает ее передачу другим членам семьи, что с такими челюстями довольно сложно, а в представленной здесь концепции не могло быть характерно для примитивных в социальном отношении стволовых таксонов муравьев. Также стоит учитывать, что питание жидкой пищей предполагает перенос ее значительных количеств в брюшке, которое должно быть растягивающимся, поэтому было бы интересно оценить эту характеристику у инклюзов. Более правдоподоб-

но, на мой взгляд, использование относительно коротких и прочных мандибул для фиксации и умерщвления жертвы (в том числе и ее прокалывание), а также разделка и питание добычи наподобие современных представителей *Myrmoteras*, например (многократное прокалывание и потребление измельченной субстанции) (Moffett, 1986). Питание жидкой пищей в виде экссудатов растений и пади, по-видимому, также могло быть распространено среди стволовых таксонов в качестве дополнительной подкормки, как это делают некоторые понероморфы, не использующие оральный трофаллаксис, но питающиеся "для себя в пути" или использующие (слабоэффективную) технику переноса жидкости между мандибулами (Paul, Roces, 2003).

В этом же ключе можно рассматривать и строение уникального околоротового вооружения зигразимециин: щетинки, хитиновые щеточки не являются свидетельством уникального способа охоты (или жертв) этих муравьев, а только способ удержать мягкие тела мелких беспозвоночных, которые, по-видимому, могли составлять диету мельчайших муравьев, длина тела которых около 2 мм, а также других мягких беспозвоночных в случае более крупных видов муравьев. Авторы описания *Zigrasimecia hoelldobleri* и *Protozigrasimecia chauli* также считают мелких беспозвоночных наиболее вероятной их добычей (Cao et al., 2020b). Наличие жала и мощный рельеф головной капсулы у такого мелкого насекомого скорее свидетельствует в пользу хищничества, чем питания жидкой пищей, как предполагают некоторые авторы. В случае зигразимециин очень удачно сопоставление механизма работы мандибул и клипеуса с работой верхних и нижних челюстей рыб, поскольку плоские мандибулы с разных сторон тела по форме края комплементарны и способны плотно прилегать друг к другу, образуя единую плоскость.

Кроновые таксоны пошли по другому пути – манипуляции предметами только между мандибулами, не привлекая головную капсулу, и добились успеха, варьируя размеры, форму, число зубцов мандибул, с одной стороны, и объем и группы мышц кранио-мандибулярной системы, с другой.

Появление у некоторых кроновых групп кислой железы с возможностью распыления кислоты Уилсон и Холлдоблер также связывали со сменой диеты (типов жертв?), но связь между диетой (сменой типа жертв) и этой способностью не охарактеризована (Wilson, Hölldobler, 2005). Представляется, что умение распылять кислоту может быть востребовано только при скоординированных коллективных действиях, одиночному охотнику эффективнее иметь жало. Хотя замечательная работа Смита (Smith, 2019) продемонстрировала преимущества кислотной атаки *Formica archboldi* против жертвы – мощного и сильного одиночного охотника *Odontomachus brunneus* с челюстями-капканами, все же атака кислотой является хорошей оборонительной стратегией для защиты пищевых ресурсов и гнезда у высокосоциальных муравьев: и как ядовитый агент, и как сигнал тревоги (Яковлев, 2010). Возможно, что появление кислой железы и способности распылять секрет связано с социальностью в большей степени, чем с диетой. Об этом говорит тот факт, что не только подсемейства долиходерины и формицины обладают такой способностью, но именно высокосоциальные представители Myrmicinae, такие как *Crematogaster*, также приобрели ее.

Ориктоценоз бирманского янтаря как модель процесса зарождения современных мирмекокомплексов. Принцип Гибсона. Этолого-экологическая гипотеза возникновения кроновых групп муравьев и их эволюционного успеха

Несомненно, что биоразнообразие палеобиоценозов бирмита очень велико. Можно говорить, что современные биоценозы этой территории прямые "потомки" меловых. Тем не менее таксономический состав муравьев из бирмита и в сходных современных экосистемах этого региона на уровне подсемейств и родовом уровне разный. Каковы причины изменения таксономического состава? Смена флоры голосеменных несомненно важный фактор, но сам по себе он не объясняет кардинальной смены стволовых таксонов на кроновые – как циклы оледенения и термальные оптимумы (а с ними и изменение флористического состава биоценозов) в кайнозое приводили лишь к смене преобладающих групп, но не к изменению морфологической "конструкции" Formicidae. Для объяснения высказываемой здесь гипотезы, я прибегла к введению "принципа Гибсона", **как краткой формулировки известной в морфологической эволюции, эволюции биоценозов, эволюции социальности** (Treanore et al., 2021) (а скорее всего, и общей черте эволюции на всех ее уровнях организации: молекулярная эволюция, эволюция онтогенеза, макроэволюция) **тенденции формирования чего-то нового не "сразу" и не "постепенно", а мозаично, в ходе перебора комбинаций элементарных единиц "конструкции"**. В эволюционной истории биоты хорошо известны примеры параллельной морфологической эволюции в разных (сестринских) филогенетических ветвях: например, признаков, характерных для птиц – "орнитизация", млекопитающих –

"маммализация", артропод – "артроподизация". Эффект влияния определенных условий биотических связей и общей генетической (онтогенетической) среды у филогенетически (а следовательно, конструктивно) близких организмов приводит к возникновению сходной направленности эволюции. В свою очередь, новые приспособления изменяют биотические взаимодействия, т.е. саму среду, в которой протекает эволюция, делая ее более приемлемой для таксонов, аккумулирующих весь комплекс адаптаций. Известное высказывание американо-канадского писателя-фантаста Уильяма Гибсона: "*Будущее уже наступило. Просто оно еще неравномерно распределено*", как нельзя лучше характеризует эти эволюционные феномены. Согласно принципу Гибсона, предлагаю гипотезу зарождения и формирования современной биоценотической роли муравьев в условиях пищевой (экологической) специализации стволовых таксонов муравьев и возникновения комплекса ключевых адаптаций кроновых таксонов муравьев на примере палеоценозов Мьянмы. Будучи активной, разнообразной группой, стволовые таксоны муравьев "создали" адаптивное пространство, поделенное внутри себя на экологические субниши, не пуская других активных членистоногих хищников. Можно предположить в соответствии с принципом Гибсона, что стволовые таксоны муравьев на протяжении мела демонстрировали процесс "формикоидизации": различные характеристики морфологической конструкции и социального устройства в разных сочетаниях. Однако комплекс ключевых адаптаций – возможность коллективного поведения, эффективной коммуникации, координации действий на уровне семьи, строение кранио-мандибулярной системы и антенн – в результате взаимосвязанных морфологических изменений и поведенческих паттернов в полной мере проявился именно у кроновых групп муравьев, что дало возможность последним стать генералистами, но при этом и более эффективными хищниками, чем муравьи стволовых таксонов. Все это дало конкурентные преимущества над муравьями-специалистами стволовых групп. Действительно, пищевая специализация у современных муравьев есть: а) у некоторых таксонов с примитивным социальным устройством, с небольшими семьями (где часто сохраняются тенденции к увеличению относительного размера челюстей, часто те самые обитатели подстилки и верхних слоев почвы – мирмицины, понерины); б) в специфических условиях среды с резким ограничением ярусности и ресурсов, например, пустыни (дифференциация по абсолютным размерам рабочих особей между видами); в) сформировавшаяся гораздо позже в тропических лесах с преобладанием мортмассы, а именно, у специалистов-грибоводов. Доминирующие же в современных экосистемах таксоны муравьев представляют собой виды с большими семьями (развитой социальной организацией, системой коммуникации, охраняемой территорией) с широким пищевым спектром, который включает содержание выделяющих падь насекомых (развитые формы трофаллаксиса) и коллективное не специализированное по жертве хищничество. Скорее всего, ни один из перечисленных пунктов не могут себе позволить муравьи с примитивной социальной организацией. Габитус эффективного наземного быстрого нелетающего хищника-герпетобионта (дендробионта) и социальное устройство способствовали автокаталитическому процессу совершенствования новой жизненной формы. В этот момент, видимо, происходит радиация кроновых таксонов по Г.М. Длусскому, т.е. приспособление новой формы к разным ярусам с вытеснением стволовых таксонов. Несмотря на специализацию, муравьи стволовых таксонов не могут удержать позиций, поскольку, как было показано, совершенные социальные навыки способствуют более эффективному удержанию пищевых ресурсов (т.е. их монополизации) как в сообществе современных муравьев, так и в целом у перепончатокрылых (Путятина, 2011; Захаров, 2015; I'Anson Price et al., 2021). Так, например, "на способность семьи питаться с крупного источника пищи влияют: эффективность поиска пищи; эффективность мобилизации; количество особей, мобилизуемых на пищу, и агрессивность вида в борьбе за кормушку" (Путятина, 2011), а эти характеристики, в свою очередь, отражают уровень социальных (коммуникативных) внутрисемейных навыков, но не размеры челюстей. Таким образом, понероморфы не были оттеснены с главных позиций, как предполагает гипотеза преемственности, а всегда занимали то же место (там, где возникли), что и сейчас, где ресурсная база позволяет существовать небольшим семьям социальных хищников (иногда специализированным) с одиночным типом фуражировки с небольшой долей углеводов в диете – геобионты, стратобионты и герпетобионты в богатом (лесном) биоценозе теплого климата.

Исходя из высказанных логических предпосылок и морфологического анализа, этолого-экологическая гипотеза заключается в следующем. Представители стволовых таксонов муравьев обладали менее совершенной коммуникативной способностью, менее эффективной КМС и зрительной пространственной ориентацией в большей степени, чем обонятельной, что блокировало

развитие социальности, основанной на запаховых стимулах (развитие коммуникативных навыков, увеличение размера семьи, полиэтизм и полиморфизм). По причине более слабой коммуникативной организации их экологическая роль хищников среди насекомых (членистоногих) в условиях обилия и разнообразия ресурсов приводит к адаптивной радиации путем пищевой специализации, что является обычной тенденцией в эволюции среди насекомых (в том числе у одиночных перпончатокрылых), и, в частности, у современных муравьев с примитивной социальной организацией. Пищевая специализация в свою очередь на фоне бегающей, а не летающей, жизненной формы со слабо развитой коммуникативной способностью и специфической двузубой кранио-мандибулярной системой, отсутствием развитого кастового устройства семьи обуславливает адаптивную морфологическую эволюцию видов: разнообразие и относительные размеры челюстей, размеры особей. Комплекс ключевых адаптаций кроновых групп – возможность сложной коммуникации и координации действий, морфологические особенности кранио-мандибулярной системы и антенн – возникает с усилением роли обонятельных анализаторов на основе бегающего, хорошо ориентирующегося в трехмерном пространстве социального насекомого-герпетобионта и приводит ее обладателей к созданию эффективных неспециализированных хищников, получивших возможность контролировать ресурсную базу и, благодаря трофаллаксису, использовать и перераспределять в семье новый ресурс – богатую углеводами жидкую пищу (падь Hemiptera, нектар). В созданном стволовыми таксонами муравьев адаптивном пространстве поделенные специалистами по размерам и типам жертв экологические ниши по-новому “форматируются” представителями кроновых групп – возникает система соподчинения, понимаемая у современных муравьев под доминированием (виды-доминанты, субдоминанты, инфлюенты), где тип и размеры добычи на видовом уровне определяются не размером челюстей, а численностью семьи (Kaczmarek, 1953; Резникова, 1980; Захаров, 1991, 1994, 2015). Однако благодаря совершенной КМС и полиэтизму (полиморфизму) в условиях эффективного распределения пищи и разделения функций внутри семьи челюсти муравьев могут быть модифицированы под конкретные задачи даже внутри семьи (семейный полиморфизм: рабочие и солдаты).

Таким образом, представляется, что смена мирмекофауны стволовых таксонов на современную происходила не вследствие смены диеты (из-за последствий замещения голосеменных покрытосеменными растениями), как предполагается в “гипотезе династической преемственности”, а по причине формирования новой прогрессивной группы муравьев. Изменение диеты (в частности, использование жидкой пищи), в свою очередь, было следствием морфологической и этологической эволюции кроновых таксонов. Поскольку, согласно принципу Гибсона, среда была “подготовлена” мозаичным распределением признаков и характеристик среди специализированных стволовых таксонов муравьев к появлению комплекса признаков, реализованного у кроновых муравьев, менее совершенные в этом пространстве стволовые таксоны не смогли выдержать конкуренции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность А.В. Антропову и Е.Б. Федосеевой (Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова), С.Ю. Чайке (МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в подборе литературы по перепончатокрылым и обсуждении некоторых деталей морфологии, а также В.Г. Гринькову (каф. биологической эволюции МГУ).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ 04-1-21 № 121031600198-2.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Длусский Г.М., 1983. Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых – “промежуточное звено” между муравьями и сколиоидами // Палеонтол. журн. № 3. С. 65–73.

Длусский Г.М., 1987. Новые Formicoidea (Hymenoptera) позднего мела // Палеонтол. журн. Т. 21. № 1. С. 131–135.

Длусский Г.М., Расницын А.П., 2007. Палеонтологическая летопись и этапы эволюции муравьев // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 2. С. 118–134.

Длусский Г.М., Федосеева Е.Б., 1988. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С. 70–144.

Жерихин В.В., 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: КМК. 542 с.

Захаров А.А., 1991. Организация сообществ муравьев. М.: Наука. 278 с.

Захаров А.А., 1994. Структура поселений муравьев островов Тонга и Западное Самоа // Животное население островов Юго-Западной Океании. М.: Наука. С. 93–142.

Захаров А.А., 2015. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: КМК. 404 с.

Путятина Т.С., 2011. Поведение муравьев разных видов при совместной фуражировке // Зоол. журн. Т. 90. № 2. С. 174–183.

Расницын А.П., 2016. Разнообразие насекомых в палеозое и в мелу // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 54. С. 441–455.

Резникова Ж.И., 1980. Межвидовая иерархия у муравьев // Зоол. журн. Т. 59. № 8. С. 1168–1176.

Федосеева Е.Б., 2001 Морфофункциональные аспекты топографии головной капсулы Aculeata (Hymenoptera) // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 2. С. 157–170.

Яковлев И.К., 2010. Этологические аспекты функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Тр. Рус. энтомол. о-ва. Т. 80. № 4. С. 180–187.

Barden P., Grimaldi D.A., 2016. Adaptive radiation in socially advanced stem-group ants from the Cretaceous // Curr. Biol. V. 26. № 4. P. 515–521. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.060

Barden P., Herhold H.W., Grimaldi D.A., 2017. A new genus of hell ants from the Cretaceous (Hymenoptera: Formicidae: Haidomyrmecini) with a novel head structure // Syst. Entomol. V. 42. P. 837–846. https://doi.org/10.1111/syen.12253

Barden P., Perrichot V., Wang B., 2020. Specialized predation drives aberrant morphological integration and diversity in the earliest ants // Curr. Biol. V. 30. № 19. P. 3818–3824. e4. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.106

Borysenko L., 2017. Description of a new genus of primitive ants from Canadian amber, with the study of relationships between stem- and crown-group ants (Hymenoptera: Formicidae) // Insecta Mundi. Art. 0570. P. 1–57.

Boudinot B.E., Perrichot V., Chaul J.C.M., 2020. *Camelosphecia* gen. nov., lost ant-wasp intermediates from the mid-Cretaceous (Hymenoptera, Formicoidea) // ZooKeys. V. 1005. P. 21–55. https://doi.org/10.3897/zookeys.1005.57629

Cao H., Boudinot B.E., Shih C., Ren D., Gao T., 2020a. Cretaceous ants shed new light on the origins of worker polymorphism // Sci. China Life Sci. V. 63. № 7. P. 1085–1088. https://doi.org/10.1007/s11427-019-1617-4

Cao H., Boudinot B.E., Wang Z., Miao X., Shih C. et al., 2020b. Two new iron maiden ants from Burmese amber (Hymenoptera: Formicidae: Zigrasimeciini) // Myrmecol. News. V. 30. P. 161–173. https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_030:161

Dlussky G.M., 1996. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Burmese amber // Paleontol. J. V. 30. № 4. P. 449–454.

Dlussky G.M., 1999. New ants (Hymenoptera: Formicidae) from Canadian amber // Paleontol. J. V. 33. № 4. P. 409–412.

Dlussky G.M., Brothers D.J., Rasnitsyn A.P., 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae // Insect Syst. Evol. V. 35. № 1. P. 1–13. https://doi.org/10.1163/187631204788964727

Engel M.S., Grimaldi D.A., 2005. Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera: Formicidae) // Am. Mus. Novit. V. 3485. P. 1–23. https://doi.org/10.1206/0003-0082(2005)485[0001:PNAICA]2.0.CO;2

Euzébio D.E., Martins G.F., Fernandes-Salomão T.M., 2013. Morphological and morphometric studies of the antennal sensilla from two populations of *Atta robusta* (Borgmeier 1939) (Hymenoptera: Formicidae) // Braz. J. Biol. V. 73. № 3. P. 663–668. https://doi.org/10.1590/S1519-69842013000300026

Grimaldi D., Agosti D., 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants // Proc. Natl Acad. Sci. USA. V. 97. P. 13678–13683. https://doi.org/10.1073/pnas.240452097

Grob R., Tritscher C., Grübel K., Stigloher C., Groh C. et al., 2021. Johnston's organ and its central projections in Cataglyphis desert ants // J. Comp. Neurol. V. 529. P. 2138–2155. https://doi.org/10.1002/cne.25077

Gronenberg W., 1996. The trap-jaw mechanism in the dacetine ants *Daceton armigerum* and *Strumigenys* sp. // J. Exp. Biol. V. 199. № 9. P. 2021–2033.

Gronenberg W., 2008. Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: Strength in numbers // Myrmecol. News. V. 11. P. 25–36.

Gronenberg W., Hölldobler B., 1999. Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain // J. Comp. Neurol. V. 412. P. 229–240.

Gronenberg W., Paul J., Just S., Hölldobler B., 1997. Mandible muscle fibers in ants: fast or powerful? // Cell Tissue Res. V. 289. № 2. P. 347–361.

Guo S., Kim J., 2007. Molecular evolution of *Drosophila* odorant receptor genes // Mol. Biol. Evol. V. 24. № 5. P. 1198–1207. https://doi.org/10.1093/molbev/msm038

Hashimoto Y., 1990. Unique features of sensilla on the antennae of Formicidae (Hymenoptera) // Appl. Entomol. Zool. V. 25. № 4. P. 491–501. https://doi.org/10.1303/aez.25.491

Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. The Ants. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 732 p.

Just S., Gronenberg W., 1999. The control of mandible movements in the ant *Odontomachus* // J. Insect Physiol. V. 45. № 3. P. 231–240. https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00118-8

I'Anson Price R., Segers F., Berger A., Nascimento F.S., Grüter C., 2021. An exploration of the relationship between recruitment communication and foraging in stingless bees // Curr. Zool. V. 67. № 5. P. 551–560. https://doi.org/10.1093/cz/zoab043

Kaczmarek W., 1953. Badania nad zespolami mrowek lesnych // Ekol. Polska. V. 1. № 2. P. 69–96.

LaPolla J.S., Dlussky G.M., Perrichot V., 2013. Ants and the fossil record // Annu. Rev. Entomol. V. 58. P. 609–630.

Lattke J.E., Melo G.A.R., 2020. New haidomyrmecine ants (Hymenoptera: Formicidae) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar // Cretac. Res. V. 114. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104502

Masner L., Johnson N.F., Arias-Penna N.M., 2007. *Tyrannoscelio*, a new genus of neotropical Scelionidae (Hymenoptera: Platygastroidea) with description of two new species // Am. Mus. Novit. V. 3551. P. 1–8. https://doi.org/10.1206/0003-0082(2007)3551[1:TANGON]2.0.CO;2

McKellar R.C., Glasier J.R.N., Engel M.S., 2013. New ants (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) from Canadian Late Cretaceous amber // Bull. Geosci. V. 88. P. 583–594. https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1425

Moffett M.W., 1986. Trap-jaw predation and other observations on two species of *Myrmoteras* (Hymenoptera: Formicidae) // Insectes Soc. V. 33. P. 85–99.

Morgan D.E., 2009. Trail pheromones of ants // Physiol. Entomol. V. 34. P. 1–17. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2008.00658.x

Nakanishi A., Nishino H., Watanabe H., Yokohari F., Nishikawa M., 2009. Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: structure and distribution of sensilla on the flagellum // Cell Tissue Res. V. 338. P. 79–97. https://doi.org/10.1007/s00441-009-0863-1

Paul J., Gronenberg W., 2002. Motor control of the mandible closer muscle in ants // J. Insect Physiol. V. 48. № 2. P. 255–267. https://doi.org/10.1016/s0022-1910(01)00171-8

Paul J., Roces F., 2003. Fluid intake rates in ants correlate with their feeding habits // J. Insect Physiol. V. 49. № 4. P. 347–357. https://doi.org/10.1016/s0022-1910(03)00019-2

Radchenko A.G., Perkovsky E.E., 2021. Wheeler's dilemma revisited: First *Oecophylla–Lasius* syninclusion and other ants syninclusions in the Bitterfeld amber (late Eocene) // Invertebr. Zool. V. 18. № 1. P. 47–65.

Richter A., Garcia F.H., Keller R.A., Billen J., Economo E.P., Beutel R.G., 2020. Comparative analysis of worker head anatomy of Formica and Brachyponera (Hymenoptera: Formicidae) // Arthropod Syst. Phylogeny. V. 78. № 1. P. 133–170. https://doi.org/10.26049/ASP78-1-2020-06

Ross A.J., 2021. Burmese (Myanmar) amber taxa, on-line supplement, v. 2021.1. 27 p. http://www.nms.ac.uk/explore/stories/natural-world/burmese-amber/

Smith A.A., 2019. Prey specialization and chemical mimicry between *Formica archboldi* and *Odontomachus* ants // Insectes Soc. V. 66. P. 211–222. https://doi.org/10.1007/s00040-018-0675-y

Treanore E., Derstine N., Amsalem E., 2021. What can mechanisms underlying derived traits tell us about the evolution of social behavior? // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 114. № 5. P. 547–561. https://doi.org/10.1093/aesa/saaa033

Trible W., Olivos-Cisneros L., McKenzie S.K., Saragosti J., Chang N.-Ch., et al., 2017. *orco* mutagenesis causes loss of antennal lobe glomeruli and impaired social behavior in ants // Cell. V. 170. № 4. P. 727–735. https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.07.001

Kamp T., van de, Mikó I., Staniczek A.H., Eggs B., Bajerlein D. et al., 2022. Evolution of flexible biting in hyperdiverse parasitoid wasps // Proc. R. Soc. B. V. 289. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2086

Vršanský P., Bechly G., Zhang Q., Jarzembowski E.A., Mlynský T., et al., 2018. Batesian insect-insect mimicry-related explosive radiation of ancient alienopterid cockroaches // Biologia. V. 73. P. 987–1006. https://doi.org/10.2478/s11756-018-0117-3

Ward P.S., 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities // Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity. Washington: Smithsonian Institution. P. 99–121.

Wilson E.O., 1985. Ants from the Cretaceous and Eocene amber of North America // Psyche. V. 92. № 2–3. P. 205–216.

Wilson E.O., Hölldobler B., 2005. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation // Proc. Natl Acad. Sci. V. 102. № 21. P. 7411–7414. https://doi.org/10.1073/pnas.0502264102

Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L., Jr., 1967. The first Mesozoic ants // Science. V. 157. P. 1038–1040. https://doi.org/10.1126/science.157.3792.1038

Yan H., Opachaloemphan C., Mancini G., Yang H., Gallitto M. et al., 2017. An engineered *orco* mutation produces aberrant social behavior and defective neural development in ants // Cell. V. 170. № 4. P. 736–747. https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.06.051

Zhang Q., Rasnitsyn A.P., Wang B., Zhang H., 2018. Hymenoptera (wasps, bees and ants) in mid-Cretaceous Burmese amber: A review of the fauna // Proc. Geol. Assoc. V. 129. № 6. P. 736–747. https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2018.06.004

Zheng D., Chang S.C., Perrichot V., Dutta S., Rudra A. et al., 2018. A Late Cretaceous amber biota from central Myanmar // Nat. Commun. V. 9. https://doi.org/10.1038/s41467-018-05650-2

Zhou X., Slone J.D., Rokas A., Berger S.L., Liebig J. et al., 2012. Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding // PLoS Genet. V. 8. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002930

Cretaceous Burmese amber ants: Morphological features and community structure

K. S. Perfilieva*

Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119234 Russia
**e-mail: ksenperf@mail.ru*

We consider the phenomenon of morphological diversity of ants from the Cretaceous Burmese amber (Kachin). We propose an ethologic-ecological hypothesis that explains the features of the morphological diversity and of the ant communities of the Mesozoic and Cenozoic. It seems that some morphological features of stem formicoids allow assuming the absence of effective communication and, as a result, coordinated behaviour and collective hunting. Thus, the diversity of Cretaceous stem ants as predators represents food specialization by types of prey. Specialization in prey types leads to the division of the environment space into ecological niches between ant species. The crown groups of ants have evolved a crucial adaptation – effective communication and collective hunting (mobilization). This adaptation allowed them to move beyond the niches of specialized predators and serve of large colonies, since with developed communication the type and size of the prey are not strictly limited to the size of the ant and its jaws. Due to this, the structure of modern ant communities are formed more under the principle of hierarchy of colonies dominance (myrmecocomplex) than due to the division of ecological niches according to the type and size of prey, as in primitive Mesozoic ants.

EDN: FTKBYW
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 83, № 3, с. 202–207

УДК 595.774.2:591.4.498

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПРИКРЕПЛЕНИЯ КРЮЧКОВ ПУЛЬВИЛЛ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА HIPPOBOSCIDAE К ПУХОВЫМ ЧАСТЯМ ПЕРА ПТИЦ-ХОЗЯЕВ

© 2022 г. А. А. Яцук[1], *, А. Ф. Сафонкин[1], А. В. Матюхин[1], Т. А. Триселева[1]
[1]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия
**E-mail: sasha_djedi@mail.ru*

Поступила в редакцию 28.02.2022 г.
После доработки 23.03.2022 г.
Принята к публикации 30.03.2022 г.

Мухи-кровососки живут среди шерсти и перьев своих хозяев. Одним из элементов лапок кровососок являются пульвиллы, покрытые рядами щетинковидных образований, оканчивающихся двулопастными крючками. Крючки способствуют механическому прикреплению особи. Исследование особенностей прикрепления крючков к пуховым частям пера птиц-хозяев показало отсутствие явной видоспецифичности. Крючки могут прикрепляться своей наружной и внутренней поверхностью. В зависимости от формы и расположения крючков более универсальные (морфотип пульвилл 1) могут прикрепляться как к опахальцам лучей, так и к базальным клеткам лучей пуховых бородок, а более специализированные крючки (морфотипы пульвилл 3, 4) – только к опахальцам лучей. Опахальца лучей – более предпочтительная структура для прикрепления крючков, чем базальные клетки. Результаты исследования вносят вклад в изучение общих закономерностей механизма прикрепления и морфологических структур, ответственных за этот процесс, сходный как у беспозвоночных, так и некоторых позвоночных организмов.

DOI: 10.31857/S0044459622030083

Представители сем. Hippoboscidae Samouelle, 1819 являются высокоспециализированными облигатными кровососущими эктопаразитами млекопитающих и птиц, распространенными повсеместно (Досжанов, 1980) и представляющими особый интерес как переносчики многих опасных заболеваний (Bequaert, 1954; Досжанов, 1980; Забашта и др., 2017) как у млекопитающих (Ganez et al., 2002; Farajollahi et al., 2005; Забашта и др., 2017), так и у птиц (Хаметова и др., 2018).

Мухи-кровососки живут среди шерсти и перьев своих хозяев, поэтому в ходе эволюции у них сформировался механизм надежного прикрепления к подобным покровам, включающий в том числе морфологические структуры на лапках: коготки, пульвиллы и эмподий (Досжанов, 1980; Andreani et al., 2020). Такая сложная система позволяет мухе спокойно перемещаться не только в покровах хозяина, но и по другим субстратам (Petersen et al., 2018).

Коготки считаются основным элементом прикрепительного аппарата кровососок (Petersen et al., 2018). Другим важным компонентом механизма прикрепления к покровам являются пульвиллы, мягкие подушечкообразные структуры (Досжанов, 1980; Andreani et al., 2020). Они покрыты рядами щетинковидных образований, оканчивающихся двулопастными крючками (Petersen et al., 2018). На основе морфологии крючков было выделено четыре морфотипа пульвилл (Яцук и др., 2022).

Настоящая работа посвящена исследованию специфичности прикрепления крючков пульвилл разных морфотипов к пуховым частям пера птиц-хозяев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на самцах шести видов мух-кровососок: *Crataerina hirundinis* L., 1758 (2 особи, 9 лапок), *Icosta ardeae* Macquart, 1835 (1 особь, 6 лапок), *Hippobosca equina* L., 1758 (3 особи, 12 лапок), *Ornithoica turdi* Latreille, 1812 (4 особи, 9 лапок), *Ornithomya avicularia* L., 1758 (5 особей, 15 лапок) и *Pseudolinhia canariensis* Macquart, 1840 (4 особи, 15 лапок). Идентификация видов проведена по определительному ключу Т.Н. Досжанова (2003). Выбор видов для анализа определен на основе широты выбора птиц-хозяев мухами-кровососками. Согласно работам Т.Н. Досжанова (2003), А.В. Матюхина и С.И. Гашкова (2020), для узко-

Таблица 1. Места обнаружений крючков пульвилл на пуховых бородках

Вид мухи (морфотип пульвилл*)	Виды птиц-хозяев						
	домашняя курица	малая выпь	серая неясыть	сизый голубь	черный коршун	черный стриж	ласточка береговушка
Crataerina hirundinis (1)	Бк, Ол	Бк, Ол	–	–	–	–	Бк, Ол
Icosta ardeae (1)	Бк, Ол	Бк, Ол	–	–	–	–	–
Ornithoica turdi (1)	Бк, Ол	–	–	–	Бк, Ол	–	Бк, Ол
Ornithomya avicularia (1)	Бк	Бк, Ол	Ол	Бк	Бк, Ол	Ол	–
Pseudolinhia canariensis (3)	0	Ол	Ол	Ол	0	–	–
Hippobosca equina (4)	Ол	Ол	Ол	Ол	–	–	–

Примечание. * – по: Яцук и др., 2022. Обозначения: Бк – базальные клетки лучей, Ол – опахальца лучей, 0 – крючки не прикреплялись к перу, “–” – пара не участвовала в эксперименте.

специализированного вида *C. hirundinis* основным хозяином являются ласточки, для *I. ardeae* – цаплиевые, для *P. canariensis* – голубеобразные, *Or. avicularia* предпочитает крупных птиц из разных отрядов. *H. equina* и *O. turdi* имеют очень широкий круг хозяев, причем для *H. equina* характерно обитание на млекопитающих, хотя этот же вид был отмечен на разнообразных видах птиц.

Термины, обозначающие части пера, взяты из работ О.Ф. Черновой с соавт. (2006), О.Л. Силаевой с соавт. (2012, 2018): бородки первого порядка, снабженные бородками второго порядка (лучами), состоящими из базальных клеток и опахальцев лучей (рис. 1*а*).

Для эксперимента были взяты опахальца третьих-четвертых бородок первого порядка, покровных перьев семи видов птиц: домашней курицы (*Gallus gallus* L., 1758), малой выпи (*Ixobrychus minutus* L., 1766), серой неясыти (*Strix aluco* L., 1758), сизого голубя (*Columba livia* Gmelin, 1789), черного стрижа (*Apus apus* L., 1758), черного коршуна (*Milvus migrans* Boddaert, 1783), ласточки береговушки (*Riparia riparia* L., 1758).

Данная часть пера была выбрана, исходя из предположения, что основную часть времени своего пребывания на хозяине мухи-кровососки проводят в пуховом слое, как наиболее близком к коже птиц.

Отчлененные лапки мух и бородки первого порядка отмывали и обезжиривали с помощью детергента Твин 80 (Polysorbate 80).

На лапках мух щетинковидные образования с двулопастными крючками ориентированы поразному в зависимости от их местоположения на пульвилле (Petersen et al., 2018), и нельзя точно определить наилучшее положение опахальца для прикрепления мухи. В эксперименте лапка мухи удерживалась пинцетом в горизонтальном положении пульвиллами вверх. Другим пинцетом за базальный конец удерживалось опахальце бородки первого порядка, которым проводили вдоль горизонтальной поверхности пульвилл в обоих направлениях под разными углами.

Эксперимент проводили в спирте, чтобы исключить влияние статического электричества и проверить надежность механического способа присоединения крючков пульвилл к частям перьев. Для каждого исследованного варианта пары муха–перо эксперимент повторялся три раза.

H. equina, *Or. avicularia* и *P. canariensis*, различающиеся морфологией крючков пульвилл и уровнем специализации при выборе хозяев, были выбраны в качестве модельных видов. Они были соотнесены с четырьмя–пятью видами неспецифичных хозяев. Для проверки гипотезы зависимости уровня специфичности прикрепления крючков от морфотипа пульвилл в эксперимент были добавлены виды *C. hirundinis*, *I. ardeae* и *O. turdi*. *C. hirundinis* и *O. turdi* были соотнесены с тремя видами птиц, а вид *I. ardeae* из-за небольшого количества материала – только со своим специфичным и выбранным модельным неспецифичным хозяином (табл. 1). Критерием выбора пары муха–перо в случае специфичного хозяина служили предпочтения паразита к определенному таксону, а в случае неспецифичного хозяина – насколько вид-хозяин систематически далек от предпочитаемого паразитом хозяина.

В результате работы было получено 66 фотографий. Снимки были сделаны с использованием оборудования ЦКП “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН: установки S150A Sputter Coater (Edwards, UK) с напылением золота в ручном режиме и электронного микроскопа TESCAN MIRA 3 LMH (TESCAN, Czech Republic), оснащенного системой энергодисперсионного анализа AZtecOne X-act (Oxford Instruments, UK) и катодом Шоттки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По примеру работы Петерсена и соавт. (Petersen et al., 2018), на щетинковидном образовании

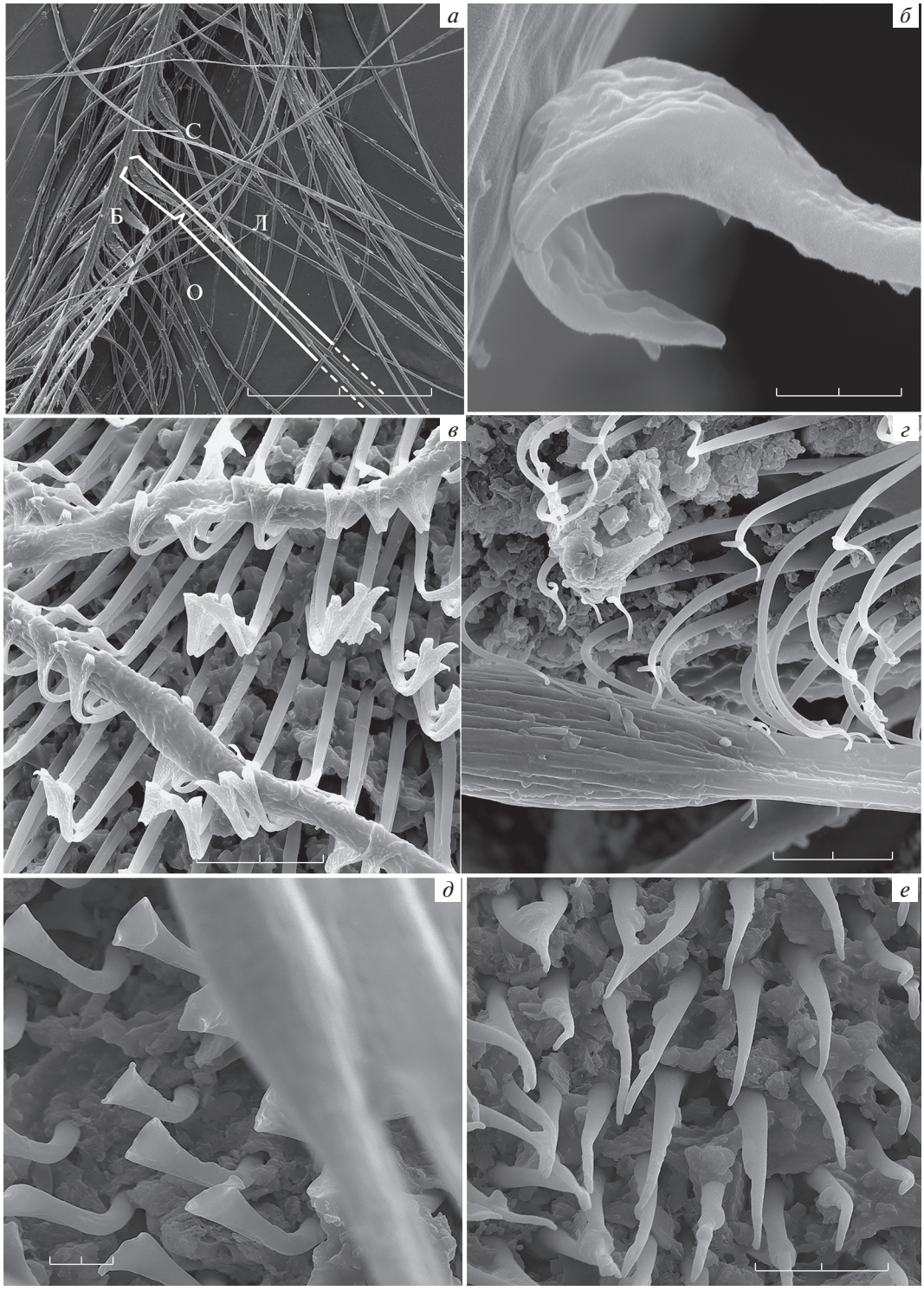


Рис. 1. Фотографии крючков пульвилл на пуховых частях перьев.
а – части пера птицы на примере черного коршуна. Б – базальная клетка луча, Л – луч, О – опахальце луча, С – стержень. Масштаб: 200 мкм. *б* – крючок с пульвилл *Ornithomya avicularia*, прикрепившийся к базальной клетке луча пуховой бородки черного коршуна. Масштаб: 1 мкм. *в* – прикрепление крючков пульвилл *Or. avicularia* обеими сторонами к опахальцам лучей пуховой бородки черного стрижа. Масштаб: 10 мкм. *г* – прикрепление крючков пульвилл *Pseudolinhia canariensis* к опахальцу луча пуховой бородки серой неясыти. Масштаб: 5 мкм. *д* – прикрепление крючков пульвилл *Hippobosca equina* к опахальцу луча пуховой бородки серой неясыти. Масштаб: 2 мкм. *е* – щетинковидные образования на пульвилле *H. equina*, оставшиеся без крючков. Масштаб: 5 мкм.

мы выделяем крючок как самостоятельную структуру для уточнения места обламывания. В результате проведенного эксперимента было показано, что крючки прикрепляются к базальным клеткам и опахальцам лучей пуховых бородок первого порядка (рис. 1*б*, *в*). Они могут прикрепляться как своей внутренней, так и наружной поверхностью (рис. 1*в*). Сила адгезии в месте прикрепления настолько велика, что при попытке отделить перо от лапки мухи происходит обламывание щетинковидных образований и крючки остаются на поверхности пера.

Видоспецифичность прикрепления крючков к перьям определенных птиц не отмечена. Так, крючки пульвилл *P. canariensis*, паразитирующего на голубеобразных, остались прикрепленными не только к голубиным перьям, но также к перьям выпи и неясыти, крючки *I. ardeae* – как к перьям выпи, так и к куриным перьям, а крючки *C. hirundinis* – к перьям ласточки, курицы и выпи (табл. 1).

Анализ способа прикрепления крючков показал, что они могут прикрепляться к перьям независимо от морфотипа пульвилл, однако не ко всем структурам. Так, крючки *C. hirundinis*, *I. ardeae* и *O. turdi*, пульвиллы которых относятся к морфотипу 1, прикреплялись как к опахальцам лучей, так и к базальным клеткам лучей. У узкоспециализированного *P. canariensis* (морфотип 3) (рис. 1*г*) и широкоспециализированного *H. equina* (морфотип 4) (рис. 1*д*) крючки прикрепляются только к опахальцам. Крючки *Or. avicularia* (морфотип 1), который также относится к широкоспециализированным видам, прикреплялись только к опахальцам серой неясыти и черного стрижа, только к базальным клеткам домашней курицы и сизого голубя, и в то же время прикреплялись как к опахальцам, так и базальным клеткам малой выпи и черного коршуна (табл. 1).

Опахальца лучей оказались более предпочтительной структурой по сравнению с базальными клетками для прикрепления крючков к пуховым бородкам покровных перьев: в девяти случаях крючки прикреплялись только к опахальцам и в двух – к базальным клеткам. Случаи прикрепления крючков только к опахальцам зафиксированы у трех видов из трех родов: *H. equina*, *P. canariensis* и для некоторых видов птиц у *Or. avicularia*; а только к базальным клеткам – исключительно у *Or. avicularia* (табл. 1).

Стоит отметить, что в случае с перьями серой неясыти крючки могли прикрепляться только к опахальцам лучей (табл. 1). Щетинковидные образования *H. equina* в подавляющем большинстве случаев обламывались у основания крючков (рис. 1*е*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что общая длина линии прикрепления объекта определяет надежность адгезии (Varenberg et al., 2010). Из принципов контактной механики известно, что дробление контакта на более мелкие субконтакты увеличивает адгезию (Arzt et al., 2003). Поскольку поведение кровососок предполагает перемещение мух между телом птицы-хозяина и ее гнездом, прикрепительный аппарат кровососок должен обеспечивать надежное прикрепление как к специфичным покровам хозяев, так и к другим субстратам. Даже небольшая часть пульвилл, находящаяся в надлежащем контакте с субстратом, обеспечивает достаточно прочное прикрепление относительно легких мух к поверхности (Petersen et al., 2018). Ввиду столь высокой адгезии крючков пульвилл, для быстрого и безопасного отсоединения их от субстрата может быть задействован эмподий, но данный вопрос требует отдельного изучения.

Пульвиллы мух-кровососок можно разделить на четыре морфотипа (Яцук и др., 2022) (табл. 1). Согласно этому делению, крючки на пульвиллах у видов *C. hirundinis*, *I. ardeae*, *O. turdi* и *Or. avicularia* относятся к морфотипу 1. Они длинные, со скругленными внутренними сторонами. Крючки *P. canariensis* относятся к морфотипу 3. Они также длинные, со скругленными внутренними сторонами, но собраны в пучки. Крючки *H. equina* относятся к морфотипу 4 и имеют короткие лопасти, что, по всей видимости, характерно для мух-кровососок, паразитирующих на млекопитающих. Можно предположить, что крючки на пульвиллах морфотипа 1 наиболее универсальные и позволяют прикрепляться как к базальным клеткам, так и к опахальцам лучей большинства видов птиц. Крючки пульвилл морфотипа 3 и морфотипа 4 способны прикрепляться только к опахальцам. При этом крючки пульвилл морфотипа 4 способны обеспечить прикрепление к широкому кругу птиц-хозяев, а крючки пульвилл морфотипа 3, несмотря на большую схожесть морфологии с крючками первого типа, – к ограниченному числу видов птиц, что определяет их большую специализированность. Полученные данные на практике подтверждают функциональную значимость выделенных ранее морфотипов прикрепительного аппарата кровососок.

Щетинковидные образования *H. equina* по всей видимости имеют особенности кутикулярной структуры, характерные для крючков пульвилл морфотипа 4, что способствует более легкому обламыванию крючков.

Явление крайне прочного сцепления крючков с перьями птиц, обнаруженное в нашем исследовании, может объясняться действием сил Ван-дер-Ваальса, аналогично известному механизму прикрепления щетинок на лапах гекконов

(Autumn et al., 2000; Autumn, Peattie, 2002). К настоящему моменту использование подобной системы прикрепления к поверхностям известно для *Gekko gecko* L., 1758 (Squamata, Gekkonidae), *Cupiennius salei* Keyserling, 1877 (Araneae, Trechaleidae), *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830 (Diptera, Calliphoridae), *Gastrophysa viridula* De Geer, 1775 (Coleoptera, Chrysomelidae) (Varenberg et al., 2010) и *Coccinella septempunctata* L., 1758 (Coleoptera, Coccinellidae) (Heepe et al., 2017). У всех перечисленных видов щетинковидные образования прикрепительного аппарата оканчиваются лопатообразными структурами (Varenberg et al., 2010). Стоит отметить, что по морфологии двулопастные крючки мух-кровососок из-за раздвоенной пластины больше всего напоминает лопатообразные структуры геккона (Varenberg et al., 2010). При этом данные структуры у гекконов меньше по размеру, чем у кровососок: согласно А.А. Яцук и соавт. (2022), ширина крючков у исследованных видов кровососок составляет в среднем 1.95 ± 0.7 мкм, а ширина лопатообразной структуры у *G. gecko* составляет около 0.2 мкм (Autumn, Peattie, 2002). Похожая разница в размерах данной структуры в сравнении с гекконом отмечена для мухи *C. vicina* (Varenberg et al., 2010). Как правило, чем больше масса объекта, тем меньше размер лопатообразных структур, необходимых для его фиксации, что было показано в экспериментах на гладких поверхностях (Arzt et al., 2003). Таким образом, сходный размерный класс данной структуры для двукрылых по-видимому связан с небольшой массой тела мух.

У двукрылых известен и другой принцип прикрепления к поверхностям. Так, у представителей Muscidae (Niederegger, Gorb, 2003), Calliphoridae (Gorb et al., 2012) и Syrphidae (Gorb et al., 2001) щетинковидные образования на пульвиллах оканчиваются плоскими пластинами-присосками, на которых выделяется адгезирующее вещество, позволяющее мухам перемещаться по любым поверхностям (Gorb et al., 2001). Однако в нашем эксперименте способность прикрепления не теряли отчлененные и отмытые пульвиллы, что предполагает отсутствие адгезирующего вещества на крючках и, соответственно, действие другого механизма прикрепления крючков.

В случае с перьями серой неясыти недостаточно данных, чтобы говорить о том, связано ли явление прикрепления крючков только к опахальцам лучей с особенностями перьев неясытей или с морфологией крючков исследованных видов мух.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что крючки, расположенные на пульвиллах мух-кровососок, не обладают явной видоспецифичностью. Крючки могут прикрепляться к перьям видов-хозяев как внутренней, так и наружной стороной. В зависимости от морфологии, эти структуры прикрепляются к опахальцам лучей и к базальным клеткам пуховых бородок. Форма крючков и способ их расположения на пульвилле определяет степень универсальности прикрепления к опахальцу перьев выделенных ранее морфотипов пульвилл. Полученные данные вносят вклад в изучение общих закономерностей механизма прикрепления и морфологических структур, сходных у представителей различных классов животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Досжанов Т.Н., 1980. Мухи-кровососки (Diptera, Hippoboscidae) Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР. 280 с.

Досжанов Т.Н., 2003. Мухи-кровососки (Diptera, Hippoboscidae) Палеарктики. Алматы: КазгосИНТИ. 277 с.

Забашта М.В., Пичурина Н.Л., Матюхин А.В., Савченко А.П., Романова Л.В. и др., 2017. Эпизоотологическое значение массовых видов мух-кровососок (Diptera: Hippoboscidae) Западного Предкавказья // XV съезд Российского Энтомологического общества. Новосибирск, 31 июля–7 августа 2017 г. Новосибирск: Изд-во “Гарамонд”. С. 191–193.

Матюхин А.В., Гашков С.И., 2020. Первые сведения о мухах кровососках (Diptera, Hippoboscidae) Томска // XI всероссийский диптерологический симпозиум (с международным участием). Воронеж, 24–29 августа 2020 г. / Отв. ред. Овчинникова О.Г., Шамшев И.В. СПб.: ЛЕМА. С. 132–134.

Силаева О.Л., Ильичев В.Д., Чернова О.Ф., 2012. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Воробьинообразные (Passeriformes). Семейство Врановые (Corvidae). Саарбрюкен: Lap Lambert Acad. Publ. 316 с.

Силаева О.Л., Чернова О.Ф., Букреев С.А., Вараксин А.Н., 2018. Определитель птиц по перу и его фрагментам. Отряд Ржанкообразные (Charadriiformes). М.: Т-во науч. изд. КМК. 385 с.

Хаметова А.П., Пичурина Н.Л., Забашта М.В., Романова Л.В., Орехов И.В. и др., 2018. Биоценотическая структура природного очага иксодового клещевого боррелиоза в Ростовской области // Мед. паразитол. и паразит. болезни. № 4. С. 33–39.

Чернова О.Ф., Ильяшенко В.Ю., Перфилова Т.В., 2006. Архитектоника перьев и ее диагностическое значе-

ние. Теоретические основы современных методов экспертного исследования. М.: Наука. 100 с.

Яцук А.А., Сафонкин А.Ф., Матюхин А.В., Триселева Т.А., 2022. Морфотипы мух-кровососок (Diptera, Hippoboscidae) по морфологии пульвилл и эмподиев в контексте широты круга хозяев // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 1. С. 51–61. https://doi.org/10.31857/S0044459622010079

Andreani A., Sacchetti P., Belcari A., 2020. Evolutionary adaptations in four hippoboscid fly species belonging to three different subfamilies // Med. Vet. Entomol. V. 34. № 3. P. 344–363. https://doi.org/10.1111/mve.12448

Arzt E., Gorb S., Spolenak R., 2003. From micro to nano contacts in biological attachment devices // PNAS. V. 100. № 19. P. 10603–10606. https://doi.org/10.1073/pnas.1534701100

Autumn K., Peattie A., 2002. Mechanisms of Adhesion in Geckos // Integr. Comp. Biol. V. 42. P. 1081–1090. https://doi.org/10.1093/icb/42.6.1081

Autumn K., Liang Y., Hsieh T., Zesch W., Chan W. et al., 2000. Adhesive force of a single gecko foot-hair // Nature. V. 405. P. 681–685.

Bequaert J.C., 1954. The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. 2. Taxonomy, evolution and revision of America genera and species // Entomol. Am. V. 34. P. 1–232.

Farajollahi A., Crans V.J., Nickerson D., Bryant P., Wolf B. et al., 2005. Detection of West Nile virus RNA from the louse fly *Icosta americana* (Diptera: Hippoboscidae) // J. Am. Mosq. Control Assoc. V. 21. № 4. P. 474–476.

Ganez A.Y., Baker I.K., Lindsay R., Dibernardo A., McKeever K., Hunter B., 2002. West Nile virus outbreak in North American owls, Ontario // Emerg. Infect. Dis. V. 10. № 12. P. 2135–2142.

Gorb S., Gorb E., Kastner V., 2001. Scale effects on the attachment pads and friction forces in syrphid flies (Diptera, Syrphidae) // J. Exp. Biol. V. 204. P. 1421–1431.

Gorb S.N., Schuppert J., Walther P., Schwarz H., 2012. Contact behaviour of setal tips in the hairy attachment system of the fly *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae): A cryo-SEM approach // Zoology. V. 115. P. 142–150.

Heepe L., Petersen D.S., Tölle L., Wolff J.O., Gorb S.N., 2017. Effect of substrate stiffness on the attachment ability in ladybird beetles *Coccinella septempunctata* // Biologically-Inspired Systems. V. 9. Bio-inspired Structured Adhesives / Eds Heepe L., Xue L., Gorb S. Cham: Springer. P. 47–61. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59114-8_4

Niederegger S., Gorb S., 2003. Tarsal movements in flies during leg attachment and detachment on a smooth substrate // J. Insect Physiol. V. 49. P. 611–620.

Petersen D.S., Kreuter N., Heepe L., Büsse S., Wellbrock A.H.J. et al., 2018. Holding tight to feathers – structural specializations and attachment properties of the avian ectoparasite *Crataerina pallida* (Diptera, Hippoboscidae) // J. Exp. Biol. V. 221. https://doi.org/10.1242/jeb.179242

Varenberg M., Pugno N., Gorb S., 2010. Spatulate structures in biological fibrillar adhesion // Soft Matter. V. 6. P. 3269–3272. https://doi.org/10.1039/C003207G

Pulvillae hooks attachment specificity of the family Hippoboscidae representatives to the bird-hosts down feathers

A. A. Yatsuk[a], *, A. F. Safonkin[a], A. V. Matyukhin[a], and T. A. Triseleva[a]

[a]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution*
Leninskij prosp., 33, Moscow, 119071 Russia

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

Louse flies live among the fur and feathers of their hosts. The pulvillae, covered with rows of bristle-like formations ending in bilobed hooks is one of the elements of tarsus in louse flies. Hooks provide the mechanical attachment of the individual. The study of peculiarities of hook attachment to the down feathers of the host birds has not revealed obvious species specificity. Hooks can be attached with their outer and inner surface. Depending on the shape and location of hooks, more universal hooks (pulville morphotype 1) can attach both to basal cells of rays and the rest of rays of downy pinnula, while more specialized hooks (pulville morphotypes 3, 4) can attach only to the rest of rays. The rest of rays are more preferred for hook attachment than basal cells. The results obtained contribute to the study of the common patterns of the attachment mechanism and the morphological structures responsible for this process, which is similar in both invertebrates and some vertebrates.

EDN: EJUILG
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 83, № 3, с. 208–219

УДК 575.17

ПОВЕДЕНЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ОБОСОБЛЕНИЕ ГОРОДСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ КРЯКВЫ (*ANAS PLATYRHYNCHOS*) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ: МИФ ИЛИ РЕАЛЬНОСТЬ?

© 2022 г. К. В. Авилова[1, *], В. А. Скобеева[1], И. В. Артюшин[1], Т. Б. Голубева[1], С. Ю. Фокин[2]

[1]*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия*

[2]*Русское общество сохранения и изучения птиц (РОСИП) Нижегородская ул., 70, стр. 1, Москва, 109052 Россия*

**E-mail: wildlife@inbox.ru*

Поступила в редакцию 13.01.2022 г.
После доработки 27.02.2022 г.
Принята к публикации 05.03.2022 г.

Анализировали поведенческие и генетические особенности городской группировки крякв Московского зоопарка в сравнении с птицами из природных популяций Московской и Владимирской областей. Были поставлены следующие вопросы: а) есть ли отличия в поведении крякв в городе и в природной среде обитания? б) есть ли генетические отличия крякв Московского зоопарка и природной популяции Владимирской области? Определяли дистанцию вспугивания и предпочитаемую дистанцию по отношению к человеку в Москве и Московской области. Дистанции вспугивания и предпочитаемые дистанции в природе и в городе различались в среднем в 20 раз с высокой степенью достоверности ($p < 0.01$). Ткани для анализа ДНК брали у крякв в Московском зоопарке, а также у добытых охотниками на р. Клязьме во Владимирской области. ДНК выделяли фенол-хлороформным методом, для постановки ПЦР использовали 12 праймеров. Результативность прохождения ПЦР контролировали путем постановки агарозного электрофореза, фрагментный анализ проводили с помощью прибора QIAxcel Advanced. Сравнение ДНК было проведено по шести микросателлитным локусам. Обработка результатов в среде R, пакет hierstat, выявила сниженную, в сравнении с ожидаемой, гетерозиготность в каждой из исследуемых популяций по сравнению с популяцией, полученной путем их объединения, а также наличие небольших, но значимых различий в частотах аллелей между городскими и дикими популяциями (индекс Фишера 0.037–0.128). Мера генетического расстояния по Нею между птицами из городской и природной популяций составила 0.24. Таким образом, у крякв из оседлой городской группировки проявляются значительные отличия поведения от птиц, обитающих в Московской области, и признаки генетического обособления от птиц из мигрирующих природных популяций Владимирской области.

DOI: 10.31857/S0044459622030034

Даже среди специалистов нередко встречается представление о том, что фауну города составляют только синантропные виды диких животных или виды, сохранившиеся как “реликты” прошлого, вынужденные некоторое время жить в стесненных условиях рудиментарных ландшафтных “островов”. С другой стороны, показано, что ряд популяций различных видов птиц и зверей активно осваивает урбанизированную территорию и быстро приобретает характерные особенности, отличающие их от природных популяций (Стольберг, 2000; Luniak, 2004; Marzluff et al., 2008; Фридман, Еремкин, 2009; Gil, Brumm, 2014; McCleery et al., 2014; Схилтхейзен, 2021; Фридман, Суслов, 2021; Salmón et al., 2021; Caizergues et al., 2022, и др.).

Ослабление пассивно-оборонительной реакции на человека служит ключевым свойством, позволяющим отдельным популяциям эффективно заселять город (Gil, Brumm, 2014). В последние десятилетия освоение городов и рост численности происходили, например, у черного дрозда в Польше (Luniak et al., 1990; Luniak, 2004), ушастой совы, дрозда-рябинника и восточного соловья в Москве (Воронецкий, Леонов, 2003; Морозов, Худяков, 2016; Неслуховский, Кияткина, 2018), ястреба-тетеревятника в Киеве (Матус, 2013), вяхиря во Львове (Сеник, Хорняк, 2003), грача в Южном Приднестровье (Тищенков и др., 2002), кряквы в Москве (Авилова, 2016), обыкновенного хомяка в Симферополе (Феоктистова и др., 2016) и у многих других видов.

Формируются ли устойчивые группировки городских птиц не только в силу пластичности, свойственной этим видам, но и в процессе естественного отбора в малых популяциях? Наша работа, как и перечисленные выше, пытается приблизиться к ответу на этот вопрос.

В городах обычно снижено генетическое разнообразие особей внутри популяций и увеличено – между ними (Johnson et al., 2017). Относительно автономные городские популяции некоторых видов со временем обнаруживают значимые генетические отличия от природных. Так, наследуемые изменения длины клюва обнаружены у больших синиц городской популяции Великобритании (Bosse et al., 2017), формы клюва – у городской североамериканской мексиканской чечевицы (Badyaev et al., 2008), устойчивости к загрязнениям – у североамериканской городской серебристой чайки (Yauk, 2000), индивидуальных черт поведения – у европейского черного дрозда (Miranda et al., 2013; Mueller et al., 2013). Гены, связанные с урбанизацией, отвечают за дивергенцию поведения, в частности, у птиц ген *HTR7* кодирует рецептор нейромедиатора серотонина, ослабляющего стрессовую реакцию (Salmón et al., 2021).

Однако во многих случаях характер и глубина городских адаптаций остается неясной. Так, у птиц из городских популяций крякв в Италии обнаружены значимые генетические отличия от природных при отсутствии биологических и поведенческих отличий между ними (Baratti et al., 2014). Такие же различия были выявлены между мигрирующими и оседлыми популяциями кряквы в разных местах восточной части Балтийского региона (Sruoga et al., 2005; Svazas et al., 2006). В то же время оседлые (или городские) кряквы в Испании не обнаружили различий с представителями мигрирующих популяций (Kraus et al., 2016). Причины таких различий не совсем ясны, для их интерпретации необходимо накопление сравнительных данных из разных городов и их природных окрестностей. Автономия городских популяций проявляется в первую очередь в регионах с мягким климатом, часто – независимо в разных городах (Evans et al., 2009, 2010; Minias, 2015; Minias et al., 2017).

Наша цель состояла в анализе биологических и генетических особенностей городской популяции кряквы города Москвы в сравнении с природными популяциями на примере Московской и Владимирской области. Задачи работы были направлены на поиски ответа на следующие вопросы: а) есть ли отличия в биологии и поведении городских крякв Москвы от крякв в природной обстановке Московской области; б) есть ли генетические отличия крякв оседлой городской группировки Московского зоопарка от перелетных крякв из Владимирской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Дистанцию вспугивания определяли как расстояние от человека до взлетающей или уплывающей птицы во время неторопливого подхода и в отсутствии пристального внимания к ней. В случае отсутствия активной реакции на человека (преимущественно на воде) оценивали расстояние до птицы как “предпочитаемую” дистанцию. Наблюдения за поведением особей-членов городской и природной популяций были проведены в июне–июле 2018–2019 гг. в Москве и Московской области. Определение дистанций по общепринятой методике (Резанов, 2002) проводили в сезон размножения (конец мая–июль) в Москве на городских речках Городне, Очаковке и прудах Ясенева, Царицына, Новодевичьих, Очаковских, Олимпийской деревни, Серебряного бора, Михалкова, ул. Красных Зорь, Обручева, Андреевских, Бирюлева, Измайлова, Воронцова, Оленьих (Сокольники), Мещерских, МСХА, Капотни (рис. 1). Все эти водоемы сильно преобразованы благоустройством и в значительной мере утратили необходимые для защиты выводков водоплавающих птиц заросли околоводной растительности. На их берегах постоянно находятся люди, а часто и домашние животные.

В Московской области поведение крякв фиксировали на прудах рыборазводных хозяйств Малая Истра, Бисерово, Нарские пруды, Большие Парфенки, с частично заболоченными берегами и с хорошо развитым поясом околоводных растений, и на Москве-реке близ Звенигородской биостанции МГУ, с островами и пойменными зарослями деревьев и кустарников (рис. 1). Их посещаемость людьми гораздо ниже, чем в Москве, а защитные свойства выражены значительно лучше. Таким образом, в Москве среда обитания сильно обеднена, а антропогенная нагрузка увеличена по сравнению с перечисленными водными объектами Московской области.

Важно, что на рыбоводных прудах, где проводили наблюдения, не выпускают искусственно разведенных крякв перед сезоном охоты. Фермерские кряквы, выведенные искусственно и скрещивающиеся с дикими, могли бы существенно осложнить генетический анализ.

Водоемы, заселенные кряквами, посещали преимущественно в ранние утренние часы, когда вероятность помех в наблюдениях была минимальна. Перед тем, как подойти к птицам на расстояние, вызывающее бегство, определяли их число, пол и возраст по методике Ю.А. Исакова (1963). Расстояния до птиц на берегу оценивали шагами (шаг = 70 см), на воде – длиной корпуса утки (50 см).

Было проанализировано 127 дистанций вспугивания в Москве и 47 – в Московской области.

Рис. 1. Размещение мест работы в Москве (мелкие кружки) и за ее пределами (крупные кружки).

Статистическую значимость различий показателей оценивали в пакете Statistica 10.0 методом непараметрической статистики, так как распределение данных не соответствовало нормальному.

Поведение по отношению к человеку подмосковных крякв в некоторых случаях может быть обратимо, поскольку вблизи Москвы могут появляться и залетные из города птицы с толерантным поведением по отношению к людям. Поэтому пробы тканей для сравнительного анализа ДНК брали у перелетных крякв, добытых охотниками на удаленных от Москвы природных водоемах Владимирской области (Петушинский р-н, пойма р. Клязьмы). Образцы тканей (кровь, перья, яйца) городских крякв были получены в Московском зоопарке. Ненасиженные яйца закладывали в инкубатор. При инкубировании яиц брали образцы тканей эмбрионов и подскорлуповые оболочки для выделения ДНК.

Было использовано 22 образца тканей городских уток и 33 – уток из природной популяции Владимирской области, фиксированных в 96% этаноле или в 0.5 молярном растворе ЭДТА. ДНК выделяли фенол-хлороформным методом (Sambrook, Russell, 2006), для постановки ПЦР использовали 12 праймеров, сконструированных по Мааку с соавт. (Maak et al., 2003). В работе использовались те же микросателлитные локусы, которые были описаны в работе Маака с соавт. (Maak et al., 2003). Последовательности праймеров и режим ПЦР для амплификации исследованных локусов также были идентичны таковым, использованным в работе Маака с соавт. (Maak et al., 2003).

Результативность прохождения ПЦР контролировали путем постановки агарозного электрофореза, после чего образцы направляли на фрагментный анализ с помощью прибора QIAxcel Advanced для вертикального гель-электрофореза.

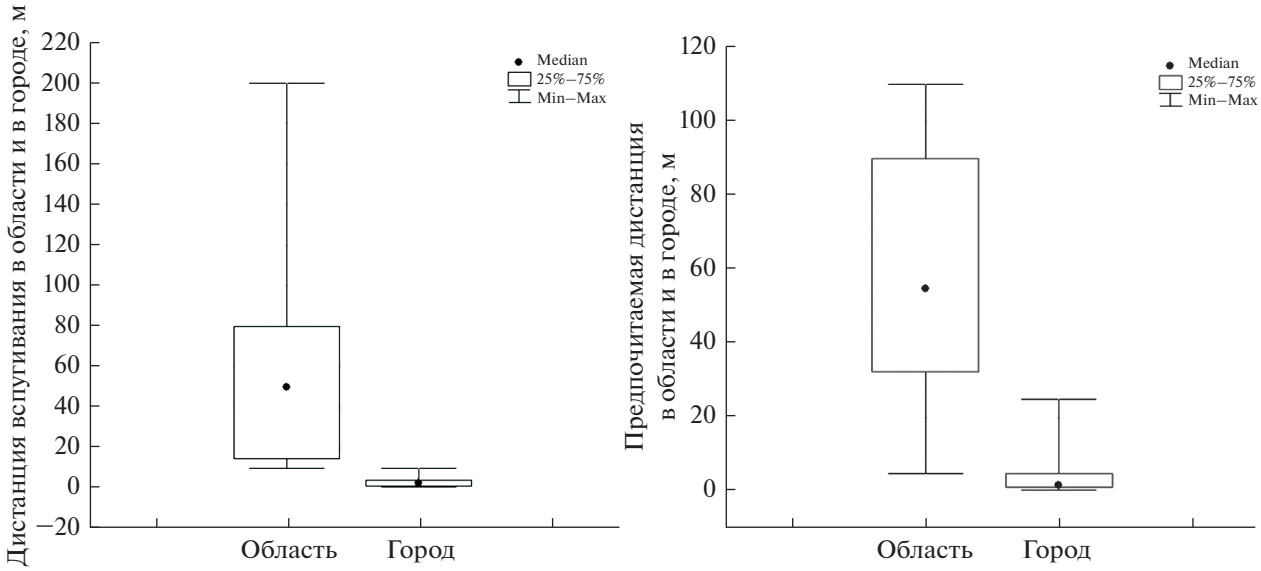


Рис. 2. Дистанции вспугивания и предпочитаемая дистанция крякв (без разделения по полу) в природе и в городе.

Результаты фрагментного анализа обрабатывали при помощи пакета Rhierfstat (Goudet, 2005; Jombart, 2008; Jombart et al., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дистанции вспугивания и предпочитаемые дистанции

Кряквы, привыкшие к подкормке, в Москве проявляют навязчиво положительную реакцию на человека. Реже они стараются избежать контакта, нередко вообще не выказывают никакой реакции, предпочитая оставаться на одном месте, особенно на воде. Такое пассивное поведение чаще проявляется у самок. У самцов за время наблюдений нами были отмечены единичные случаи “равнодушия” к человеку как в Москве, так и на Бисеровском и Мало-Истринском рыбоводных прудах (рыбхозах) Московской области. Тем не менее при этом дистанции сильно отличались в городе (2–4 м) и в рыбхозах (15–100 м). При бегстве утки в Москве не спеша сходят на воду или отплывают от берега, в рыбхозах взлетают почти вертикально или с коротким разбегом. У всех птиц, за которыми велись наблюдения, в Москве и в рыбхозах дистанции различались с высокой степенью достоверности (рис. 2). Для всех птиц дистанция вспугивания составляла соответственно в рыбхозах и в Москве – 59 ± 11.7 и 3.07 ± 0.28 м (тест Манна–Уитни при $U = 3.0$; $Z = 6.44$; $p < 0.001$; $n = 69$), предпочитаемая дистанция соответственно в рыбхозах и в Москве – 57.7 ± 5.9 и 3.5 ± 0.43 м (тест Манна–Уитни при U = 16; Z = 7.36; $p < 0.001$; $n = 93$).

Разброс показателей дистанции вспугивания на прудах рыбхозов больше (C = 52.3), чем в Москве (C = 2), а у самцов – больше (C = 52.7), чем у самок (C = 6.6) как в целом, так и по отдельности в рыбхозах и в Москве. То же относится к предпочитаемой дистанции.

Из приведенных соотношений можно сделать вывод, что кряквы на рыбоводных прудах Московской области в условиях, близких к природным, ведут себя гораздо осторожнее, чем в городе, не подпускают человека на близкое расстояние, предпочитая подниматься в воздух или, реже, оставаясь на воде, никогда не приближаются по собственной инициативе. Этим они сильно отличаются по поведению от крякв, обитающих в Москве. Последние чаще положительно реагируют на человека, чем стараются скрыться. Самки в природе, независимо от наличия выводка, менее осторожны, чем самцы. Они вступают в более тесный контакт с человеком и проявляют более пассивное и менее разнообразное поведение при беспокойстве.

Результаты исследования микросателлитов

Сравнение ДНК, выделенной из образцов тканей, взятых у птиц, проведено по шести микросателлитным локусам. Обработка результатов в среде R (пакет hierstat) выявила сниженную, в сравнении с ожидаемой, гетерозиготность по всем локусам (табл. 1), а также наличие небольших, но значимых различий в частотах аллелей между городскими и дикими популяциями по данным локусам (табл. 2). Две пробы были исключены из анализа из-за аномальных значений: одна из природной популяции (20.8.19) и одна – из выборки зоопарка (17.Z.19). В природной популяции это может быть связано с присутствием фермерской

Таблица 1. Характеристика локусов, использованных в работе

Характеристики	Локус					
	AP12	AP13	AP16	AP20	AP22	AP25
Число аллелей в локусе	10	10	7	11	11	6
Наблюдаемая гетерозиготность	0.43	0.19	0.44	0.65	0.5	0.43
Ожидаемая гетерозиготность	0.8	0.54	0.65	0.81	0.84	0.63

Таблица 2. Показатели генетической подразделенности популяций

Показатели	Локусы					
	AP12	AP13	AP16	AP20	AP22	AP25
Наблюдаемая гетерозиготность (H_0)	0.39	0.18	0.46	0.64	0.50	0.39
Гетерозиготность внутри популяций (Hs)	0.81	0.50	0.65	0.80	0.75	0.59
Гетерозиготность в объединенной популяции (Ht)	0.81	0.52	0.67	0.81	0.83	0.62
Генетическое разнообразие между популяциями (Dst)	0.006	0.024	0.02	0.01	0.08	0.02
Скорректированная гетерозиготность в объединенной популяции (Htp)	0.82	0.55	0.7	0.83	0.91	0.64
Скорректированное разнообразие между популяциями (Dstp)	0.013	0.05	0.05	0.02	0.16	0.05
Индекс фиксации Фишера (Fst)	0.008	0.05	0.03	0.01	0.1	0.04
Скорректированный индекс фиксации (Fstp)	0.016	0.09	0.07	0.03	0.17	0.07
Коэффициент инбридинга (Fis)	0.51	0.64	0.29	0.19	0.33	0.33
Оценка актуальной дифференциации (Dest)	0.07	0.10	0.13	0.12	0.65	0.11

кряквы. В выборке зоопарка – с залетом кряквы из природной популяции, привлеченной массой птиц на прудах. Анализ частот аллелей исследованных локусов методом главных компонент (principal component analysis, PCA) после исключения аномальных значений показывает, что птицы из популяции зоопарка и из популяции Владимирской области довольно сильно различаются по преобладающим аллелям микросателлитов (рис. 3).

Индекс фиксации Фишера Fst принимает значения от 0.008 до 0.1 по различным локусам, интегральное значение равно 0.1. Это различие значимо, бутстрэпные оценки дают для индекса Фишера значения от 0.037 до 0.128. Масштаб выявленных различий подтверждается расчетом дистанции по Нею. Дистанция между популяцией зоопарка и популяцией Владимирской области равна 0.24. Этот уровень различий можно считать значимым.

Реальный уровень гетерозиготности значительно, по некоторым локусам практически в 2 раза, снижен в сравнении с ожидаемым.

Это может свидетельствовать о широком распространении инбридинга. Коэффициент инбридинга различается между разными локусами, в объединенной выборке он варьирует от 0.18 до 0.62 (табл. 2), что соответствует значительному инбридингу.

Два из использованных в нашей работе локуса (AP16 и AP25) были также описаны в работе итальянских исследователей (Baratti et al., 2014) при изучении генетической подразделенности природных и урбанизированных популяций кряквы. Оседлые группировки кряквы как в Московском зоопарке (табл. 2), так и во Флоренции характеризуются более низкой гетерозиготностью, чем птицы из природных популяций. Показатель инбридинга крякв Флоренции (0.58) приближается к максимальному, полученному в нашей работе для локуса AP13 (0.64) крякв Московского зоопарка.

В популяции Владимирской области разнообразие аллелей в каждом локусе больше, чем в популяции зоопарка. Последняя генетически более мономорфна, что понятно, если учесть, что она

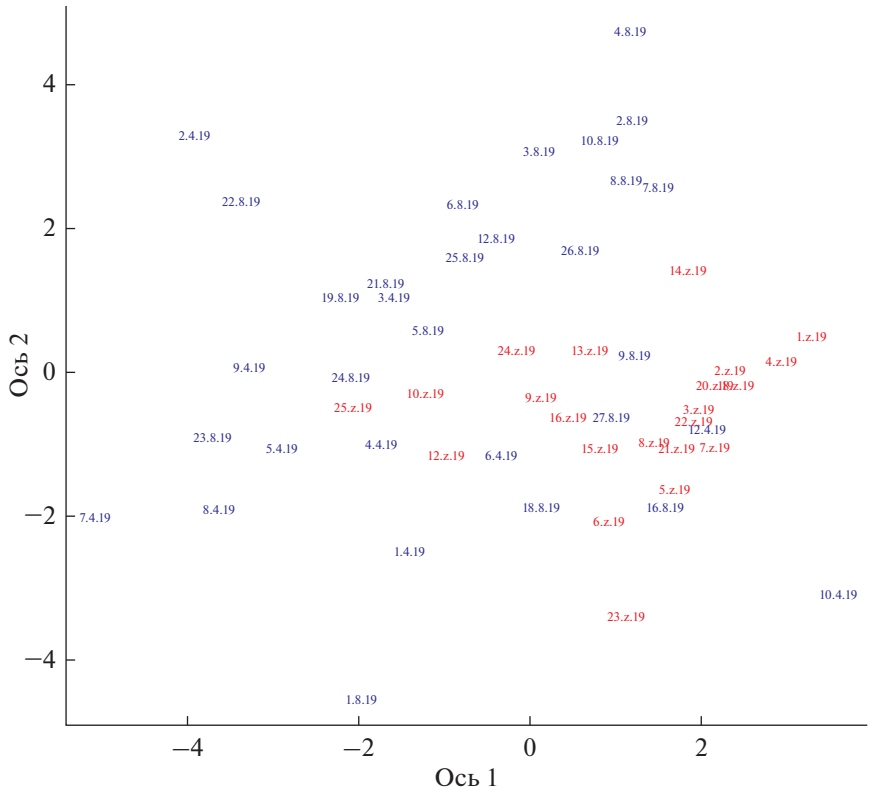


Рис. 3. Анализ главных компонент по частотам аллелей микросателлитных локусов. Синим выделены пробы ДНК крякв из Владимирской области, красным – из Московского зоопарка. Сильно отклоняющиеся значения (20.8.19 для дикой популяции и 17.Z.19 для городской) не представлены.

ведет свою историю от ограниченного числа особей. Некоторые локусы у птиц из популяции зоопарка более инбредны (AP12), некоторые менее (AP220) (табл. 3). Такая разница в инбридинге между локусами также может быть отнесена на счет эффекта основателя и относительно небольшого количества времени, прошедшего с момента основания популяции. Тем не менее в среднем по всем локусам популяция Московского зоопарка характеризуется несколько более высоким уровнем инбридинга, чем кряквы Владимирской области (табл. 3). Подразделенность объединенной популяции кряквы также можно объяснить за счет эффекта Валунда.

ОБСУЖДЕНИЕ

Кряква – самый известный и широко распространенный вид уток, как правило, совершающих регулярные сезонные миграции (Cramp, Simmons, 1977; Миграции птиц..., 1997; Кривенко, Виноградов, 2008; Носков и др., 2016, и др.).

Таблица 3. Наблюдаемая гетерозиготность (H_0) и коэффициент инбридинга (Fis) по популяциям и локусам

Локус	Городская популяция		Природная популяция	
	H_0	Fis	H_0	Fis
AP12	0.2273	0.7294	0.5625	0.2823
AP13	0.1364	0.6337	0.2188	0.6500
AP16	0.5455	0.2555	0.3750	0.3339
AP20	0.6364	0.1901	0.6562	0.1988
AP22	0.5455	0.1724	0.4688	0.4461
AP25	0.2273	0.5012	0.5625	0.2212
Средняя	0.3864	0.3971	0.47397	0.3477

Филогеографический анализ (исследование внутривидовых генных потоков) показал, что в целом для кряквы в Евразии характерна слабая генетическая дифференциация популяций и низкая межпопуляционная изменчивость (Kulikova et al., 2005, 2012; Куликова и др., 2012; Журавлев, Куликова, 2014).

На основании данных секвенирования контрольного региона митохондриальной ДНК крякв дальневосточной, североевропейской и индийской популяций, в дальневосточной популяции было выявлено более высокое гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие, чем в двух других (Куликова и др., 2012). Вероятно, это обусловлено гибридизацией обыкновенной и пестроносой кряквы *Anas zonorhyncha*. Североевропейская и дальневосточная популяции различались крайне незначительно (F = 0.0029). В то же время отмечается некоторая генетическая обособленность индийской популяции, что возможно объясняется оседлостью большей части составляющих ее птиц. Генетический анализ алеутской популяции кряквы при сравнении с выборками Аляски, Дальнего Востока и Европейской России показал частичную изоляцию, предположительно также связанную с отсутствием сезонных миграций (Kulikova et al., 2005). Таким образом, оседлые популяции проявляют признаки автономии от мигрирующих.

“Потеря перелетности”, или редукция миграционного этапа – главный показатель адаптации и обязательный этап в процессе урбанизации мигрирующих видов птиц (Благосклонов, 1995; Luniak, 2004; Tryjanowski et al., 2013). Отказ от сезонных миграций, как правило, служит первым этапом внутривидовой дифференциации (Носков, Рымкевич, 2010; Носков, 2011). Вместе с поведенческими различиями оседлость может инициировать процесс микроэволюции в обособляющихся городских популяциях (Фридман, Симкин, 2000). Переходя к оседлому городскому образу жизни, популяция оказывается во фрагментированной среде обитания с быстрыми и непредсказуемыми по скорости, степени и формам изменениями. В таких “ложно-островных” условиях микроэволюционные преобразования ускоряются (Alberti et al., 2017; Схилтхейзен, 2021). Это показано, в частности, на 88 видах млекопитающих (Milleien, 2006). У городских крякв по сравнению с птицами из природы были выявлены также морфофизиологические различия (Габузов и др., 1991; Byers, Cary, 1991).

Относительно генетической автономии урбанизированных популяций кряквы существуют противоречивые данные. Сравнение оседлых (городских) и мигрирующих крякв Испании не привело к обнаружению различий между ними (Kraus et al., 2016). В то же время литовскими исследователями обнаружены отличия городских и природных популяций кряквы в разных точках восточной части Балтийского региона (Slavėnaitė et al., 2004; Sruoga et al., 2005; Svazas et al., 2006). Исследователями из Италии (Baratti et al., 2009) были проведены полевые наблюдения на десятикилометровом участке двух рек в городе Флоренция, чтобы выявить динамику популяции, изменения биологического цикла и репродуктивного поведения кряквы, связанные с урбанизацией. Обнаружено увеличение численности кряквы на 30–84% после сезона размножения, а также преобладание самцов над самками на всем выбранном для наблюдений протяжении рек. Число утят в выводке уменьшалось с возрастом, а на двух обследованных реках не различалось. Таким образом, биологических и поведенческих особенностей у городских крякв за период наблюдений в 2002–2004 гг. не было обнаружено. Тем не менее были найдены значимые генетические различия с природной популяций крякв, добытых на озере Массачукколи в районе Пизы. Они подтвердились позднее на более обширном материале из того же региона (Baratti et al., 2014). Важный показатель прогрессирующей урбанизации животных – изменение дистанции вспугивания или бегства (flight initiation distance, FID), на которое исследователи из Италии не обратили внимания. Расстояние, начиная с которого дикое животное обращается в бегство, может служить индикатором степени его осторожности (Hediger, 1934; Юргенсон, 1962). На основании этого показателя неоднократно выявляли пониженную степень осторожности городских птиц по сравнению с представителями тех же видов в сельской местности (Резанов, 2002; Bonier et al., 2007; Møller, 2008; Møller, Ibáñez-Álamo, 2012; Lin et al., 2012; Sol et al., 2013; Сорокина, Немчинов, 2015; Samia et al., 2017, и др.). Ослабленная реакция на фактор беспокойства параллельно с генетическими различиями показана и для городских популяций водоплавающих птиц, в частности для лысухи и черного лебедя (Dongen et al., 2015; Minias, 2015). У крякв, за которыми велись наблюдения в Москве и на водоемах Московской области, дистанции различались с высокой степенью достоверности (см. выше).

Наши многолетние наблюдения за размножением городских крякв в Москве с 1998 г. по настоящее время позволили выявить не только различия в дистанции вспугивания, но и основные направления трансформации годового цикла (Авилова, 2016). Эти изменения затронули их разные этапы. В первую очередь это касается редукции сезонных миграций. В Москве кряквы стали с каждым годом приступать к гнездованию в более ранние сроки ($r = -0.60$; $p = 0.008$; $n = 18$). В годы с ранним наступлением весны время начала размножения кряквы в Москве (22.03–19.04) соответ-

ствует его началу в южных регионах России (в Крыму и в Ростовской области – конец марта, в дельте Волги – первая половина апреля). Удлинился и общий период размножения ($r = 0.56$; $p < 0.05$; $n = 18$). Период размножения удлиняется благодаря смещению сроков гнездования на более ранние, за счет более позднего гнездования самок, приступающих к кладке последними, в конце июня, а также за счет частого разорения гнезд и увеличения числа повторно гнездящихся самок. Удлинению способствует и рост общего числа гнездящихся в Москве самок с 250 до 900 за 18 лет. Общая длина периода гнездования в городе превосходит большинство полученных в природе показателей. В Москве она составляет 61–93 дня, в природе – от 25 до 50 дней. Таким образом, изменение толерантности к человеку – только одна из характерных особенностей городских крякв, отличающая их от особей из природных популяций.

Основными факторами, определившими привлекательность городской среды обитания, стали изменение климата, отсутствие постоянного преследования со стороны человека и доступные источники корма (Авилова, 2017, 2018). В Москве с конца 1960-х – начала 1970-х гг. сложилась оседлая гнездящаяся группировка крякв, ядро которой с 1930-х гг. было сосредоточено в Московском зоопарке, но почти уничтожено во время войны 1941–1945 гг. (Кудрявцев, 1967). С расширением города после 1960 г. кряквы стали увеличивать область распространения (Авилова, 2005). Это происходило параллельно с их массовой урбанизацией в Восточной Европе (Viksne et al., 2010).

В городах Западной Европы с мягким климатом предпосылки появления обособленных группировок крякв возникли гораздо раньше, чем в Восточной Европе и в России (Viksne et al., 2010). На это указывает и выявление генетически отличимых городских популяций в Литве и Италии (Slavėnaitė et al., 2004; Sruoga et al., 2005; Svazas et al., 2006; Baratti et al., 2014).

Полученная нами оценка генетической дистанции двух популяций кряквы (0.24) характерна для групп подвидового статуса. Мера генетического расстояния или дистанции (D), основанная на идентичности генов между популяциями, используется с 1972 г. (Nei, 1972). Она позволяет измерить накопленные аллельные различия в каждом локусе. Так, генетические дистанции между подвидами домовых мышей, *Mus musculus musculus* и *M. m. domesticus*, принимают наименьшее значение 0.13 (Nei, 1972), между породами коров – 0.2 (Čítek et al., 2018). Дистанции 0.3–0.4 разделяют традиционные и коммерчески выращиваемые породы индеек (Kamara et al., 2007). Наименьшая дистанция между двумя подвидами пищевого растения чечевицы (*Lens culinaris culinaris* и *L. c. orientalis*) составляет 0.146 (Dikshit et al., 2015). Учитывая, что на всем Евразийском континенте кряква принадлежит к единому подвиду, выделение изолированной популяции в отдельный подвид было бы по меньшей мере преждевременным. Это скорее говорит о значительной роли эффекта основателя в генетическом своеобразии популяции крякв Московского зоопарка.

Нетрудно представить, что генетическое обособление городских популяций происходит мозаично, а не по всему ареалу одновременно. В местности с мягким климатом, где больше оседлых птиц, переход к оседлости происходил раньше, чем в более суровых по климатическим показателям районах. Такие места создавали более благоприятные условия для микроэволюционных проявлений. Они могли возникать независимо в разных точках, как и само формирование городских популяций, которые образуются в разных городах и пополняются из близлежащих природных группировок (Evans et al., 2009, 2010; Minias, 2015; Minias et al., 2017). В настоящее время склонные к оседлости группировки крякв населяют многие города Евразии (Kelcey, Rheinwald, 2005; Храбрый, 2012). Поиск таких перспективных зон мог бы привести к более глубокому пониманию динамики внутривидовых процессов.

Таким образом, мы получили положительный ответ на оба поставленных вопроса. Выявлены различия двух исследованных группировок крякв по поведению и по нейтральным генетическим маркерам. Но если поведение при пассивно-оборонительной реакции различается в среднем в 20 раз, то по генетическим маркерам различия умеренные. Оседлая группировка крякв Московского зоопарка, сложившаяся более 50 лет назад, генетически обособлена от природной популяции Владимирской области. Поскольку генетическое разнообразие кряквы на пространстве ареала невелико, то предположительно существует обособленность и от населения других регионов. Возможно, частоты аллелей микросателлитов в изученной группировке зоопарка с начала ее формирования в первой половине XX в. отличались от показателей природных популяций. Это могло произойти благодаря эффекту основателя, формированию группы с отклоняющимся от среднего генетическим (аллельным) разнообразием, впоследствии размножившейся и распространившейся по городским водоемам. Открытым остается вопрос, есть ли генетические различия по нейтральным локусам между оседлыми группировками московских уток помимо зоопарка и природными популяциями. Возможно, исследование генотипа крякв, обитающих на городских водоемах, в разной степени удаленных от зоопарка, позволит его прояснить.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заведующему отделом орнитологии Московского зоопарка Н.И. Скуратову, а также Г.С. Еремкину, К.В. Черногубову, И.С. Сметанину и другим сотрудникам зоопарка за возможность проведения исследований и помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на оборудовании, предоставленном кафедре зоологии позвоночных по программе развития МГУ, контракт № 0598-2015. При исследовании использовалась приборная база ЦКП Прикладная генетика МФТИ (грант поддержки № 075-15-2021-684).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы утверждают, что не имеют конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авилова К.В., 2005. История формирования городской группировки кряквы в Москве // Казарка. № 7. С. 240–255.

Авилова К.В., 2016. Жизненный цикл и динамика численности городской популяции кряквы (*Anas platyrhynchos*, Anseriformes, Aves) в Москве // Зоол. журн. Т. 95. № 12. С. 1427–1440.

Авилова К.В., 2017. Особенности годового цикла водоплавающих птиц в 2016 году на примере кряквы (*Anas platyrhynchos)* // Эколого-климатические характеристики атмосферы Москвы в 2016 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ имени М.В. Ломоносова / Под ред. Незваль Е.И., Сошинской И.В. М.: Изд-во МАКС-Пресс. С. 213–226.

Авилова К.В., 2018. Структура и долговременная динамика зимнего населения кряквы (*Anasp latyrhynchos*, Anseriformes, Anatidae) в Москве // Зоол. журн. Т. 97. № 3. С. 309–320.

Благосклонов К.Н., 1995. Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М.: Изд-во МГУ. 251 с.

Воронецкий В.И., Леонов А.П., 2003. Особенности процесса урбанизации в популяции ушастой совы *Asio otus* (на примере Москвы) // Животные в городе. Мат-лы 2-й науч.-практ. конф. М.: ИПЭЭ, МСХА. С. 161–164.

Габузов О.С., Фокин С.Ю., Чернов В.В., 1991. Морфобиологические особенности разных форм кряквы // Дичефермы и зоопитомники: мат-лы науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 97–110.

Журавлев Ю.Н., Куликова И.П., 2014. Популяционная структура водоплавающих птиц: данные филогеографического анализа // Ареалы, миграции и другие перемещения животных. Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. 25–27 ноября 2014 г. Владивосток: ТИГ ДВО РАН. С. 88–96.

Исаков Ю.А., 1963. Учет и прогнозирование численности водоплавающих птиц // Организация учета численности птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. С. 36–90.

Кривенко В.Г., Виноградов В.Г., 2008. Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М.: Наука. 588 с.

Кудрявцев С.М., 1967. Утки Московского зоопарка, живущие на полной свободе // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и рациональное преобразование. М.: Изд-во МГУ. С. 86–89.

Куликова И.В., Пойса Х., Журавлев Ю.Н., 2012. Филогеографический анализ кряквы Евразии по данным секвенирования контрольного района мтДНК // Генетика. Т. 7. № 48. С. 835–843.

Матус А.А., 2003. Ястреб-тетеревятник в Киеве // Беркут. Т. 12. № 1–2. С. 66–69.

Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Пластинчатоклювые. Речные утки, 1997. М.: Наука. 318 с.

Морозов Н.С., Худяков В.В., 2016. Дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*) в Москве в 2015 г.: сроки гнездования и последствия двух аномальных метеорологических явлений // Эколого-климатические характеристики атмосферы в 2015 г. по данным метеорологической обсерватории МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: МАКС Пресс. С. 220–268.

Неслуховский И.Ю., Кияткина Н.П., 2018. Оценка влияния благоустройства в парках Москвы на численность птиц // Актуальные проблемы охраны птиц. Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф., посвященной 25-летию Союза охраны птиц России (Москва, 10–11 февраля 2018 г.) / Отв. ред. Салтыков А.В. М.; Махачкала: Союз охраны птиц России. С. 192–197.

Носков Г.А., 2011. Изменчивость параметров миграционной активности в годовом цикле сезонных явлений птиц и ее роль в микроэволюционном процессе // Тр. Мензбировского орнитол. о-ва. Мат-лы XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Т. 1. Махачкала: Алеф. С. 17–30.

Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи соврем. биологии. Т. 130. № 4. С. 346–359.

Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., 2016. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: Изд-во НПО “Профессионал”. 656 с.

Резанов А.А., 2002. К методике оценки дистанции вспугивания у птиц // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах: мат-лы междунар. конф. Саранск: Мордов. гос. пед. ин-т. С. 100–102.

Сеник М.А., Хорняк М.М., 2003. Сучасні зміни в орнітофауні Львова // Беркут. Т. 12. № 1–2. С. 1–13.

Сорокина А.В., Немчинов М.Ю., 2015. Сравнительная этологическая характеристика популяций сороки

в различной степени трансформированных территорий // Молодежный научный форум: Естественные и медицинские науки: мат-лы XXV междунар. студ. науч.-практ. конф. № 6 (24). С. 23–36.

Стольберг Ф.В., 2000. Экология города: Учебник. Киев: Либра. 464 с.

Схилтхейзен М., 2021. Дарвин в городе: как эволюция продолжается в городских джунглях. М.: Изд-во "Эксмо". 352 с.

Тищенков А.А., Аптеков А.А., Тучакова Л.П., 2002. Распространение и экология грача в Южном Приднестровье // Беркут. Т. 11. № 1. С. 79–83.

Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Суров А.В., Богомолов П.Л., Товпинец Н.Н., Поплавская Н.С., 2016. Генетическая структура городской популяции обыкновенного хомяка (*Cricetuscricetus*) // Генетика. Т. 52. № 2. С. 221–230.

Фридман В.С., Еремкин Г.С., 2009. Урбанизация "диких" видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М.: Книжный дом ЛИБРОКОМ. 235 с.

Фридман В.С., Симкин Г.Н., 2000. Города как арены микроэволюционных процессов (чем обеспечивается устойчивость популяций в нестабильной, мозаичной и изменчивой среде) // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города. Мат-лы III междунар. конф. (Москва, МГУ, 24–25 ноября 2000 г.). М.: Изд-во РАМН. С. 162–170.

Фридман В.С., Суслов В.В., 2021. Микроэволюционные изменения при урбанизации "диких" видов птиц // Соц.-экол. технологии. Т. 11. № 1. С. 75–120.

Храбрый В.М., 2012. Птицы городов России. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК. 513 с.

Юргенсон П.Б., 1962. Роль фактора беспокойства в экологии зверей и птиц // Зоол. журн. Т. 73. № 7. С. 1056–1060.

Alberti M., Correa C., Marzluff J.M., Hendry A.P., Palkovacs E.P. et al., 2017. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations // PNAS. V. 114. № 34. P. 8951–8956. https://doi.org/10.1073/pnas.1606034114

Badyaev A.V., Young R.L., Oh K.P., Addison C., 2008. Evolutionon a local scale: Developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats // Evolution. V. 62. P. 1951–1964. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00428.x

Baratti M., Cordaro M., Dessì-Fulgheri F., Vannini M., Fratini S., 2009. Molecular and ecological characterization of urban population of the Mallard (*Anas platyrhynchos*) in Italy // Ital. J. Zool. V. 76. № 3. P. 330–339. https://doi.org/10.1080/11250000802566624

Baratti M., Baccetti N., Cordaro M., Mori A., Dessì-Fulgheri F., 2014. Investigating the puzzling genetic structure of mallard populations (*Anas platyrhynchos* L.) in Italy // Eur. J. Wildl. Res. V. 61. P. 81–89. https://doi.org/10.1007/s10344-014-0876-2

Bonier F., Martin P.R., Wingfield J.C., 2007. Urban birds have broader environmental tolerance // Biol. Lett. V. 3. № 6. P. 670–673. https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0349

Bosse M., Spurgin L.G., Laine V.N., Cole E.F., Firth J.A. et al., 2017. Recent natural selection causes adaptive evolution of an avian polygenic trait // Science. V. 358. № 6361. P. 365–368. https://doi.org/10.1126/science.aal3298

Byers S.M., Cary J.R., 1991. Discrimination of Mallard strains on the basis of morphology // J. Wildl. Manag. V. 55. № 4. P. 580–586.

Caizergues A.E., Le Luyer J., GrégoireA., SzulkinM. et al., 2022. Epigenetics and the city: Non-parallel DNA methylation modifications across pairs of urban-forest Great tit populations // Evol. Appl. V. 15. № 1. P. 149–166.

Čítek J., Panicke L., Řehout V., Procházková H., 2018. Study of genetic distances between cattle breeds of Central Europe // Czech J. Anim. Sci. V. 51. P. 429–436.

Cramp S., Simmons K.E.L., 1977. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. V. 1. Oxford: Oxford Univ. Press. 722 p.

Dikshit H.K., Singh A., Singh D., Aski M.S., Prakash P. et al., 2015. Genetic diversity in *Lens* species revealed by EST and genomic simple sequence repeat analysis // PLoS One. V. 10. № 9. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138101

Dongen W.F.D., van, Robinson R.W., Weston M.A., Mulder R.A., Guay P.-J., 2015. Variation at the DRD4 locus is associated with wariness and local site selection in urban black swans // BMC Evol. Biol. V. 15. https://doi.org/10.1186/s12862-015-0533-8

Evans K.L., Hatchwell B.J., Parnell M., Gaston K.J., 2010. A conceptual framework for the colonization of urban areas: The blackbird *Turdus merula* as a case study // Biol. Rev. V. 85. P. 643–667. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00121.x

Evans K.L., Gaston K.J., Frantz A.C., Simeoni M., Sharp S.P. et al., 2009. Independent colonization of multiple urban centers by a formerly forest specialist bird species // Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. V. 276. P. 2403–2410.

Gil D., Brumm H., 2014. Avian Urban Ecology. Behavioral and Physiological Adaptations. Oxford: Oxford Univ. Press. 218 p.

Goudet J., 2005. Hierfstat, a package for R compute and testhiearchieal F-statistics // Mol. Ecol. Notes. V. 5. № 1. P. 184–186.

Hediger H., 1934. Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren // Biol. Zbl. V. 54. P. 21–40.

Johnson M.T.G., Munshi-South J., 2017. Evolution of life in urban environments // Science. V. 358. https://doi.org/10.1126/science.aam8327

Jombart T., 2008. Adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // Bioinformatics. V. 24. № 11. P. 1403–1405.

Jombart T., Devillard S., Balloux F., 2010. Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations // BMC Genet. V. 11. https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94

Kamara D., Gyenai K.B., Geng T., Hammade H., Smith E.J., 2007 Microsatellite marker-based genetic analysis of relatedness between commercial and heritage turkeys (*Meleagris gallopavo*) // Poult. Sci. V. 86. № 1. P. 46–49. https://doi.org/10.1093/ps/86.1.46

Kelcey J.G., Rheinwald G., 2005. Birds in European Cities. St. Katharinen: Ginster Verlag. 486 p.

Kraus R.H., Figuerola J., Klug K., 2016. No genetic structure in a mixed flock of migratory and non-migratory Mallards // J. Ornithol. V. 157. № 3. P. 919–922. https://doi.org/10.1007/s10336-016-1354-2

Kulikova I.V., Poysa H., Zhuravlev Y.N., 2012. Phylogeography of the mallard *Anas platyrhynchos* from Eurasia inferred from sequencing of the mtDNA control region // Russ. J. Genet. V. 48. P. 705–712. https://doi.org/10.1134/S1022795412070095

Kulikova I.V., Drovetski S.V., Gibson D.D., Harrigan R.I., Rohwer S. et al., 2005. Phylogeography of the Mallard (*Anas platyrhynchos*): Hybridization, dispersal and lineage sorting contribute to complex geographic structure // Auk. V. 122. № 3. P. 949–965. https://doi.org/10.1093/auk/122.3.949

Lin T., Coppackc T., Lin Q., Kulemeyerc Ch., Schmidtc A. et al., 2012. Does avian flight initiation distance indicate tolerance towards urban disturbance? // Ecol. Indic. V. 15. № 1. P. 30–35. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.018

Luniak M., 2004. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // Proc. 4th Int. Urban Wildlife Symp. / Eds Shaw W.W., Harris L.K., VanDruff L. Tucson: Univ. Arizona. P. 50–55.

Luniak M., Mulsow R., Walasz K., 1990. Urbanization of the European Blackbird – expansion and adaptation of urban population // Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe / Ed. Luniak M. Wrocław: Ossolineum. P. 187–200.

Maak S., Wimmers K., Weigend S., Neumann K., 2003. Isolation and characterization of 18 microsatellites in the Peking duck (*Anas platyrhynchos*) and their application in other waterfowl species // Mol. Ecol. Notes. V. 3. P. 224–227. https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00405.x

Marzluff J.M., Shulenberger E., Endlicher W., Alberti M., Bradley G. et al., 2008. Urban Ecology. Boston: Springer. 807 p.

McCleery R.A., Moorman C.E., Peterson M.N., 2014. Urban Wildlife Conservation. Theory and Practice. Boston: Springer. 406 p.

Milleien V., 2006. Morphological evolution is accelerated among island mammals // PLoS Biol. V. 4. № 10. https://doi.org/10.371/journal.pbio.0040384

Minias P., 2015. Successful colonization of a novel urban environment is associated with an urban behavioural syndrome in a reed-nesting waterbird // Ethology. V. 121. P. 1178–1190. https://doi.org/10.1111/eth.12433

Minias P., Włodarczyk R., Minias A., Dziadek J., 2017. How birds colonize cities: Genetic evidence from a common waterbird, the Eurasian coot // J. Avian Biol. V. 48. № 8. P. 1095–1103. https://doi.org/10.1111/jav.01334

Miranda A.C., Schielzeth H., Sonntag T., Partecke J., 2013. Urbanizationand its effects on personality traits: A result of microevolution or phenotypic plasticity? // Glob. Change Biol. V. 19. P. 2634–2644. https://doi.org/10.1111/gcb.12258

Møller A.P., 2008. Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 63. P. 63–75. https://doi.org/10.1007/s00265-008-0636-y

Møller A.P., Ibáñez-Álamo J.D., 2012. Escape behaviour of birds provides evidence of predation being involved in urbanization // Anim. Behav. V. 84. P. 341–348. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.030

Mueller J.C., Partecke J., Hatchwell B.J., Gaston K.J., Evans K.L., 2013. Candidate gene polymorphisms for behavioural adaptations during urbanization in blackbirds // Mol. Ecol. V. 22. P. 3629–3637. https://doi.org/10.1111/mec.12288

Nei M., 1972. Genetic distance between populations // Am. Nat. V. 106. № 949. P. 283–292.

Salmón P., Jacobs A., Ahrén D., Biard C., Dingemanse N.J. et al., 2021. Continent-wide genomic signatures of adaptation to urbanisation in a songbird across Europe // Nat. Commun. V. 12. https://doi.org/10.1038/s41467-021-23027-w

Sambrook J., Russell D.W., 2006. Purification of nucleic acids by extraction with phenol:chloroform // Cold Spring Harb. Protoc. V. 2006. № 1. https://doi.org/10.1101/pdb.prot4455

Samia D.S., Blumstein D.T., Díaz M., Grim T., Ibáñez-Álamo J.D. et al., 2017. Rural-urban differences in escape behavior of European birds across a latitudinal gradient // Front. Ecol. Evol. V. 5. https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00066

Slavėnaitė S., Butkauskas D., Sruoga A., Mozalienė E., 2004. Comparative investigations of Mallard duck (*Anas platyrhynchos*) genomic DNA using chicken and duck specific microsatellite primers // Vet. ir Zootech. V. 26. № 48. P. 89–92.

Sol D., Lapiedra O., Gonzales-Lagos C., 2013. Behavioral adjustments for a life in the city // Anim. Behav. V. 85. № 5. P. 1101–1112. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.023

Sruoga A., Švažas S., ButkauskasD., Paulauskas A., Mozalienė E., Slavėnaitė S., 2005. Long-term genetic investigations – background for research on wildfowl populations in the changing environmental conditions // Acta Zool. Lituan. V. 15. https://doi.org/10.1080/13921657.2005.10512397

Svazas S., Butkauskas D., Sruoga A., Kozulin A., Varna K., 2006. Analysis of recent changes within the genetic structure of Mallard populations in Eastern Europe // J. Ornithol. V. 147. № 5. P. 122–123.

Tryjanowski P., Sparks T.H., Kuzniak S., Czechowski P., Jerzak L., 2013. Bird migration advances more strongly in urban environments // PloS One. V. 8. № 5. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063482

Viksne J., Svazas S., Czajkowski A., Janaus M., Mischenko A. et al., 2010. Atlas of Duck Population in Eastern Europe. Vilnius: "Akstis". 199 p.

Yauk C.L., Fox G.A., McCarry B.E., Quinn J.S., 2000. Induced minisatellite germline mutations in herring gulls (*Larus argentatus*) living near steel mills // Mutat. Res. V. 452. P. 211–218. https://doi.org/10.1016/S0027-5107(00)00093-2

Behavioral and genetic isolation of the urban mallard population (*Anas platyrhynchos*) in Central Russia: Myth or reality?

K. V. Avilova[a, *], V. A. Scobeyeva[a], I. V. Artyushin[a], T. B. Golubeva[a], and S. Yu. Fokin[b]

[a] *Moscow State University, Department of Biology*
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119234 Russia
[b] *Russian Society of Birds' Conservation and Study*
Nizhegorodskaya str., 70, p. 1, Moscow, 109052 Russia
**e-mail: wildlife@inbox.ru*

The behavioral and genetic features of the urban mallard population of Moscow were analyzed in comparison with birds from natural populations of European Russia. The following questions were raised: a) are there any behavioral differences of urban mallards and mallards from nature? b) are there any genetic differences between mallards of the Moscow urban and natural populations? The flight initiation distance and the preferred distance in relation to a human in the city and in nature were determined. Tissues for DNA analysis were taken from mallards far from Moscow. DNA was isolated by the phenol-chloroform method, 12 primers were used for PCR. The effectiveness of PCR was controlled by setting up agarose electrophoresis, fragment analysis was performed using the QI Axcel Advanced device. The flight distances and preferred distances in nature and in the city differed with a high degree of confidence ($p < 0.01$). DNA comparison was carried out on six microsatellite loci. Processing of results in the R environment (package hierstat) revealed reduced heterozygosity in comparison with the expected one, as well as the presence of small but significant differences in allele frequencies between urban and wild populations (Fisher index 0.037–0.128). The distance between birds from urban and natural populations is 0.24. Positive answers were received to both questions. Birds from the two compared populations differ significantly in behavior, and moderately in neutral genetic markers. Thus, mallards from the sedentary urban group show signs of genetic isolation from the natural migratory populations of Central Russia (Vladimir Region).

EDN: ETGWRR
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 83, № 3, с. 220–234

УДК 574.21+504.064.2

ИНЖЕНЕРЫ ЭКОСИСТЕМ: “СТАРЫЕ ПЕСНИ О ГЛАВНОМ” ИЛИ КОНЦЕПЦИЯ, КОТОРУЮ У НАС ПРАКТИЧЕСКИ НЕ ЗАМЕТИЛИ (ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ)

© 2022 г. Г. С. Розенберг*
Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия
**E-mail: genarozenberg@yandex.ru*

Поступила в редакцию 24.03.2022 г.
После доработки 08.04.2022 г.
Принята к публикации 10.04.2022 г.

Концепция экосистемной инженерии фокусирует свое внимание на том, как организмы физически изменяют абиотическую среду и как это влияет на окружающую их биоту. Авторы концепции свое внимание сосредоточили на том, как временн*ы*е, пространственные и ценотические масштабы ролей инженеров экосистем могут быть включены в более широкий экологический контекст. Проведено сравнение “новой” терминологии с уже закрепившимися в отечественной экологии представлениями о детерминантах и эдификаторах. Сделан вывод о существенной избыточности взглядов об “инженерах экосистем” в рамках описания процессов средообразования.

DOI: 10.31857/S0044459622030071

Действие даже самого крохотного существа приводит к изменениям во всей вселенной.
Никола Тесла (Nikola Tesla; 1856–1943), сербский, американский физик, инженер, изобретатель (Тесла, 2021, с. 48)

Инженер – это человек, который может объяснить, как работает то или иное устройство, но не может объяснить, почему оно не работает.
Маргарет Тэтчер (Margaret Hilda Thatcher; 1925–2013), премьер-министр Великобритании (1979–1990)

Вместо третьего эпиграфа – небольшая история. В начале 2000-х годов в здании Российской академии наук проходила конференция, организованная Российской экологической академией (общественная организация). С докладом “Блеск и нищета экологического мониторинга”[1] должен был выступить Почетный профессор МГУ В.Д. Федоров. Когда он поднялся на трибуну, я из зала обратился к нему: “Вадим Дмитриевич! Не стоит делать доклад. Любой доклад на эту тему будет хуже его названия...”. Тешу себя надеждой, что и название настоящей статьи шире ее содержания, но все-таки постараюсь дать некоторые комментарии и обозначить свою позицию по этому вопросу.

Первая публикация об инженерах экосистем появилась почти 30 лет тому назад (Jones et al., 1994), а история развития этой концепции подробно описана Джонсом (Jones, 2010). Инициатором этих исследований стал профессор из университета в Тель-Авиве (Израиль) Шачак, который изучал в пустыне Негев средообразующую деятельность улиток-камнегрызов (*Sphincterochila boissieri*, Charpentier, 1847). “Экосистемные инженеры – это организмы, которые прямо или косвенно модулируют доступность ресурсов для других видов, вызывая изменения физического состояния биотических или абиотических факторов” (Jones et al., 1994, p. 373). И хотя концепция сравнительно молода, ее основу можно найти уже в работах Дарвина о роли дождевых червей в формировании почвы (см., например, Darwin, 1881).

Очевидный постулат: каждый организм в процессе своей жизнедеятельности в той или иной степени преобразует окружающею его среду (организмы преобразуют среду уже тем, что живут, извлекая из своего окружения необходимые вещества и энергию и выделяя продукты метаболизма) (Сукачев, 1928; Абатуров, 1966; Средообразующая деятельность..., 1970; Линдеман, 1981; Миркин и др., 1989; Berryman, Millstein, 1989; Завьялов и др., 2005; Чернова, 2005; Алейников, 2010; Кулаков, Крылов, 2018, и др.). При этом,

[1] Вспомнил. Первая глава нашей монографии (Розенберг и др., 1994) также называлась “Блеск и нищета экологического прогнозирования”. Так что...

естественно, разные виды вносят неодинаковый вклад в структуру и динамику экосистемы. С этой точки зрения (в свете очевидности этого постулата, сразу обозначу свою позицию) ничего нового в предложенной *концепции экосистемной инженерии* **нет**.

В подтверждение этих слов приведу несколько цитат.

• "Я только на ряде примеров постараюсь показать, что растительное сообщество тесно связано с той средой, в которой оно живет; и обратно – эта среда испытывает влияние со стороны растительного сообщества" (Сукачев, 1928, с. 58).

• "Не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм характеризует сообщество" (Кашкаров, 1933, с. 122).

• "Если какой-то вид или группа видов растений в результате своей жизнедеятельности сильно изменяет в количественном и качественном отношении основные экологические факторы, так что другим видам сообщества приходится жить в условиях, значительно отличающихся от зонального комплекса факторов физической среды, то говорят о средообразующей роли, средообразующем влиянии первого вида по отношению к остальным" (Горышина, 1979, с. 269).

• "Кроме изменения среды продуктами обмена веществ, важнейший путь средообразующей деятельности организмов – накопление мертвых органических остатков (мортмассы)" (Чернова, 2005). В более ранней работе (Чернова, 1966) широко использовались такие понятия, как участие животных в процессах "почвообразования", "гумусообразования", "компостообразования" и далее: "высокая биохимическая активность этих организмов дает возможность расценивать их в микробных ценозах в качестве организмов-средообразователей, или эдификаторов" (Чернова, 1966, с. 117).

• Назову и научно-популярную статью энтомолога и зоогеографа Д.В. Панфилова (1971) "Животные – механизмы биосферы": где механизмы, там должны быть и инженеры...

В западной англоязычной литературе бытует мнение, что понятие "средообразующая роль (влияние, деятельность)" предложил биолог из Оксфорда (Великобритания) Одлинг-Сми (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee et al., 2003)[2]; это явно не так – кроме цитат, приведенных выше, напомню лишь название сборника (Средообразующая деятельность..., 1970). Не будем забывать и о том, что в начале 50-х годов прошлого века В.Н. Беклемишевым (1951) и Л.Г. Раменским (1952) почти одновременно и независимо друг от друга было предложено понятие "консорция" – это совокупность популяций организмов (структурная единица биоценоза), жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофически, форически, фабрически или топически связана с центральным видом (Мазинг, 1966). Во многом вид-консорт (детерминант консорции) является видом-средообразователем и, следовательно, инженером экосистемы. Заметим при этом, что теория консортивных связей не так уж и плохо разработана (Мазинг, 1966; Работнов, 1969; Шилов, 1977; Негробов, Хмелев, 2000; Озерский, 2013, 2014, и др.).

ЦЕНОТИПЫ

Одна из основных особенностей любой экосистемы – ее видовой состав и та роль (ценотическая значимость), которую виды играют в формировании структуры этой экосистемы. Первоначально ценотическое значение видов глазомерно оценивали по массе их надземных органов. Так, французский ботаник и фармацевт Лекок (Lecoq, 1844, p. 517), изучавший луга Франции и применявший (следуя немецкому ботанику, энтомологу и палеонтологу Хиру (Heer, 1840)) для оценки участия видов в сообществах 10-балльную шкалу, называл виды, имеющие балл 10, *доминантами* (espéces dominantes); баллы от 6 до 9 – *основными* (essentielles; переводится и как "*ключевой*"); от 3 до 5 – *дополнительными*, вспомогательными (accessoires) и от 1 до 2 – *случайными* (acciden-telles). Название "доминант" закрепилось и широко используется в экологии.

Еще в 1864 г. британский философ Спенсер в монографии "Принципы биологии" различал то, что сегодня называют эколого-ценотическими стратегиями видов (Миркин, Наумова, 2005): "If, on the other hand, different kinds of organisms have different kinds of *vital principles*, these must be in some way distinguished from one another. – Если, с другой стороны, разные виды организмов имеют разные виды *жизненных принципов*, то они должны каким-то образом отличаться друг от друга" (Spencer, 1910, p. 116; *выделено мной. – Г.Р.*) и далее: "we find that throughout this class, as throughout the rest, ability to multiply decreases as ability to maintain individual life increases – мы находим, что у всего этого класса (млекопитающих), как и у всех остальных, способность к размножению уменьшается по мере увеличения способности поддерживать индивидуальную жизнь" (Spencer, 1910, p. 584). Иными словами, повышение собственной выживаемости и увеличение количества потомков связаны сильной отрицательной зависимостью.

Учение о *ценотипах* (*ценоэлементах*, *мероценозах*) – совокупностях видов, занимающих определенное функциональное положение в сообществе, – скорее всего, берет свое начало с работы бельгийского ботаника Мак-Лиода (Маклауда;

[2] См., например, https://natworld.info/nauki-o-prirode/sut-ponjatija-sredoobrazujushhaja-dejatelnost-organizmov.

MacLeod, 1884; Hermy, Stieperaete, 1985; Миркин и др., 1989, с. 193), который первым разделил растения по отношению к фактору "роль репродуктивного усилия в выживании" (вот оно влияние марксизма!) "на "*пролетариев*" (растения-малолетники, зимующие в виде семян) и "*капиталистов*" (растения, зимующие с капиталом органического вещества – клубнями, толстыми стеблями, корневищами и пр.)" (Розенберг и др., 1999, с. 187). Потом появилась работа шотландского ботаника Смита (Smith, 1898; Sheail, 1987), который выделил три группы видов: *главные*, *подчиненные*, *зависимые*. "В Западной Европе очень интересная классификация видов различного ценотического значения была опубликована Браун-Бланке и Павияром (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922) в трех изданиях (еще 1925, 1928) их очень важной работы "Voca-bulaire de sociologie vegetale". Она включает пять типов: *эдификаторы*, *консерваторы*, *консолидаторы*, *нейтральные*, *деструкторы*. К сожалению, Браун-Бланке и Павияр лишь перечислили выделенные ими группы, но не охарактеризовали их и не привели соответствующие примеры. Можно лишь догадываться о том, какой смысл был вложен ими в установленные категории. Браун-Бланке, очевидно утратив интерес к этому вопросу и не считая его существенным, даже не упоминает о нем в трех изданиях "Pflanzensoziologie" (Braun-Blanquet, 1928, 1951, 1964)" (Работнов, 1995, с. 46). По непонятным причинам эти работы не заинтересовали англоязычных (да и в целом западных (Работнов, 1995, с. 46)) исследователей, но привлекли внимание и стали активно разрабатываться у нас в стране.

Г.Н. Высоцкий (1915а, б) и И.К. Пачоский (1917) при изучении дерновинно-злаковых степей различали две группы видов (см. также Работнов, 1995): *основные*, постоянно существующие виды ("*превалиды*" по Высоцкому или "*компоненты*" по Пачоскому) и *ингредиенты* – растения, временно занимающие промежутки между дерновинами злаков (превалидов, компонентов). Г.И. Поплавская (1924) и В.Н. Сукачев (1928) также выделили две основные группы растений-фитоценотипов – *эдификаторы* – создатели (строители) сообщества и *ассектаторы* – соучастники в построении сообщества, мало влияющие на создание фитосреды. "Все виды, произрастающие совместно, в какой-то степени зависят друг от друга. Но есть виды, зависимость которых от других растений, в первую очередь от доминантов, особенно велика (*эдификатрофилы*, по В.Н. Сукачеву)" (Работнов, 1995, с. 27).

Эколого-ценотические стратегии видов (ЭЦС) как способы выживания популяций в сообществах, начиная с работы Мак-Лиода, претерпели ряд изменений и неоднократно переоткрывались (см. Миркин, 1985; Миркин и др., 1989, с. 174, 193–195), – это системы Мак-Лиода–Пианки, Макартура–Уилсона, Раменского–Грайма, Уиттекера, Тильмана и др. (табл. 1). ЭЦС широко используются не только в фитоценологических исследованиях (Работнов, 1975; Grime, 1977; Миркин и др., 1999; Ишмуратова, Ишбирдин, 2004, и др.), но и, например, в паразитологии (Шульман и др., 1991; Евланов, 1993; Добровольский и др., 1994) (так как почти все паразиты являются R-стратегами, то рассматривают стратегии такого типа: R_C, R_S, R_{SK}, R_R, R_{RK}; см. примечание к табл. 1).

Типология доминантов может быть построена на различных признаках. Так, Б.А. Быков (1970, 1983), исходя из трех основных признаков (доминирования одного или нескольких видов вместе, характера вегетативного размножения и зависящей от него густоты и приуроченности доминантов к разным ярусам), делит доминанты на *коннекторы* (образуют густые группировки благодаря вегетативному размножению), *дензекторы* (не размножаются вегетативно, но создают более или менее сомкнутый покров), *субконнекторы* (коннекторы второстепенных ярусов) и *патулекторы* (единично стоящие, но благодаря своим крупным размерам господствующие виды). Ограниченное число признаков сделало эту классификацию мало универсальной и представляющей сегодня лишь исторический интерес. Г.И. Дохман (1973), используя покрытие и обилие вида, разделила все доминанты на *доминанты первого порядка* (высокое обилие и покрытие; *фундаментные виды* – foun-dation species, Soulé et al., 2003), *второго порядка* (высокое обилие и среднее покрытие) и *третьего порядка* (высокое обилие и низкое покрытие; для этих оценок используют шкалу Браун-Бланке).

Х.Х. Трасс (1963) делил все доминанты по шести признакам:

• протяженность площади, покрываемой особью доминирующего вида (*нано-*, *микро-*, *мезо-*, *макро-* и *мегадоминанты*);

• величина создаваемого ими участка (*нано-*, *микро-*, *мезо-*, *макро-* и *мегагрегидные доминанты*);

• различная сила влияния на другие компоненты фитоценоза (*эдификатор* – частный случай доминанта, так как нет прямой связи между массой и средообразующим влиянием вида);

• доминантный состав сообщества в целом (*моно-* и *полидоминантные* сообщества: *солодоминанты* образуют чистые заросли, *кондоминанты* встречаются с двумя–тремя другими доминантами, и *миксодоминанты* доминируют с более чем тремя доминантами);

• встречаемость определенного вида в роли доминанта (*облигатные доминанты* – доминируют всегда или преимущественно, *факультативные* – встречаются как в качестве доминантов, так и в качестве сопутствующих видов, и *адвентивные* – до-

Таблица 1. Сравнительная характеристика типов эколого-ценотических стратегий растений (по: Миркин и др., 1989, с. 195, с добавлением)

Признак	Типы стратегий				
	C	S	S_K	R	R_K
Абиотические условия среды	Хорошие	Плохие	Плохие	Хорошие	Хорошие
Нарушения	–	–	–	+	+
Уровень взаимовлияния видов	Высокий	Низкий	Высокий	Высокий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы (мезоморфного характера, с мощной корневой системой, большой листовой поверхностью, превалированием в пространстве)	Небольшие растения, деревья, кустарнички, многолетние травы ксероморфного характера, суккуленты, лишайники, мхи	Мезофильные травы, кустарнички мхи	Однолетние (реже многолетние) травы с интенсивным вегетативным размножением	Многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением, однолетники
Регуляция плотности популяции	Зависимость от смертности (А)	Зависимость от абиотического стресса (Б)	Зависимость от взаимовлияния видов (В)	Пластичность популяций (А + Б + В)	Пластичность популяций (А + Б + В)
Возрастной состав популяции	Нормальный (реже инвазионный и регрессивный)	Нормальный (реже инвазионный и регрессивный)	Нормальный (реже инвазионный и регрессивный)	Инвазионный	Ложноинвазионный
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биохимический	Физиолого-биохимический	Морфологический	Морфологический
Характер экологической ниши	$V_{фунд} \approx V_{реализ}$	$V_{фунд} > V_{реализ}$	$V_{фунд} > V_{реализ}$	$V_{фунд} \gg V_{реализ}$	$V_{фунд} \gg V_{реализ}$
Банк семян	–	–	–	+	+
Устойчивость	Высокая	Средняя	Средняя	Низкая	Низкая
Примеры	Тростник (*Phragmites australis*) в дельтах рек	Копытень *Asarum europaeum* под сомкнутым пологом широколиственных деревьев	Растения напочвенного покрова лесов	Марь белая (*Chenopodium album*) – бурно прорастает после нарушений местообитания	Весенние эфемероиды в лесах

Примечание. Типы стратегий соответствуют системе Раменского–Грайма: C – конкуренты (виоленты, львы), S – стресс-толеранты (патиенты экологические, верблюды), R – рудералы (эксплеренты истинные, шакалы); вторичные стратегии: S_K – патиенты фитоценотические, R_K – эксплеренты ложные (Миркин, 1985). V – объем ниши.

минируют случайно при наличии подходящих условий);

• сезонность (*темпоральдоминанты* – встречаются только в определенные периоды вегетационного сезона, *консерводоминанты* – доминируют весь вегетационный период).

Ю.А. Злобин (1989, с. 131) и ряд англоязычных авторов (Beard, 1973; Whittaker, 1973, и др.) различают доминанты по принадлежности к климаксовым и серийным сообществам (*доминанты климаксовые* и *серийные*). "Виды, представленные в биоценозе наибольшим числом особей и биомассой, называются доминантными, лидирующими или видами-эдификаторами... Оценка значения вида в биоценозе зависит от выбора показателя количественной представленности... В последнее время все чаще степень доминантности вида оценивают по той роли, какую он играет в трансформации вещества или энергии" (Константинов, 1979, с. 290).

Наконец, назову очень содержательный обзор А.И. Баканова (1987), в котором подробно обсуждаются терминология, количественная оценка степени доминирования (индексы индивидуального доминирования, индексы структуры доминирования), связь доминирования с другими структурами сообщества и прочие вопросы доминирования; отмечу и обширный список литературы (166 наименований) по этой проблеме.

Этот экскурс в историю развития представлений о ценотипах и ЭЦС полностью опровергает следующий тезис Джонса с соавторами (Jones et al., 1994, p. 373): "Однако в целом экология популяций и сообществ не определила, систематически не выявила и не изучила роль организмов в создании и поддержании местообитаний. Нет даже слов (понятий), которые обычно используются для описания процесса".

ЭДИФИКАТОРЫ (ДЕТЕРМИНАНТЫ)

"Эдификаторы – это виды, которые создают основу экосистемы, определяют ее структуру и играют важнейшую роль в создании ее внутренней среды" (Карпачевский и др., 2014, с. 25). "Все виды, произрастающие совместно, в какой-то степени зависят друг от друга. Но есть виды, зависимость которых от других растений, в первую очередь от доминантов, особенно велика (эдификатрофилы, по В.Н. Сукачеву)" (Работнов, 1995, с. 27).

Как уже отмечалось выше, представления об эдификаторах (лат. *aedificator* – строитель) в русскоязычной экологической литературе впервые появились в работах Г.И. Поплавской (1924)[3] и В.Н. Сукачева (1928). В широком смысле это организмы, деятельность которых создает или серьезно изменяет окружающую среду (чем не "экосистемные инженеры"?). "Быть или не быть" эдификатором – это не облигатный признак определенного вида. Эдификатором вид становится в конкретной обстановке в конкретном ценозе. Например, эфемероиды весеннего леса – доминанты, но не эдификаторы, а, например, ель (*Picea*), обладая мощным средообразующим воздействием на большинство элементов среды, практически всегда выступает в качестве эдификатора (одиночная особь ели на лугу способна существенно менять среду и формировать специфическое сообщество; не доминант, но эдификатор).

Выше говорилось, что видом-средообразователем является вид-консорт (детерминант консорции). Причем в контексте обсуждения концепции "экосистемных инженеров" следует принять точку зрения В.Н. Беклемишева (1951), поддержанную и другими исследователями (Быков, 1970; Василевич, 1983; Негробов, Хмелев, 2000), – в качестве центрального члена, ядра, детерминанта консорции "может быть не только автотрофное растение (фитоконсорция), но и животный организм-гетеротроф... Являясь центральным организмом консорции, детерминант служит источником специфических ресурсов для связанных с ним консортов" (Негробов, Хмелев, 2000, с. 118–119). В этом смысле детерминанты даже в незначительном количестве проявляют эдификаторные функции.

КЛЮЧЕВЫЕ ВИДЫ И НЕКОТОРЫЕ БЛИЗКИЕ К НИМ ПОНЯТИЯ

Ключевые виды (key species)

Представления о "ключевых видах" ввел в экологию в короткой заметке американский эколог Пейн (Paine, 1969). Опираясь на свои наблюдения о пищевых сетях литоральных морских сообществ в Калифорнийском заливе и на открытом побережье Вашингтона, он предположил, что некоторые плотоядные виды (в частности, пурпурная или охряная морская звезда *Pisaster ochraceus* Brandt, 1835) даже находясь в сообществе в небольших количествах, сохраняют его целостность и устойчивость; они-то и были названы "ключевыми видами". Если их изъять из экосистемы, другие виды (объект их питания – калифорнийская мидия *Mytilus californianus* Conrad, 1837) получают конкурентное преимущество и начинают резко доминировать в ней, понижая ее биоразнообразие; фактически возникает новое сообщество с иными структурно-функциональными характеристиками. Аналогичные эксперименты с морскими звездами в Новой Зеландии

[3] Этот термин, как подчеркивает Г.И. Поплавская (1924, с. 143), близок к предложенному Браун-Бланке и Павияром (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922, p. 5).

дали сходные результаты (Paine, 1971) и подтвердили идею о том, что хищник на вершине пищевой пирамиды контролирует структуру и функции сообщества. Все это позволяет сделать вывод о том, что Пейн в определение "ключевых видов" закладывал в первую очередь трофические взаимодействия, что и отличает их от "экосистемных инженеров", основа выделения которых связана с их пространственной средообразующей деятельностью. Сходная картина отмечалась и в триаде "морские выдры – морские ежи – ламинария" (Estes, Palmisano, 1974).

Однако термин оказался метафорически очень удачным, что привело к его расширению (The Mosaic-cycle..., 1991; Heywood, 1995; Meffe, Carroll, 1997; Simberloff, 1998; Begon et al., 2006; Rodrigues, Brooks, 2007; Clucas et al., 2008; Завьялов, 2008; Caro, 2010; Barua, 2011; Смирнова и др., 2015; Hale, Koprowski, 2018, и др.)[4]. Сегодня "ключевой вид" воспринимается как вид, который позволяет определить всю экосистему.

Флагманские виды (flagships species)

"Флагманские виды" были определены как "популярные, харизматичные виды, которые служат символами и объединяющими точками для стимулирования осведомленности [населения] о действиях по охране природы" (Mittermeier, 1986; Heywood, 1995, p. 81); это виды, которые обладают способностью "захватывать воображение" общественности и побуждать людей жертвовать средства и поддерживать действия по охране экологически-уникальных территорий (Walpole, Leader-Williams, 2002; Veríssimo et al., 2011).

Флагманскими видами могут быть исполинские морские черепахи (*Aldabrachelys gigantea* Schweigger, 1812) для стимуляции защиты экосистем Большого Карибского региона (Eckert, Hemphill, 2005), златоголовый лангур (golden-headed langur; *Trachypithecus poliocephalus* Pousargues, 1898) из лесов северного Вьетнама (Schneider et al., 2010) или слоны (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797) и черные носороги (*Diceros bicornis* Linnaeus, 1758) в Африке (Western, 1987).

"Виды-зонтики" (umbrella species)

В условиях ограниченного финансирования, недостатка знаний и времени для оптимальных усилий по охране природы часто выбирают кратчайший путь для поддержания биоразнообразия – это привлекающая в последнее время все большее внимание *концепция зонтичных видов*. "Вид-зонтик" определяется как вид, сохранение которого, как ожидается, обеспечит защиту большего числа встречающихся в его среде обитания видов. Эта концепция (Launer, Murphy, 1994; Lambeck, 1997; Caro, 2010) была предложена в качестве инструмента для определения минимального размера охраняемых территорий, выбора участков для включения в природоохранный экологический каркас и установления минимальных стандартов для состава, структуры и процессов такого рода экосистем.

Среди видов, предлагаемых в качестве потенциальных "видов-зонтиков", большинство составляют крупные млекопитающие и птицы (например, гигантская панда *Ailuropoda melanoleuca* David, 1869; см. Pimm, Li, 2015), но все чаще рассматриваются беспозвоночные (например, крупная бабочка *Euphydryas editha bayensis* Sternitsky, 1937 (Eilperin, 2006) эндемичная для залива Сан-Франциско в США).

Сравнение определений этих видов отображено в табл. 2.

В этой таблице представлены некоторые определения видов, "появившихся" в конце XX в. Степень перекрытия понятия "*зонтичные виды*" с *ключевыми* и тем более с *флагманскими* – очень велика; многие специалисты рассматривают их как синонимы. Следует подчеркнуть и тот факт, что определения всех этих понятий и терминов (включая и "доминант", "эдификатор", "детерминант" и прочие виды) весьма расплывчаты. "Термин "эдификатор" в англоязычной литературе соответствует термину "ключевой вид", и многие специалисты рассматривают эти термины как синонимы" (Карпачевский и др., 2014, с. 38).

Индикаторные виды

Наконец, несколько особняком в этом списке стоят *индикаторные виды* – виды, чутко реагирующие на малейшие изменения условий окружающей среды. В той или иной мере многие виды могут служить индикаторами состояния экосистем. Такие виды используются в биоиндикации и биомониторинге для оценки (по их наличию и состоянию) качества окружающей среды.

Биоиндикация – активно развивающаяся в современной экологии область научных исследований (Шуберт, 1988; Биоиндикация: теория..., 1994; Каплин, 2001; Биоиндикация экологического..., 2007; Розенберг и др., 2010). И хотя истоки наблюдений за индикаторными свойствами биологических объектов можно найти в трудах естествоиспытателей самой глубокой древности, до завершения этих работ (создания стройной теории и адекватных методов биоиндикации) – "дистанция огромного масштаба". Основная часть достижений в этой области относится к растительным и водным экосистемам. Следует признать, что в индикации главенствующее значение

[4] Особо, в контексте данной работы, выделю монографию британского этолога и эколога Каро (Caro, 2010).

Таблица 2. Определения ключевых, флагманских и зонтичных видов (по: Barua, 2011, p. 1429, с дополнениями)

Виды	Heywood, 1995	Meffe, Carroll, 1997	Simberloff, 1998	Caro, 2010	Примеры
Ключевые	Вид, воздействие которого на сообщество или экосистему велико и будет еще больше, чем можно было бы ожидать, исходя из его относительной численности (p. 290).	Вид, чье влияние на сообщество или экосистему велико и даже непропорционально велико по сравнению с его численностью (p. 238).	Вид, оказывающий влияние на многие другие, часто далеко превосходящее то, что можно было бы ожидать, учитывая их биомассу или численность (p. 254).	Экологическая теория признает сильно взаимодействующие виды, присутствие или отсутствие которых влияет на распространение и численность многих других; наиболее заметными из них являются ключевые виды (p. 127).	Бобры, строящие плотины и хатки, роющие норы и каналы, влияющие на гидрологический режим водоемов и близлежащие экосистемы.
Флагманские	Харизматичные виды, которые служат символами и объединяющими точками для стимулирования знаний и действий по охране экосистем (p. 491).	За эти “популярные”, или “харизматичные”, виды намного легче получить финансовую поддержку, чем за охрану неприметных моллюсков или насекомых; они выступают в качестве “зонтиков”, защищающих местообитания и другие виды, поскольку требуют для себя обширных территорий с разнообразными условиями (p. 80).	Вид, который стал символом и ведущим элементом всей кампании по охране конкретной территории (p. 250).	Флагманскими видами обычно являются гомойотермные животные – крупные, находящиеся под угрозой исчезновения, хищные млекопитающие, а также рыбоядные или всеядные крупные птицы (p. 245).	Медведь-призрак (spirit bear) или кермодский медведь (*Ursus americanus kermodei* Hornaday, 1905) – белый подвид американского черного медведя; символ Британской Колумбии, Канада.
“Зонтики”	Виды, чья территория обитания достаточно велика, а требования к среде обитания – широки; если им предоставить достаточно большую территорию для их охраны, другие виды попали бы под их защиту (p. 490).	Виды, требующие больших территорий относительно естественной или неизмененной среды обитания, для поддержания жизнеспособных популяций (p. 69).	Вид с такими требованиями к среде обитания большой площади, что его сохранение автоматически спасет многие другие виды (p. 249).	Расположение, размер и форма территории, занимаемая жизнеспособной популяцией одного “зонтичного вида”, охватывает достаточные ареалы обитания особей других видов, так что они тоже будут иметь жизнеспособные популяции. <...> Зонтичные виды менее требовательны к среде обитания (p. 99).	Медведь гризли *Ursus arctos horribilis* (Linnaeus, 1758) в экосистеме Большого Йеллоустона. Большая панда, или бамбуковый медведь (*Ailuropoda melanoleuca* David, 1869) из горных регионов Центрального Китая.

приобретает проблема “физиономичности индикаторов”, их характерного “облика”, легко доступного для обнаружения и наблюдений. Необходимо учитывать и тот факт, что бо́льшей “индикационной силой” обладают не отдельные виды-индикаторы, а сообщества индикаторных видов (Миркин, Розенберг, 1978; Викторов, 1994; Попченко, 1994).

Интересный обзор использования и оценки эффективности видов-индикаторов был выполнен по работам, опубликованным в журнале “Ecological Indicators” (Elsevier Sci. Publ. Co., Inc.) в период с января 2001 г. по декабрь 2014 г., с упором на количество используемых индикаторов (один или несколько), используемых таксонов, терминологии, применения и обоснования критериев выбора и методов оценки эффективности (Siddig et al., 2016). За этот период было опубликовано 1914 научных статей, описывающих исследования, проведенные в 53 странах на 6 континентах; в 20% публикаций в качестве индикатора использовался только один вид (остальные использовали группы видов). Почти 50% таксонов, используемых в качестве индикаторов, были представлены животными, 70% из которых были беспозвоночными. Виды-индикаторы чаще всего выбирались на основе ранее цитируемых исследований (40%), местной численности (5%), экологической значимости и/или природоохранного статуса (13%) или комбинации двух или более из этих причин (25%); при этом удивительно, но 17% проанализированных статей не привели четкого обоснования выбора индикатора. Подавляющее большинство (99%) публикаций использовали статистические методы для оценки эффективности выбранных показателей.

Сравнение видов-индикаторов и качества биоиндикации тех или иных факторов (в первую очередь, антропогенных) можно провести и на одном объекте-экосистеме экспертным путем (см., например, Биоиндикация экологического..., 2007, с. 370–380). Так, для р. Чапаевка (левый приток Саратовского водохранилища на р. Волге), отнесенной к разряду территорий экологического кризиса и экологического бедствия (Экологическое состояние..., 1997), сравнение проводилось с использованием следующей простой эмпирико-статистической процедуры (Биоиндикация экологического..., 2007). Если показатель или параметр биоиндикатора существенно различается для “крайних” вариантов (например, “контроль – сильное загрязнение”), то он считается очень хорошим. При оценке “существенности” принято считать, что различие параметров более чем в 2 раза как раз и свидетельствует о высоком качестве биоиндикатора:

• 5 баллов (высокое качество биоиндикатора) – параметры различаются более чем в 2 раза;

• 4 балла (хороший индикатор) – параметры отличаются в 1.5–2 раза;

• 3 балла (удовлетворительное качество биоиндикатора) – параметры различаются в 1.2–1.4 раза;

• 2 балла (слабый индикатор) – параметры различаются менее чем в 1.2 раза;

• 1 балл (плохой индикатор) – параметры не различаются.

Такой вариант оценки качества биоиндикации позволяет в обобщенном виде представить полученные данные, использованные для целей индикации планктонных и донных сообществ при биомониторинге р. Чапаевка. Представленная обобщенная характеристика оценки индикаторной способности различных параметров гидроэкосистемы р. Чапаевка свидетельствует о том, что все исследованные виды, несмотря на существенные различия между ними, демонстрируют определенную реакцию на воздействие; причем эти изменения оказываются сходными не только по направлению, но и по степени отклика. Балльная оценка наглядно показывает индикаторную ценность различных компонент и параметров экосистемы реки и выявляет наиболее работоспособные индикаторы.

ЭКОСИСТЕМНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ ИЛИ ИНЖЕНЕРЫ ЭКОСИСТЕМ

Вернемся к концепции экосистемной инженерии. Ее основной посыл фокусируется на том, как организмы физически изменяют абиотическую среду и как это влияет на биоту (Jones et al., 1994; Pollock et al., 1995; Reichman, Seabloom, 2002; Berkenbusch, Rowden, 2003; Berke, 2012, и др.). Последователи этой концепции (Hastings et al., 2007, p. 153) утверждают, что “формальное применение этой идеи позволяет по-новому взглянуть на роль видов в экосистемах и во многих других областях фундаментальной и прикладной экологии. ⟨...⟩ Две особые отличительные черты инженеров экосистем заключаются в том, что они влияют на физическое пространство, в котором живут другие виды, и их прямое воздействие может длиться дольше, чем время жизни организма – инженерия может, по сути, пережить инженера”.

Во II в. до н. э. *инженерами* называли создателей и “операторов” осадных машин; понятие *гражданский инженер* появилось в XVI в. в Голландии (строители мостов и дорог), затем пришло и в Россию (Негодаев, 1997). Инженер – это специалист, который создает новые технические устройства или технологические процессы либо совершенствует уже имеющиеся для повышения качества жизни человека. С этой точки зрения *инженеры экосистем* ближе всего к *инженерам-*

строителям, так как и те и другие стремятся преобразовать окружающую среду. Средообразование – совокупность совершаемых организмами биоценозов (всей биотой) метаболических процессов, ведущих к образованию биоценотических сред, к поддержанию их в устойчивом состоянии (Быков, 1983). Зададим такой вопрос: может ли "экосистемная инженерия" повышать устойчивость экосистем? И да, и нет, так как признаки устойчивости определяются многими факторами, а "инженеры экосистем" воздействуют, могут "работать" только с отдельными факторами.

Как справедливо отмечают некоторые критики концепции экосистемной инженерии (например, Reichman, Seabloom, 2002), все организмы воздействуют (и находятся под влиянием) своей физической среды (и здесь прав Тесла, см. эпиграф). Таким образом, полезность этой концепции зависит от знания того, когда изменение окружающей среды организмом должно рассматриваться явно, а не просто учитываться как часть описания прямых взаимодействий между организмами. Иными словами, все зависит от временн*ых* и пространственных масштабов инженерных воздействий в процессе взаимодействия с абиотической средой и непосредственных взаимодействий организмов. Этот, фактически, операционный, а не концептуальный взгляд, свидетельствует о том, что не все взаимодействия, классифицируемые как экосистемная инженерия, соответствуют этому масштабному тесту. Если окажется, например, что большинство видов в процессе инженерии экосистемы взаимодействует с другими видами, то ярлык "инженер экосистемы" становится тривиальным, в то время как инженерные процессы – определенно нет. В самом деле, концентрируясь на идентификации инженеров экосистем, а не на процессах, которые они контролируют, мы рискуем "за деревьями не увидеть леса". Таким образом, *кроме временн*ых *и пространственных масштабов инженерных воздействий важную роль в этом случае играет и сила таких эффектов*.

Возможно, именно в этом и следует искать причину того, что концепцию экосистемной инженерии у нас практически не заметили, – в том или ином виде ее лишь упоминают специалисты по бобрам (Завьялов, 2008, 2015; Алейников, 2010; Речной бобр..., 2012) или лесным экосистемам (Смирнова, 2009, 2011; Смирнова и др., 2015); в работах по другим группам растений и животных это понятие встречается разово (птицы – Кулаков, Крылов, 2018; сложный ценоз обрастания на разделе твердого технического субстрата и воды – Протасов, 2013; калифорнийские черви – Бутовский, 2009, и др.).

Интересный (познавательный) факт. Петербургский поэт и драматург В.А. Соснора (2011, с. 190–191) еще в 1961 г. в пьесе театра абсурда "Манек N ищет зеленую палочку" говорит устами *Ученого (выдающегося)*:

"*я занят нижеследующей проблемой:*
зачем мы роем почву тракторами?
Ведь существуют дождевые черви!..
⟨...⟩
И если с миллиона самолетов
на землю сбросить триллион червей,
то эти черви почву разрыхлят
за два часа и двадцать три минуты.
Какая экономия машин!
Нефтепродуктов!
Человеко-дней!".

Итак, некоторые организмы-инженеры способны вызвать большие, структурно опосредованные физические изменения в окружающей среде, которые сохраняются и во времени, превышающем их индивидуальную жизнь, и в пространстве в масштабах, гораздо больших, чем сам организм. Естественно, взаимодействия в более коротких и меньших масштабах также имеют место, и их нельзя игнорировать. Отсюда следует, что не стоит недооценивать то значение, которое оказывает на интерпретацию процессов правильно выбранный масштаб. Но о проблемах масштабирования в экологии (безотносительно к инженерам экосистем) в Макартуровской лекции 1989 г. говорил еще Левин (Levin, 1992); есть и более ранние публикации (Menge, Olson, 1990; Nee, May, 1992, и др.). Иными словами, и этот посыл Джонса с соавторами (Jones et al., 1994) не оригинален.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ИНЖЕНЕРИИ ЭКОСИСТЕМ

Как и любая концепция, претендующая на роль важной составляющей теоретической экологии, концепция инженерии экосистем предпринимает попытки "одеться" в формализованные модели. Уже через два года, после того как появились представления об инженерах экосистем, вышла статья с описанием их динамики с использованием модели с непрерывным временем (Gurney, Lawton, 1996; Wright et al., 2004); версия с дискретным временем была рассмотрена гораздо позже – через 20 лет (Franco, Fontanari, 2017; Fontanari, 2018; Lopes, Fontanari, 2019). В этой же идеологии (на пять лет раньше, чем модели группы бразильского биофизика Фонтанари) построена модель динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки (Петросян и др., 2012). Особенностью этих подходов является учет "пространственной составляющей" для объяснения динамики видов-инженеров и закономерностей разнообразия. С математической точки зрения явное включение взаимодействий между организмами и абио-

тическими компонентами окружающей среды меняет динамику их популяций, что обеспечивает очень богатое модельно-динамическое поведение.

Начиная с последней монографии Макартура (MacArthur, 1972; Rosenzweig, 1995), "взаимоотношения" между видом и территорией, на которой он распространен, – одна из самых интересных закономерностей в экологии. Модельное описание такого рода взаимодействия возможно с использованием двух подходов.

Первый (его использовали все процитированные выше модельеры) – "привязать" пространство через некоторый ресурс $R = R_1 + R_2 + ... + R_n$, который находится в n разных (дискретных) состояниях деградации (например, для бобров это доступность и разная степень возобновления кормов, что ведет к периодической смене их местообитаний) под воздействием вида-инженера (например, численность X). Тогда модель в момент времени (k + 1) принимает следующий обобщенный вид:

$$X_{k+1} = X_k F(R_{i,k}),$$

$$R_{i,k+1} = f_i(R_{1,k}, R_{2,k}, \ldots R_{n,k}; X_k),$$

где $F(R_{i,k})$ – некоторая функция изменения численности вида-инженера, воздействующего на ресурс $R_{i,k}$; $f_i(...)$ – функция изменения i-го ресурса. При этом если $F(...) > 1$ (имеет место рост численности X), то вид этой функции может быть задан несколькими способами – функция Мальтуса (Gurney, Lawton, 1996), Рикера (Fontanari, 2018) или Бивертона и Холта (Lopes, Fontanari, 2019). Далее – по стандартной программе: определение собственных значений, устойчивости этой системы и т.д.

Второй путь – это учет в моделях с непрерывным временем диффузии ресурса по пространству (модели с распределенными параметрами; обзор такого рода моделей экосистем см. Okubo, 1980; Розенберг, 2013). Заключенный в такие модели механизм отличается от принятого в экологии (в основном, только через воздействие биогенов) в сторону бо́льшей "реалистичности", что делает модели с распределенными параметрами полезными как для целей объяснения наблюдаемых феноменов, так и для синтеза на их основе прогнозирующих имитационных моделей.

И еще один момент. Несколько удивляет тот факт, что математические модели в рамках концепции экосистемной инженерии все еще весьма ограничены и практически ни одна модель не вышла за рамки одного вида. Безусловно, в дальнейшем потребуются более сложные многовидовые модели, явно включающие временны*е* и пространственные масштабы для объяснения и прогнозирования средообразовательной функции видов. Здесь можно указать на широкий спектр моделей анализа пространственного распределения видов (SDM – Species Distribution Models) – пакеты программ BIOCLIM, MaxEnt, SSDM, JSDM, SDFA и др. (Лисовский и др., 2020; Шитиков и др., 2021) – с использованием статистической среды R.

Таким образом, и формализация экосистемной инженерии не несет ничего принципиально нового.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершая обзор концепции экосистемной инженерии, можно констатировать, что многие ее положения (в других терминах) были известны отечественным экологам задолго до появления этой концепции. Представления об эдификаторах известны и англоязычным экологам. Правда, в основном среди специалистов по экологии растений (Cao, Liu, 1991; Glogov, Georgieva, 2020, и др.); об этом прямо пишет канадский эколог Фридман (Freedman, 1995, p. 228): "Все виды имеют некую внутреннюю ценность, но виды могут различаться по вкладу, который они вносят в структуру и функции своего экологического сообщества. Например, экологи-зоологи называют виды, играющие решающую роль в поддержании структуры своего сообщества, "ключевыми видами", а экологи-ботаники иногда называют "видами-эдификаторами". Ясно, что существенные изменения в численности этих видов можно считать относительно важными по сравнению с изменениями у кажущихся менее значимыми видами". Не будем забывать, что и понятие "эдификатор" было предложено Браун-Бланке и Павияром (Braun-Blanquet, Pavillard, 1922).

Возможно, само понятие "инженер экосистемы", как уже отмечалось, метафорически выглядит привлекательным (Barua, 2011); однако и здесь есть "подводный камень". В определении понятия "профессиональный инженер", которое было дано на Конференции инженерных обществ Западной Европы и США в 1960 г. (цит. по: Grimson, Murphy, 2015, p. 170), есть такие слова: "His/her work is predominantly intellectual and varied – Его/ее работа носит преимущественно интеллектуальный и разнообразный характер". Трудно представить интеллектуальной и разнообразной средообразующую деятельность улиток-камнегрызов (*Sphincterochila boissieri*)...

Выполненный обзор показал, что *доминанты*, *детерминанты*, *эдификаторы*, *виды-консорты*, *ключевые* и *флагманские* виды, *виды-зонтики* и *виды-инженеры экосистем* (Каро (Caro, 2010), как мне кажется, не очень удачно называет все эти виды суррогатными (surrogate species)) фактически являются синонимами достаточно заметных видов-средообразователей (когда исследователь не различает значения этих терминов, он говорит

о средообразователях в широком смысле слова; разумеется, один и тот же вид может являться одновременно доминантном, эдификатором, ключевым видом и др., но так бывает не всегда), и что *концепция экосистемной инженерии* может в некоторых деталях способствовать лучшему пониманию функционирования экосистем как в фундаментальной, так и в прикладной сферах. Было подчеркнуто, что эта концепция переплетается с проблемами пространственного, временнóго и организационного масштабов, которые являются центральными для современной экология. По сути, все виды в той или иной степени взаимодействуют с другими видами через физическую среду, но очевидно, что степень этого взаимодействия и его последствия варьируют от вида к виду и зависят от состояния окружающей среды. Виды влияют на другие виды различными способами и в непрерывном диапазоне (градиенте) от биотических взаимодействий, которые могут быть прямыми или косвенными, до абиотически опосредованных взаимодействий, которые всегда косвенны, виды-инженеры экосистем находятся в последнем конце этого континуума.

Что касается групп видов, сообществ, то они играют, главным образом, индикаторную роль. Например, синтаксоны сегетальных сообществ служат хорошей основой для оценки по растительности эдафоклиматических условий, обеспеченности почв элементами минерального питания, влагой и пр. (Миркин и др., 1989, с. 170). А вот понятия *зонтичные* или *флагманские экосистемы* (например, коралловые рифы или тропические леса) встречаются редко и являются таковыми лишь из-за их общественной известности.

Завершая обзор и возвращаясь к названию статьи, замечу, что экология предоставляет огромное поле для использования “модных слов” (см., например, выше классификации доминантов Б.А. Быкова или Х.Х. Трасса) и изобилия жаргонных выражений. Среди них и неологизм “инженеры экосистем” (Reichman, Seabloom, 2002; Розенберг, 2021); фактически речь идет о мутуалистических отношениях, для которых вполне достаточно устоявшегося за столетие понятия “эдификатор” (с латыни это, все-таки, *строитель*). Синонимичность этих понятий подтверждает и тот косвенный факт, что при переходе в Википедии от статьи на русском языке “эдификатор” к ее аналогу на английском, попадаем на статью “ecosystem engineer”...

Не будем, в соответствии с максимой, приписываемой английскому логику Оккаму (William of Ockham; 1285–1347), “множить сущности без необходимости”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Б.Д., 1966. Влияние роющей деятельности крота (*Talpa europaea* L.) на круговорот веществ в лесном биогеоценозе // ДАН СССР. Т. 168. № 4. С. 935–937.

Алейников А.А., 2010. Состояние популяции и средопреобразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника “Брянский лес” и его охранной зоны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН. 22 с.

Баканов А.И., 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рукопись деп. в ВИНИТИ 08.12.1987, № 8593-В87. 63 с. (*Баканов А.И.*, 2005. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии / Отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти: Самар. НЦ РАН. С. 37–67).

Беклемишев В.Н., 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 56. № 5. С. 3–30.

Биоиндикация: теория, методы, приложения, 1994. Тольятти: ИЭВБ РАН. 266 с.

Биоиндикация экологического состояния равнинных рек, 2007 / Отв. ред. О.В. Бухарин, Г.С. Розенберг. М.: Наука. 403 с.

Бутовский Р.О., 2009. Экотоксикология почвенных беспозвоночных животных: курс лекций. Тула: Изд-во Тул. гос. пед. ун-та им. Л.Н. Толстого. 80 с.

Быков Б.А., 1970. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука. 231 с.

Быков Б.А., 1983. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука. 216 с.

Василевич В.И., 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 248 с.

Викторов С.В., 1994. Ландшафтно-физиономическое направление в индикационной геоботанике // Биоиндикация: теория, методы, приложения. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 6–16.

Высоцкий Г.Н., 1915а. Природные растительные условия и результаты лесоразведения на Ергенях // Ежегодник лесного департамента. Т. 1. С. 1–98.

Высоцкий Г.Н., 1915б. Ергеня, культурно-фитологический очерк // Труды Бюро по прикладной ботанике. Т. 8. № 10–11. С. 1113–1443.

Горышина Т.К., 1979. Экология растений. М.: Высш. шк. 368 с.

Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С., 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющих их устойчивость // Экологическая паразитология. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 5–45.

Дохман Г.И., 1973. История геоботаники в России. М.: Наука. 286 с.

Евланов И.А., 1993. Экологические аспекты устойчивости паразитарных систем (на примере паразитов рыб). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 41 с.

Завьялов Н.А., 2008. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов I Всерос. школы-конф. Борок; Ярославль: Изд-во "Ярославский печатный двор". С. 4–24.

Завьялов Н.А., 2015. Средообразующая деятельность обыкновенного бобра *Castor fiber* L. в лесной зоне европейской части России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 42 с.

Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю., 2005. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука. 186 с.

Злобин Ю.А., 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: Изд-во КазГУ. 147 с.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р., 2004. Об онтогенетических аспектах эколого-ценотических стратегий травянистых растений // Мат-лы докл. VII Всерос. популяционного семинара. Ч. 1. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. С. 98–99.

Каплин В.Г., 2001. Биоиндикация состояния экосистем: Учебное пособие для студентов биологических специальностей университетов и сельскохозяйственных вузов. Самара: Самар. ГСХА. 143 с.

Карпачевский М.Л., Тепляков В.К., Яницкая Т.О., Ярошенко А.Ю., 2014. Основы устойчивого лесоуправления: учеб. пособие для вузов. 2-е изд. М.: WWF России. 266 с.

Кашкаров Д.Н., 1933. Среда и сообщество (Основы синэкологии). М.: Медгиз. 383 с.

Константинов А.С., 1979. Общая гидробиология. М.: Высш. шк. 480 с.

Кулаков Д., Крылов А., 2018. Влияние птиц на среду обитания // Природа. № 5 (1233). С. 22–31.

Линдеман Г.К., 1981. О средообразующей роли птиц в искусственных лесных насаждениях полупустынной зоны // Экология и охрана птиц. Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев: Штиинца. С. 137–138.

Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В., 2020. Преимущества и ограничения использования методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 2. С. 123–134.

Мазинг В.В., 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. Тр. МОИП. Т. 27. М.: Наука. С. 117–127.

Миркин Б.М., 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 137 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2005. Основы общей экологии. М.: Университетская книга. 240 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., 1978. Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука. 212 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г., 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.

Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г., 1999. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 6. С. 581–594.

Негодаев И.А., 1997. Философия техники: учеб. пособие. Ростов-на-Дону: Центр ДГТУ. 562 с.

Негробов В.В., Хмелев К.Ф., 2000. Современные концепции консорциологии // Вестн. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. № 2. С. 118–121.

Озерский П.В., 2013. Многообразие симбиотических отношений и возможный подход к их классификации // Общество. Среда. Развитие. № 4. С. 277–281.

Озерский П.В., 2014. Консорция как фрактал // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Т. 14. № 1. С. 20–26.

Панфилов Д.В., 1971. Животные – механизм биосферы // Химия и жизнь. № 9. С. 61–65.

Пачоский И.К., 1917. Описание растительности Херсонской губернии. Т. 2: Степи. Херсон: Паровая типо-литография С.Н. Ольховикова и С.А. Ходушина. 366 с.

Петросян В.Г., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А. и др., 2012. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 44–60.

Поплавская Г.И., 1924. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи "Аскания-Нова" // Журн. Русск. бот. об-ва. Т. 9. № 4. С. 125–146.

Попченко В.И., 1994. Экологические модификации сообществ зообентоса как индикаторы загрязнения водных экосистем // Биоиндикация: теория, методы, приложения. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 38–51.

Протасов А.А., 2013. О водных техноэкосистемах и их месте в биосфере // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 4. № 6. P. 405–423.

Работнов Т.А., 1969. О консорциях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. № 4. С. 109–116.

Работнов Т.А., 1975. Изучение ценотических популяций в целях выяснения "стратегий жизни" видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. № 2. С. 5–17.

Работнов Т.А., 1995. История фитоценологии: учеб. пособие. М.: Аргус. 158 с.

Раменский Л.Г., 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Бот. журн. Т. 37. № 2. С. 181–201.

Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника), 2012 / Под ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялова Н.А., Петросяна В.Г. М.: Т-во науч. изд. КМК. 150 с.

Розенберг Г.С., 2013. Введение в теоретическую экологию. В 2-х т.; изд. 2-е, исправ. и допол. Тольятти: Кассандра. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с.

Розенберг Г.С., 2021. Техноценозы, бизнес-экосистемы, популяции всего, что есть, или еще раз про "чистоту рядов" // Акценты. Новое в массовой

коммуникации (Альманах). Вып. 1–2 (176–177). С. 58–62.

Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М., 1994. Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). Тольятти: ИЭВБ РАН. 182 с.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б., 1999. Элементы теоретических конструкций современной экологии: учеб. пособие. Самара: Самар. НЦ РАН. 396 с.

Розенберг Г.С., Евланов И.А., Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Бухарин О.В. и др., 2010. Разработка научных основ и внедрение комплекса методов биомониторинга для устойчивого эколого-экономического развития территорий Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра. 20 с.

Смирнова О.В., 2009. Роль популяционной парадигмы в познании экосистемных процессов // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. Биол. Науки о Земле. Вып. 1. С. 80–86.

Смирнова О.В., 2011. Методология исследования экосистем с популяционных позиций // Изв. Пенз. ГПУ им. В.Г. Белинского. № 25. С. 15–21.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Коротков В.Н., 2015. Теоретические основы оптимизации функции биоразнообразия лесного покрова // Лесоведение. № 4. С. 277–288.

Соснора В.А., 2011. Манек N ищет зеленую палочку (пьеса) // Соснора Виктор. Стихотворения. СПб.: Амфора. С. 186–218.

Средообразующая деятельность животных, 1970. Матлы к совещанию 17–18 декабря 1970 г. М.: Изд-во МГУ. 101 с.

Сукачев В.Н., 1928. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). М.; Л.: Книга. 232 с.

Тесла Н., 2021. Власть над миром. М.: Родина. 208 с.

Трасс Х.Х., 1963. О типологии доминантов растительных сообществ // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 48. № 15. С. 29–36.

Чернова Н.М., 1966. Зоологическая характеристика компостов. М.: Наука. 154 с.

Чернова Н.М., 2005. Курс “Учителю биологии об основах экологии”. Лекция 4. Средообразующая роль организмов // Биология. № 20 (795). https://bio.1sept.ru/article.php?ID=200502009

Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 262 с.

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., 2021. Модели совместного распределения видов на примере донных сообществ малых рек волжского бассейна // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 2. С. 143–154.

Шуберт Р., 1988. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. М.: Мир. 346 с.

Шульман С.С., Добровольский А.А., Куперман Б.И., Галактионов К.В., Нигматуллин Ч.М., 1991. Эволюция жизненных циклов у паразитов позвоночных // Эволюция паразитов: мат-лы I Всесоюз. симпоз., 16–19 окт. 1991 г., Тольятти. Тольятти: ИЭВБ АН СССР. С. 50–58.

Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация), 1997 / Под ред. Зинченко Т.Д., Розенберга Г.С. Тольятти: ИЭВБ РАН. 337 с.

Barua M., 2011. Mobilizing metaphors: the popular use of keystone, flagship and umbrella species concepts // Biodivers. Conserv. V. 20. № 7. P. 1427–1440.

Beard J.S., 1973. The physiognomic approach // Handbook of Vegetation Science. Part 5. Ordination and Classification of Vegetation / Ed. Whittaker R.H. Hague: Dr. W. Junk B.V. P. 355–386.

Begon M., Townsend C.R., Harper J.L., 2006. Ecology: from Individuals to Ecosystems. 4th ed. Oxford: Blackwell Publ. Ltd. 738 p. (*Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.).

Berke S.K., 2012. Functional groups of ecosystem engineers: A proposed classification with comments on current issues // Integr. Comp. Biol. V. 50. № 2. P. 147–157. https://doi.org/10.1093/icb/icq077

Berkenbusch K., Rowden A.A., 2003. Ecosystem engineering – moving away from 'just-so' stories // N. Z. J. Ecol. V. 27. № 1. P. 67–73.

Berryman A.A., Millstein J.A., 1989. Are ecological systems chaotic – and if not, why not? // Trends Ecol. Evol. V. 4. № 1. P. 26–88. https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90014-1

Braun-Blanquet J., Pavillard J., 1922. Vocabulaire de Sociologie Végétale. Montpellier: Roumégous et Déhan. 16 p.

Cao G., Liu Zh., 1991. A studies on population dynamics of edificators dominance in spruce-fir forest // Chin. J. Plant Ecol. V. 15. № 3. P. 207–215.

Caro T., 2010. Conservation by Proxy: Indicator, Umbrella, Keystone, Flagship, and Other Surrogate Species. 2nd ed. Washington: Island Press. 400 p.

Clucas B., McHugh K., Caro T., 2008. Flagship species on covers of US conservation and nature magazines // Biodivers. Conserv. V. 17. P. 1517–1528.

Darwin Ch., 1881. The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on their Habits. L.: John Murray Publ. 326 p.

Eckert K.L., Hemphill A.H., 2005. Sea turtles as flagships for protection of the Wider Caribbean Region // Marit. Stud. V. 3. P. 119–143.

Eilperin J., 2006. The Checkerspot mystery: An ecological whodunit. https://www.washingtonpost.com/wp-dyn/content/article/2006/05/21/AR2006052100725_pf.html

Estes J.A., Palmisano J.F., 1974. Sea otters: Their role in structuring nearshore communities // Science. V. 185. P. 1058–1060.

Fontanari J.F., 2018. The collapse of ecosystem engineer populations // Mathematics. V. 6. № 1. P. 1–12.

Franco C., Fontanari J.F., 2017. The spatial dynamics of ecosystem engineers // Math. Biosci. V. 292. P. 76–85.

Freedman B., 1995. Environmental Ecology: The Ecological Effects of Pollution, Disturbance, and other Stresses. 2nd ed. San Diego: Acad. Press. 606 p.

Glogov P., Georgieva M.L., 2020. Ecological-phytogeographic characteristics of the main edificatory species in the forests of Lodzinski Mountain // Ecol. Eng. Environ. Prot. № 2. P. 45–51. https://doi.org/10.32006/eeep.2020.2.4551

Grime J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. V. 111. P. 1169–1194.

Grimson W., Murphy M., 2015. The epistemological basis of engineering, and its reflection in the modern engineering curriculum // Engineering Identities, Epistemologies and Values: Engineering Education and Practice in Context. V. 2 / Eds Christensen S.H., Didier C., Jamison A. et al. N.-Y.: Springer. P. 161–178.

Gurney W.S.C., Lawton J.H., 1996. The population dynamics of ecosystem engineers // Oikos. V. 76. № 2. P. 273–283.

Hale S.L., Koprowski J.L., 2018. Ecosystem-level effects of keystone species reintroduction: A literature review // Restor. Ecol. V. 26. № 3. P. 439–445. https://doi.org/10.1111/rec.12684

Hastings A., Byers J., Crooks J., Cuddington K., Jones C. et al., 2007. Ecosystem engineering in space and time // Ecol. Lett. V. 10. P. 153–164.

Heer O., 1840. Analytische Tabellen zu Bestimmung der phanerogamischen Pflanzengattungen der Schweiz // Hegetschweiler J. Die Flora der Schweiz. Zürich: Druck und Verlag von Fr. Schulthess. S. 1013–1135.

Hermy M., Stieperaete H., 1985. Capitalists and proletarians (MacLeod, 1884): An early theory of plant strategies // Oikos. V. 44. № 2. P. 364–366.

Heywood V.H., 1995. Global Biodiversity Assessment. Cambridge: Univ. Press. 1140 p.

Jones C.G., 2010. Out of the desert toward the promised land: Moshe Shachak and the past, present and future of ecosystem engineering. https://www.researchgate.net/publication/258339520_Out_of_the_desert_toward_the_Promised_Land_Moshe_Shachak_and_the_past_present_and_future_of_ecosystem_engineering

Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. V. 69. P. 373–386.

Lambeck R.J., 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation // Conserv. Biol. V. 11. P. 849–856.

Launer A.E., Murphy D.D., 1994. Umbrella species and the conservation of habitat fragments: A case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem // Biol. Conserv. V. 69. P. 145–153.

Lecoq H., 1844. Traité des plantes fourragères, ou flore des prairies naturelles et artificielles de la France; Ouvrage contenant. La description, les usages et qualités de toutes les plantes herbacées ou ligneuses qui peuvent servir à la nourriture des animaux, et les détails relatifs à leur culture, à la création et à l'entretien des prairies permanentes et temporaires, etc. Paris: H. Cousin. 620 p.

Levin S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award lecture // Ecology. V. 73. P. 1943–1967.

Lopes G.M., Fontanari J.F., 2019. Influence of technological progress and renewability on the sustainability of ecosystem engineers populations // Math. Biosci. Eng. V. 16. № 5. P. 3450–3464.

MacArthur R.H., 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Princeton: Princeton Univ. Press. 269 p.

MacLeod J., 1884. Leiddraad bij het Onderwijzen en Aanleeren der Plantenkunde: Algemeene Plantenkunde. Gand: Natuurwetenschappelijk Genootschap van Gent. 135 p.

Meffe G., Carroll C.R., 1997. Principles of Conservation Biology. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates. 729 p. (*Мэффи Г., Кэрролл Р.*, 2004. Основы природоохранной биологии. Новосибирск: Сиб. экол. центр. 690 с.).

Menge B.A., Olson A.M., 1990. Role of scale and environmental factors in the regulation of community structure // Trends Ecol. Evol. V. 5. P. 52–57.

Mittermeier R.A., 1986. Primate conservation priorities in the Neotropical region // Primates: The Road to Self-Sustaining Populations / Ed. Benirschke K. N.-Y.: Springer-Verlag. P. 221–240.

Nee S., May R.M., 1992. Dynamics of metapopulations: Habitat destruction and competitive coexistence // J. Anim. Ecol. V. 6. № 1. P. 37–40.

Odling-Smee F.J., 1988. Niche constructing phenotypes // The Role of Behavior in Evolution / Ed. Plotkin H.C. Cambridge: MIT Press. P. 73–132.

Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W., 2003. Niche Construction: The Neglected Process in Evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. 488 p.

Okubo A., 1980. Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models. Berlin: Springer-Verlag. 254 p.

Paine R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability // Am. Nat. V. 103. № 929. P. 91–93. https://doi.org/10.1086/282586

Paine R.T., 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat // Ecology. V. 52. P. 1096–1106.

Pimm S.L., Li B.V., 2015. China's endemic vertebrates sheltering under the protective umbrella of the giant panda // Conserv. Biol. V. 30. № 2. P. 329–339. https://doi.org/10.1111/cobi.12618

Pollock M.M., Naiman R.J., Erickson H.E., Johnstone C.A., Pastor J., Pinay G., 1995. Beaver as engineers: Influences on biotic and abiotic characteristics of drainage basins // Linking Species and Ecosystems / Eds Jones C.G., Lawton J.H. N.-Y.: Chapman and Hall. P. 117–126.

Reichman O.J., Seabloom E.W., 2002. Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response from Reichman and Seabloom // Trends Ecol. Evol. V. 17. № 7. P. 308. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02512-0

Rodrigues A.S.L., Brooks T.M., 2007. Shortcuts for biodiversity conservation planning: The effectiveness of surrogates // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 38. P. 713–737.

Rosenzweig M.L., 1995. Species Diversity in Space & Time. N.-Y.: Cambridge Univ. Press. 436 p.

Schneider I., Tielen I.H.M., Rode J., Levelink P., Schrudde D., 2010. Behavioral observations and notes on the vertical ranging pattern of the critically endangered Cat Ba Langur (*Trachypithecus poliocephalus poliocephalus*) in

Vietnam // Primate Conserv. V. 25. P. 111–117. https://doi.org/10.1896/052.025.0104

Sheail J., 1987. Seventy-Five Years in Ecology: The British Ecological Society. Oxford: Blackwell Sci. Publ. 301 p.

Siddig A.A.H., Ellison A.M., Ochs A., Villar-Leeman C., Lau M.K., 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators* // Ecol. Indic. V. 60. P. 223–230.

Simberloff D., 1998. Flagships, umbrellas and keystones: Is single species management passé in the land-scape era? // Biol. Conserv. V. 83. P. 247–257.

Smith R., 1898. Plant associations of the Tay basin // Proc. Perthshire Soc. Nat. Sci. V. 2. P. 200–217.

Soulé M.E., Estes J.A., Berger J., Del Rios C.M., 2003. Ecological effectiveness: Conservation goals for interactive species // Conserv. Biol. V. 17. № 5. P. 1238–1250.

Spencer H., 1910. Principles of Biology. V. 1. N.-Y.; L.: D. Appleton and Co. 707 p.

The Mosaic-cycle Concept of Ecosystems, 1991 / Ed. Remmert H. Berlin; N.-Y.: Springer-Verlag. 168 p.

Veríssimo D., MacMillan D.C., Smith R.J., 2011. Toward a systematic approach for identifying conservation flagships // Conserv. Lett. V. 4. № 1. P. 1–8.

Walpole M.J., Leader-Williams N., 2002. Tourism and flagship species in conservation // Biodivers. Conserv. V. 11. P. 543–547.

Western D., 1987. Africa's elephants and rhinos: flagships in crisis // Trends Ecol. Evol. V. 2. № 11. P. 343–346.

Whittaker R.H., 1973. Dominance-types // Handbook of Vegetation Science. Part 5. Ordination and Classification of Vegetation / Ed. Whittaker R.H. Hague: Dr. W. Junk B.V. P. 387–402.

Wright J.P., Gurney W.C.S., Jones C.G., 2004. Patch dynamics in landscape modified by ecosystems engineers // Oikos. № 105. P. 336–348.

Ecosystem engineers: "Old songs about the first things" or the concept we have never noticed (overview of the problem)

G. S. Rozenberg*

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS
Komzina, 10, Toglyatti, 445003 Russiaя
**e-mail: genarozenberg@yandex.ru*

The concept of ecosystem engineering focuses on how organisms physically change the abiotic environment and how this affects the biota around them. The authors of the concept focused their attention on how the temporal, spatial and coenotic scales of the roles of ecosystem engineers can be included in a broader ecological context. A comparison of the "new" terminology with the notions of determinants and edificators already entrenched in domestic ecology is carried out. The conclusion is made about the significant redundancy of views on "ecosystem engineers" in the framework of the description of environmental formation processes.

EDN: KDJLVA
ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2022, том 83, № 3, с. 235–240

УДК 581.41+591.4

ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ИНВАРИАНТЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР

© 2022 г. Ю. Л. Войтеховский[1, 2, *], М. А. Чукаева[2]

[1]*Геологический институт ФИЦ КНЦ РАН,*
ул. Ферсмана, 14, Апатиты, 184209 Россия
[2]*Санкт-Петербургский горный университет,*
21-я линия, 2, Санкт-Петербург, 199106 Россия
**E-mail: woyt@geoksc.apatity.ru*

Поступила в редакцию 08.04.2022 г.
После доработки 27.04.2022 г.
Принята к публикации 12.05.2022 г.

Показано, что во многих биологических полигональных и полиэдрических структурах в диапазоне от микрометров (брохосомы, радиолярии, пыльца) до сантиметров (грибы-фуллерены) явно или неявно присутствуют инварианты, обусловленные даже не влиянием физической среды, а геометрией евклидова пространства. По-видимому, их допустимо рассматривать как точки схождения принципов номогенеза и приспособительного онтогенеза биологических индивидов. В качестве первых выступают теоремы Эйлера и Эберхардта. Признаки приспособления в каждом случае следует искать в отклонениях от пространственных инвариантов. Авторы обобщают ранее рассмотренные биологические структуры, обращают внимание на ряд новых и дают интерпретацию найденных закономерностей в свете общебиологической проблематики.

DOI: 10.31857/S0044459622330016

Биологию и минералогию объединяет не только идущее от Линнея выделение видов и индивидов, но и общие принципы развития. Таков, например, принцип Кюри, позволяющий восстановить вещественные потоки и полевые градиенты физической среды по диссимметрии индивида, т.е. по отклонению его симметрии от идеальной, диктуемой внутренним императивом. Нормальная форма минерального индивида – выпуклый полиэдр. Каждая его грань – плоская атомная сетка. Между структурой и формой кристалла есть строгая математическая связь. Среди организмов тоже немало квазиполигональных и квазиполиэдрических структур, образованных сетками, мембранами, оболочками (Геккель, 1902, 2007; Thompson, 1942). Одни различимы непосредственно, другие выявляются несложными преобразованиями. Их анализ обнаруживает инварианты, обусловленные даже не характером физической среды, а более фундаментальной причиной – геометрией евклидова пространства. В данной статье авторы обобщают ранее рассмотренные биологические структуры, обращают внимание на ряд новых и дают интерпретацию найденных закономерностей в свете общебиологической проблематики.

ПОЛИГОНАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ

Явные

Полигональные разбиения можно видеть на слабо искривленных поверхностях ископаемых (например, *Disphyllum caespitosum* – верхний девон, *Pleurodictyum* sp. – нижний карбон, *Petalaxis stylaxis* – средний карбон, и мн. др.) и современных колониальных кораллов. Нарастая на субстрат, кораллиты теснят друг друга, механически конкурируя за пространство подобно минеральным индивидам на начальной стадии роста, т.е. в зоне геометрического отбора. В обоих случаях выживают индивиды, ориентированные направлением наибольшей скорости роста ортогонально поверхности нарастания. Итог – параллельно-шестоватые агрегаты-колонии с полигональными разбиениями аппроксимирующих поверхностей. Авторами изучены три колонии современного коралла *Favites* sp. (рис. 1, 15 см по горизонтали) с близкими стандартными статистическими характеристиками: мода (Mo) 6, средняя координация полигона (c) 5.98; среднеквадратическое отклонение (σ) 0.97, асимметрия (As) –0.01, эксцесс (Ex) –0.50. Гистограмма показывает частоту полигонов с координациями от 3 до 9.

Неявные

Более изогнутая, но все же незамкнутая поверхность характерна для одуванчика обыкновенного *Taraxacum officinale*. После удаления папиллусов обнаруживается ячеистая структура. Перегородки образуют полигональное разбиение поверхности (рис. 2, диаметр 3 см). Для одного образца получены характеристики: Mo = 6, c = 5.97; σ = 0.66, As = 0.03, Ex = –0.68.

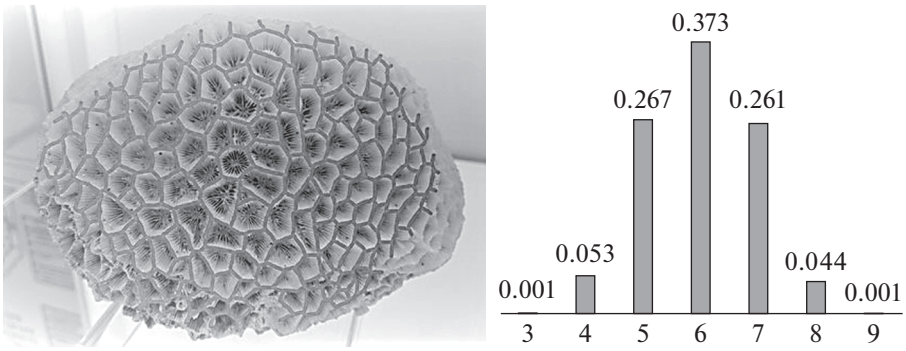


Рис. 1. Современный коралл *Favites* sp.

Рис. 2. Одуванчик обыкновенный *Taraxacum officinale*.

ПОЛИЭДРИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ

Явные

Удивительный пример явной полиэдрической структуры – брохосомы (от др.-греч. βρόχος – ячея сети, σωμα – тело). Это квазисферические полые образования размером 0.2–0.7 мкм (рис. 3), выделяемые насекомыми семейства цикадок (Cicadellidae). Установлены с помощью электронной микроскопии в начале 1950-х. Состоят из белков и липидов. Механизм формирования и назначение не ясны. Предположительно, насекомые наносят их на тело и кладки яиц, делая их гидрофобными. На первый взгляд, это фуллерены, т.е. выпуклые полиэдры с 5- и 6-угольными гранями, сходящимися по 3. На более чем 400 изображениях подсчитано число видимых граней от 7 до 20. Их общее число (удвоенное число видимых плюс 2–8 боковых, ортогональных к плоскости рисунка) варьирует от 16 до 48. Оценка условна, но заметим, что “нобелевский” фуллерен C_{60} с 32 гранями попадает в центр диапазона. На некоторых брохосомах есть 4-угольные грани, что заставляет определить их в целом как квазифуллерены (Войтеховский, Степенщиков, 2018). Разнообразие их морфотипов требует изучения.

Еще один пример явной полиэдрической структуры – ценобиальная зеленая водоросль *Pandorina morum* (Müll.) Bory, подробно охарактеризованная ранее (Войтеховский, 2001; Войтеховский и др., 2006). Особенность их морфологии – 16-клеточные ценобии типа фуллеренов (рис. 4) размером около 50 мкм, относящиеся к точечным группам симметрии –43m и 222 в пропорции 3 : 1. Еще более интересными должны быть многоклеточные *V. aureus* (от 100 до 1000 клеток), *V. polychlamys* (от 1100 до 2000) и *V. globator* (от 1500 до 20000). Разнообразие их морфотипов не изучено.

Неявные

Квазисферическую поверхность образует в возбужденном состоянии *Diodon holocanthus* (сем. Diodontidae, рыбы-ежи, англ. porcupinefishes). Принимая основания игл за точки и используя технику триангуляции поверхности по Делоне и дуального построения по Вороному–Дирихле (Галиулин, 2009), получены полигональные разбиения поверхностей для 8 образцов размером 10–15 см. Их

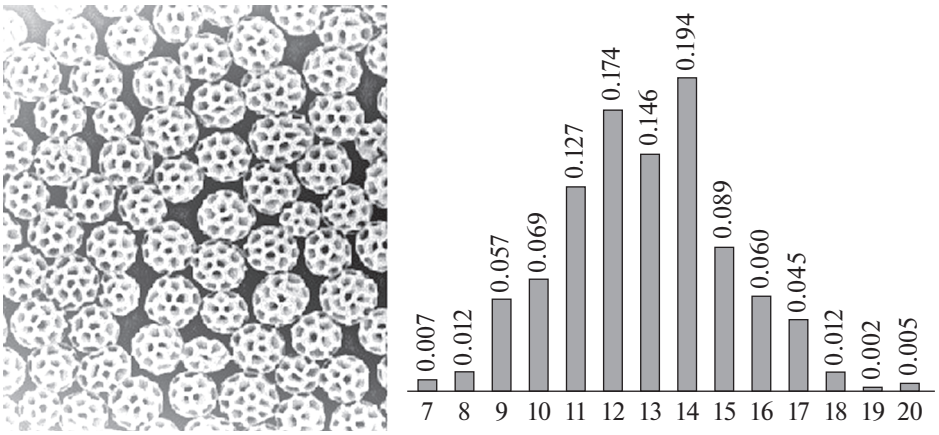


Рис. 3. Брохосомы Cicadellidae.

средние характеристики: Mo = 6, c = 5.97; σ = = 0.58, As = 0.01, Ex = –0.17 (рис. 5). Ранее показано, что обитающее рядом с Diodontidae сем. Ostraciontidae (кузовковые, англ. boxfishes) реализует те же полигональные разбиения в покрытиях костными пластинами. Это указывает на родство в составе отряда Tetraodontiformes (Войтеховский, 2009).

Неизученные

Замечательную полигональную сеть образует съедобный бамбуковый гриб *Phallus indusiatus* из семейства веселковых (рис. 6*а*, размер до 25 см). Стандартная характеристика любой сети требует немалого числа клеток. Этот гриб вполне обеспечил бы представительную статистику (порядка 500 полигональных клеток), но в рассматриваемом аспекте совершенно не изучен.

Скелеты радиолярий – широко известный пример ажурных полигональных и полиэдрических структур размером от 50 мкм до 1 мм. Впервые о них заявил Э. Геккель (1902), зафиксировавший полиэдрические мотивы в названиях *Circogonia dodecahedra* и *C. icosahedra*. При этом заметим, что додекаэдр – простейший из фуллеренов, а икосаэдр – геометрически дуальная форма. Квазифуллереновые мотивы в строении большого числа других *Radiolaria* видны на многочисленных микрофотографиях. Например, такова *Actinomma antarctica* (рис. 6*б*). Российский математик Д.Д. Мордухай-Болтовской (1936) обосновал их оптимальность как строительной конструкции независимо от американского архитектора Р.Б. Фуллера. Нюансы сложных скелетов (статистика пор по числу соседей и пр.) систематически не изучались. Есть основания полагать, что они имеют отношение к таксономии радиолярий (Voytekhovsky, Stepenshchikov, 2016).

Морской пузырь (*Echinosphaerites aurantium*) (рис. 6*в*, *г*) – ископаемый (средний и верхний ордовик) – организм из класса цистоидей, тип иглокожие. Формировал известковую квазисферическую чашечку диаметром до 4–5 см из многочисленных беспорядочно разбросанных полигональных пластинок (Бодылевский, 1990, с. 49, 173). Ее полиэдрический характер не нарушают ни место прирастания стебля, ни тонкие поры, пронизывающие пластины. Судя по изображениям, полигоны окружены от 4 до 8 соседями с модой 6. Несмотря на множество хорошо сохранившихся образцов, статистика полигонов не изучалась.

Явную полиэдрическую структуру имеют грибы илеодиктион съедобный (*Ileodictyon cibarium*) (рис. 6*д*), илеодиктион изящный (*I. gracile*) и решеточник красный (*Clathrus ruber*). По сути, их

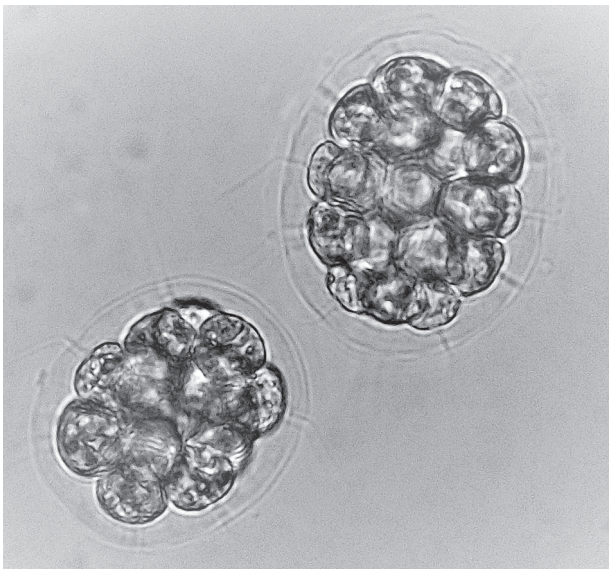


Рис. 4. Зеленые водоросли *Pandorina morum* (Müll.) Bory.

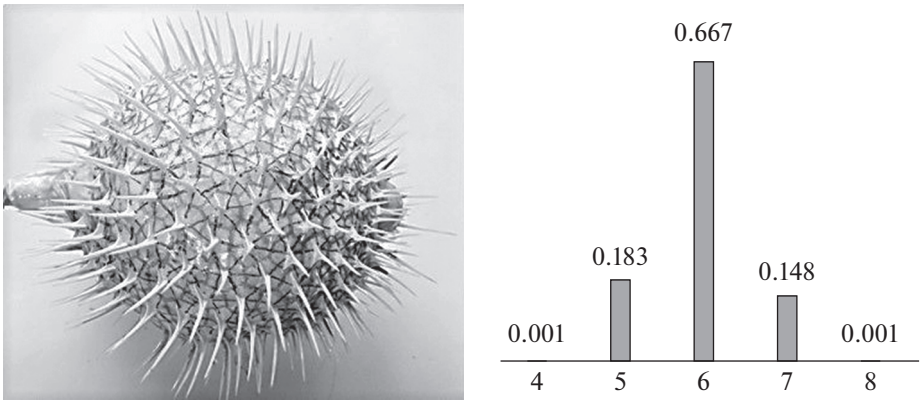


Рис. 5. Рыба-еж *Diodon holocanthus.*

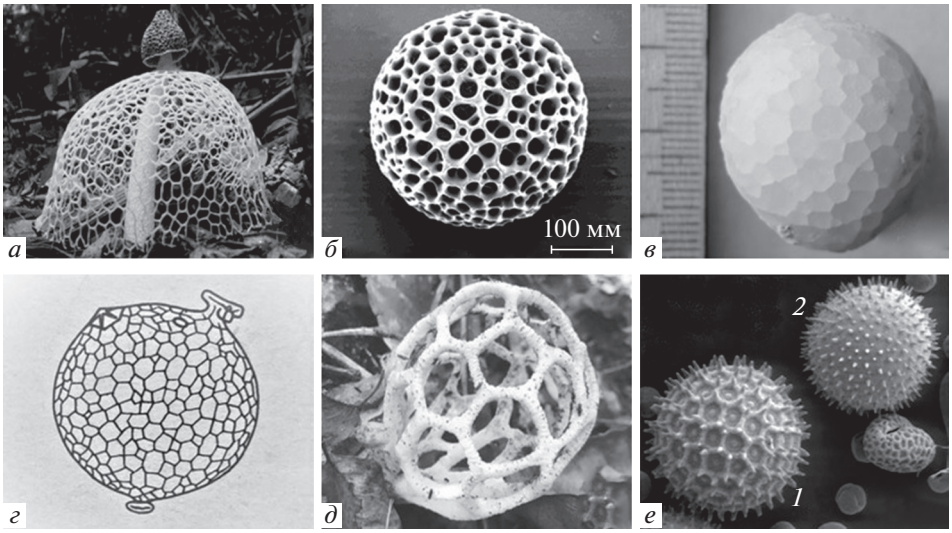


Рис. 6. Неизученные полиэдрические структуры: *а* – гриб *Phallus indusiatus*; *б* – радиолярия *Actinomma antarctica*; *в*, *г* – морской пузырь *Echinosphaerites aurantium*; *д* – гриб *Ileodictyon cibarium*; *е* – пыльца растений: *1* – *Ipomoea purpurea*, *2* – *Sidalcea malviflora*. Источник: *а–в*, *д*, *е* – интернет, открытый доступ; *г* – по Бодылевский, 1990, с. 173.

тело размером 5–10 см – это реберная сеть выпуклого полиэдра фуллеренового типа, близкого к C_{60}. На имеющихся изображениях не удалось увидеть граней (ячеек), уверенно отличных от 5- и 6-угольных. Место прирастания гриба не портит структуру. Ее изучение осложнено лишь относительной редкостью в экваториальных и тропических лесах.

Много явных и неявных полиэдрических структур можно видеть в пыльце растений размером от 0.0025 до 0.25 мм. Пример первой – ипомея (*Ipomoea purpurea*) (рис. 6*е*, *1*), второй – сидальцея (*Sidalcea malviflora*) (рис. 6*е*, *2*). У последней полиэдрическая структура обнаруживается так же, как у *Diodon holocanthus* – триангуляцией поверхности по Делоне и дуальным построением по Вороному–Дирихле.

Немного математики

Для любого плоского графа (полигональной сети) выполняется теорема Эйлера:

$$f - e + v = 2, \qquad (1)$$

где f – число граней (клеток), e – ребер, v – вершин. Если из каждой вершины выходят ровно три ребра, то

$$2e - 3v = 0. \qquad (2)$$

Тогда $e = 3f - 6$, а средняя координация клетки равна:

$$c = 2e/f = 6 - 12/f \to 6 \quad \text{при} \quad f \to \infty. \qquad (3)$$

Равенство $c = 6$ в (3) достигается в хорошо известной биологической структуре – пчелиных сотах. Это правильное разбиение поверхности (одно из трех) в кристаллографии имеет символ 6_3.

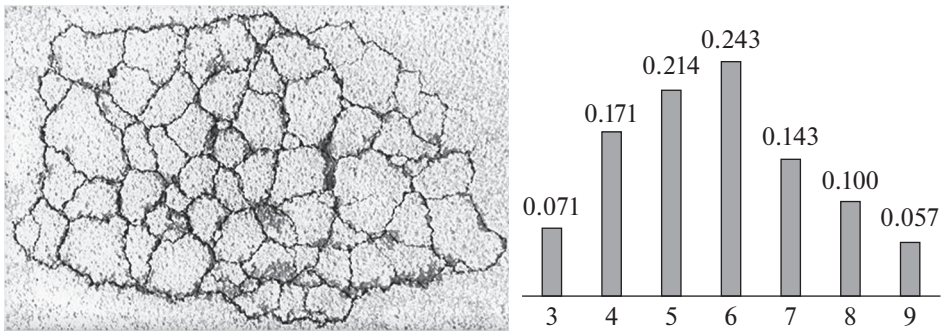


Рис. 7. Трещины в асфальте.

Каждый трехсвязный плоский граф (т.е. из каждой вершины выходят не менее трех ребер) можно расправить в выпуклый полиэдр. То есть $c \to 6$ – инвариант для простых (в каждой вершине сходятся три грани) плоских графов и выпуклых полиэдров. Выше рассмотрены именно такие биологические структуры. При этом средняя координация в (3) стремится к 6 снизу. Но для трещин в асфальте (рис. 7) имеем полную аналогию: $f = 71$, $e = 207$, $v = 138$, Mo = 6, $c = 5.74$, $\sigma = 1.59$, As = 0.23, Ex = –0.82. Этот пример, не имеющий отношения к биологии, подчеркивает универсальный характер инварианта $c = 6$.

Для простых сетей и полиэдров найдем еще одно важное соотношение. Умножив (1) на 6 и прибавив удвоенное (2), получим

$$6f - 2e = 12. \quad (4)$$

Далее выразим общее число граней через их разнообразие:

$$f = f_3 + f_4 + f_5 + f_6 + f_7 + f_8 + \ldots, \quad (5)$$

где f_n – число n-угольных граней. Через них же выразим число ребер:

$$2e = 3f_3 + 4f_4 + 5f_5 + 6f_6 + 7f_7 + 8f_8 + \ldots. \quad (6)$$

Умножив (5) на 6 и вычтя (6), получим:

$$6f - 2e = 3f_3 + 2f_4 + f_5 - f_7 - 2f_8 - \ldots. \quad (7)$$

С учетом (4) преобразуем (7) к виду:

$$3f_3 + 2f_4 + f_5 = 12 + f_7 + 2f_8 + \ldots. \quad (8)$$

Уравнение Эберхардта (8) охватывает все рассмотренные выше случаи, с одной стороны, допуская вариации статистик n-угольных граней, с другой стороны, налагая на них строгое соотношение. Для фуллеренов из (8) следует жесткое условие $f_5 = 12$ без видимых ограничений на f_6. Оно может быть любым (от 0 у додекаэдра) кроме 1. Последнее доказывается построением реберного графа.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Формы минеральных и биологических индивидов, взятые в деталях, к тому же непрерывно меняющиеся в онтогенезе, бесконечно разнообразны. Менее или более удачные систематики, огрубляя, позволяют обуздать это многообразие и рассмотреть всякую форму как компромисс между внутренним императивом (требованием) и внешней средой. Требование структуры к форме кристалла имеет статус теоремы: точечная группа симметрии формы (их 32) есть фактор-группа пространственной группы симметрии структуры (их 230) по подгруппе трансляций. Аналогичного принципа для биологических структур неизвестно. Опереться на строгие уравнения не удается. Причина – в их несомненно большей сложности. Тем не менее из рассмотренных примеров и математических соотношений следует ряд выводов.

1) В природе действуют менее или более сложные принципы целесообразности, с разной наглядностью проявляющиеся в минеральных и биологических структурах. Полиэдричность – фундаментальное свойство минеральных индивидов, проявляющееся в условиях свободного роста. Не столь тотально, но полигональность и полиэдричность реализуются в биологических (растительных и животных) структурах в диапазоне от микрометров (брохосомы, радиолярии, пыльца) до сантиметров (грибы-фуллерены), охватывающем 5 размерных порядков.

2) Минеральные и биологические индивиды подвержены влияниям среды, имеющим вещественную (потоки вещества) или полевую (потоки тепла и света, сила тяжести) природу. Для тех и других индивидов искажение внешней формы определяется принципом диссимметрии Кюри. При колониальном (агрегатном) росте на субстрате (подложке) биологические и минеральные индивиды борются за пространство, что приводит к полигональным разбиениям огибающих поверхностей.

3) Рассмотренные примеры указывают на еще одно фундаментальное влияние. Оно обусловле-

но уже тем, что минеральные и биологические индивиды зарождаются и эволюционируют в трехмерном евклидовом пространстве независимо от его физического наполнения. Это влияние всегда маскируется влиянием физической среды, сливается с ним и, как правило, при исследовании объекта не вычленяется.

4) Природа творит минеральные и биологические структуры, испытывая все допустимые возможности. Порождая полиэдрические и полигональные структуры, она попадает в ловушку соотношений, схватываемых теоремами Эйлера и Эберхардта. В смысле неизбежной подчиненности строгим соотношениям их эволюцию можно назвать номотетической (Берг, 1922, 1977). При этом теоремы допускают неограниченное разнообразие структур, разрешающее их широкие приспособительные (возрастные, экологические) вариации. В полигональных и полиэдрических биологических структурах диалектически сочетаются признаки двух стилей эволюции.

5) Целый ряд биологических полиэдрических структур обнаруживает геометрический дуализм путем триангуляции поверхности по Делоне и дуального построения по Вороному–Дирихле. Для рыб семейств Ostraciontidae и Diodontidae (отряд Tetraodontiformes, иглобрюхообразные) он подчеркивает таксономическую близость, установленную по строению челюстного аппарата. Эта абстрактная геометрическая теория лежит в основании современной кристаллографии. Ее применимость в биологии указывает на единство мира.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят к.б.н. М.Г. Тимофееву и к.г.-м.н. Д.Г. Степенщикова за обсуждение ранее опубликованных результатов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Каких-либо исследований животных не проводилось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Л.С., 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петроград: Гос. изд-во. 306 с.

Берг Л.С., 1977. Труды по теории эволюции. Л.: Наука. 387 с.

Бодылевский В.И., 1990. Малый атлас руководящих ископаемых. Л.: Недра. 263 с.

Войтеховский Ю.Л., 2001. О морфологическом разнообразии колоний *Pandorina morum* (Müll.) Bory (Volvocaceae) // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 5. С. 425–429.

Войтеховский Ю.Л., 2009. Геометрические мотивы в морфологии рыб Tetraodontiformes // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 3. С. 257–261.

Войтеховский Ю.Л., Степенщиков Д.Г., 2018. Брохосомы – биологические фуллерены // Математические исследования в естественных науках. Апатиты: K & M. С. 150–152.

Войтеховский Ю.Л., Тимофеева М.Г., Степенщиков Д.Г., 2006. Принцип Кюри и морфологическое разнообразие колоний *Pandorina morum* (Müll.) Bory (Volvocaceae) // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 3. С. 206–211.

Галиулин Р.В., 2009. Кристаллографическая геометрия. М.: Либроком. 136 с.

Геккель Э., 1902. Красота форм в природе. СПб.: Т-во “Просвещение”. 120 с.

Геккель Э., 2007. Красота форм в природе. СПб.: Изд-во В. Регена. 144 с.

Мордухай-Болтовской Д.Д., 1936. Геометрия радиолярий // Уч. зап. Ростов-н/Д. гос. ун-та. № 8. С. 3–91.

Thompson D’Arsy W., 1942. On Growth and Form. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1116 p.

Voytekhovsky Y.L., Stepenshchikov D.G., 2016. Fullerene transformations as analogues of radiolarian skeleton microevolution // Paleontol. J. V. 50. № 13. P. 1544–1548.

Space invariants in biological structures

Yu. L. Voytekhovsky[a, b, *] and M. A. Chukaeva[b]

[a]*Geological Institute of FRC KSC RAS, Fersman str., 14, Apatity, 184209 Russia*

[b]*Saint Petersburg Mining University, 21st Line, 2, Saint Petersburg, 199106 Russia*

**e-mail: woyt@geoksc.apatity.ru*

The paper demonstrates that there are invariants in many biological polygonal and polyhedral structures ranging from micrometer (brochosomes, radiolarians, pollen) to centimeter (fungi-fullerens) which are conditioned not even by the influence of physical environment but by the geometry of Euclidean space. Apparently, they can be considered as the points of convergence of the principles of nomogenesis and adaptive ontogenesis of biological individuals. The former are the Euler and Eberhardt theorems. Adaptive signs in each case should be sought in deviations from spatial invariants. The authors summarize the biological structures previously dealt with, draw attention to a number of new ones and give an interpretation of the found patterns in the light of general biological problems.