

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 83, номер 4, 2022

---

---

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Особенности сообществ почвенных нематод в различных зонах фитогенного поля дерева <i>Д. С. Калинкина, А. А. Суцук, Н. В. Геникова</i>	243
Хромосомное исследование перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera): история, современное состояние, перспективы <i>В. Е. Гохман</i>	256
Вклад генов и симбиотической микробиоты в увеличение продолжительности жизни мух <i>Drosophila melanogaster</i> , отбираемых на позднее размножение <i>Е. Ю. Яковлева, Д. С. Мерзликін, А. Е. Завьялов, А. А. Маслов, Е. А. Миронова, А. В. Марков</i>	268
Нужно ли что-то знать о хищниках при моделировании динамики численности жертв? <i>В. Г. Суховольский, Ю. Д. Иванова, А. В. Ковалев</i>	288
Эколого-географическая организация и структура летнего населения птиц Северной Евразии <i>Ю. С. Равкин, С. М. Цыбулин, А. А. Ананин, В. Г. Ивлиев, Т. К. Железнова, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин, В. С. Жуков, Е. С. Преображенская, М. С. Стишов, К. В. Торопов, Е. С. Равкин, И. Н. Богомолова, С. В. Чеснокова, М. И. Лялина</i>	302

---

---

# Contents

---

---

Vol. 83, No. 4, 2022

---

---

(Indexed in “Current Contents”)

Features of soil nematode community in different zones of phytogeneous area of a tree <i>D. S. Kalinkina, A. A. Sushchuk, N. V. Genikova</i>	243
Chromosome study of the Hymenoptera: History, current state, perspectives <i>V. E. Gokhman</i>	256
Both genes and microbiome modulate the effect of selection for longevity in <i>Drosophila melanogaster</i> <i>E. U. Yakovleva, D. S. Merzlikin, A. E. Zavalov, A. A. Maslov, E. A. Mironova, A. V. Markov</i>	268
Are data on predators necessary when modeling prey population dynamics? <i>V. G. Soukhovolsky, Y. D. Ivanova, A. V. Kovalev</i>	288
Ecological and geographical organization and structure of the summer bird assemblages of Northern Eurasia <i>Yu. S. Ravkin, S. M. Tsybulin, A. A. Ananin, V. G. Ivliev, T. K. Zheleznova, L. G. Vartapetov, V. A. Yudkin, V. S. Zhukov, E. S. Preobrazhenskaya, M. S. Stishov, K. V. Toropov, E. S. Ravkin, I. N. Bogomolova, S. V. Chesnokova, M. I. Lyalina</i>	302

---

---

УДК 631.467.2(470.22)

## ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД В РАЗЛИЧНЫХ ЗОНАХ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ ДЕРЕВА

© 2022 г. Д. С. Калинкина<sup>1</sup>\*, А. А. Сущук<sup>1</sup>, Н. В. Геникова<sup>2</sup><sup>1</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ “КарНЦ РАН”  
Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия<sup>2</sup>Институт леса Карельского научного центра РАН, ФИЦ “КарНЦ РАН”  
Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

\*E-mail: kalinkinads@gmail.com

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 18.06.2022 г.

Принята к публикации 04.07.2022 г.

Представлены первичные данные об особенностях сообществ почвенных нематод во внутренних зонах фитогенного поля (приствольное повышение и подкрановое пространство) лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. и ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Н. Karst., а также в межкрановом пространстве между деревьями. С помощью общепринятых нематологических методов были изучены следующие параметры: таксономическое разнообразие, плотность популяций, эколого-трофическая структура сообществ нематод. В результате исследования показано повышение общей численности, а также абсолютной и относительной плотности нематод, трофически связанных с растениями (паразиты растений, нематоды, ассоциированные с растениями), в фитогенном поле лиственницы по сравнению с елью. В эколого-трофической структуре сообществ нематод для лиственницы показана смена группы-доминанта при продвижении от ствола к периферии (от бактериотрофов к микотрофам), для ели тенденция не выявлена, вышеупомянутые группы имели одинаково высокий процент в обеих зонах. Отмечено повышение общей численности нематод и относительного обилия политрофов в приствольных зонах обоих деревьев по сравнению с подкрановыми пространствами и межкрановой зоной. Таким образом, полученные результаты косвенно позволяют говорить о том, что отличительные черты, характеризующие сообщества почвенных нематод, связаны с микроклиматическими условиями в зонах фитогенных полей, обусловленных влиянием деревьев.

DOI: 10.31857/S0044459622040054

Деревья выполняют значительную средообразующую роль в экосистеме. Обладая сильным фитогенным полем, они воздействуют на все элементы прилегающего пространства (освещенность, количество осадков, почвенные характеристики, растительность, почвенных беспозвоночных и др.), создавая тем самым гетерогенную среду обитания для организмов. Почвенные животные в значительной степени связаны с составом, структурой и продуктивностью растительных сообществ, а также с физической средой, сформированной растительным компонентом (Безкоровайная и др., 2017).

Под фитогенным полем понимается часть пространства, в пределах которого среда обретает отличительные свойства, определяемые присутствием в ней растения (Уранов, 1965). Для многих древесных растений наблюдаются сходные тенденции изменения абиотических и биотических факторов в различных зонах фитогенного поля.

Так, для некоторых древесных пород показано, что температура и влажность почвы плавно понижаются по направлению от ствола дерева к периферии (Черняева, Викторов, 2016). Однако в зависимости от силы фитогенного поля деревья в разной степени трансформируют окружающую среду. Характер и степень влияния на прилегающее пространство обусловлены возрастными различиями, а также качеством и количеством опада (Ипатов, 2007). Например, для сосны обыкновенной показано, что сквозистость кроны увеличивается от ствола к краю кроны и отражается на количестве осадков и опада, а также на температурном режиме в подкрановом пространстве. Наиболее низкая температура наблюдается в приствольной зоне, она на 4–5°C ниже температуры на фоне. Также в приствольной зоне наблюдается снижение количества проникающих осадков по сравнению с фоновым и подкисление почвы (Журавлева и др., 2012). Для липы характерно снижение микробиологической активности под

кроной по сравнению с сосновым древостоем. Взрослые липы образуют сильное затенение, что препятствует развитию живого напочвенного покрова и приводит к снижению микробной массы (Ашек, Тиходеева, 2006). Лиственница и ель являются мощными эдификаторами, они обладают сильными фитогенными полями (Ипатов и др., 2009; Прокушкин, Зырянова, 2013). В подкороновом пространстве данных пород, где мало света и влаги, создаются неблагоприятные условия для растений напочвенного покрова. Показано, что радиус фитогенного поля ели составляет 2–3 м (Демьянов, 1990). Ель возрастом 100 лет не оказывает подкисляющего эффекта на почвы, а возрастом 50 лет, напротив, способствует ее подкислению. Это связывают с несформированной кроной у молодого дерева и, соответственно, меньшей аккумуляцией кальция в опадающей хвое, а также большей пропускной способностью кроны, что содействует вымыванию оснований из почвы (Лукина и др., 2010). Лиственница, в частности, формирует широко разветвленную поверхностную корневую систему и характеризуется специфическим фитогенным полем. Также для почвы, сформированной в фитогенных полях отдельных деревьев, показана изменчивость физико-химических свойств (Карпачевский и др., 1989). Помимо косвенного трансформирующего воздействия дерева-эдификатора на окружающую среду, существуют значительные прямые связи корней растений с почвой и почвенными организмами. Физиологические и биохимические механизмы у растений, например корневые выделения, воздействуют на почвенную фауну и изменяют ее численность, видовой состав и эколого-трофическую структуру сообществ (Иванов, 1973; Vonkowski et al., 2009; Ларикова, Волобуева, 2021).

Таким образом, вследствие трансформации факторов окружающей среды и изменения различных характеристик травяного покрова происходят перестройки в составе и структуре фауны почвенных беспозвоночных. Интерес ученых при изучении нематод главным образом сосредоточен на характеристике сообществ в однородных древостоях, лиственных и хвойных лесах. Исследованиями, проведенными в различных областях мира, показано, что в структуре сообществ почвенных нематод лесных экосистем преобладает группа бактериотрофов, высокая степень доминирования отмечена для микотрофов и нематод, ассоциированных с растениями, тогда как группа паразитов растений и хищников представлена слабо (Boag, 1974; Magnusson, 1983; Ruess, 1995; Alpei, 1998; Yeates, 2007; Hanel, 2010; Hanel, Cerevkova, 2010; Renco et al., 2012; Kitagami, Matsuda, 2015; Sushchuk, Matveeva, 2021). Исследования сообществ почвенных нематод в различных зонах фитогенного поля дерева единичны. Так, в результате сравнения сообществ нематод в почве

подкоронового пространства пихты и на открытых участках показано изменение трофической структуры сообщества, в то время как для таксономического разнообразия и численности нематод различий отмечено не было (Shen et al., 2019). Влияние многих видов интродуцированных деревьев на сообщество почвенных нематод изучено в ботанических садах. В подкороновых пространствах деревьев обнаружено увеличение таксономического разнообразия паразитов растений, их численности и доли в сообществе по сравнению с естественными условиями произрастания (Калинкина и др., 2016, 2019; Сушук и др., 2016). Полевой эксперимент по опоясыванию елей, направленный на выявление воздействия корневых выделений дерева на почвенных нематод, показал снижение численности микотрофов, повышение бактериотрофов, при этом другие трофические группы, а также родовое богатство и численность не изменялись (Kudrin et al., 2021).

Согласно литературным данным, для других групп почвенных беспозвоночных также отмечаются микропространственные различия в численности, видовой и трофической структуре их сообществ, вызванные влиянием фитогенного поля дерева (Захаров и др., 1989; Таскаева, Долгин, 2010; Мазей и др., 2011; Гончаров и др., 2014, 2016).

Изучение сообществ почвенных нематод в зонах фитогенного поля различных видов деревьев позволит выявить природные закономерности формирования сообществ педобионтов. В связи с этим целью данной работы является изучение особенностей сообществ почвенных нематод в разных зонах фитогенного поля с акцентом на нематод, трофически связанных с растениями (паразиты растений и нематоды, ассоциированные с растениями), так как, предположительно, данные группы будут наиболее подвержены влиянию фитогенного поля.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены на территории Лахденпохского района, вблизи пос. Элисенваара, Республика Карелия (61°27.421' с.ш., 29°39.228' в.д.) в июле 2015 г. Территория располагается на границе южной и средней подзон тайги и характеризуется умеренным климатом, теплым и влажным летом, холодной и облачной зимой, что обусловлено географической близостью Ладожского озера (Назарова и др., 2004; Гнатюк и др., 2011). Исследования выполнены в лиственничнике кисличном, возраст которого насчитывает 80 лет. Лиственничник кисличный создан культурами лиственницы и характеризуется преобладанием в напочвенном покрове *Oxalis acetosella* L. (30%), *Hepatica nobilis* Schreb. (20%), *Calamagrostis arundi-*

*nacea* (L.) Roth (10%) и *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt (10%). Почва в месте исследования подзолистая супесчаная на озерно-ледниковых отложениях и характеризуется следующими агрохимическими характеристиками с учетом генетических горизонтов A<sub>0</sub>, A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>, A<sub>2</sub>B: С (%) на глубине 0–1 см – 7.8, 1–2 см – 0.7, 2–17 см – 0.6; N (%) на глубине 0–1 см – 0.5, 1–2 см – 0.3, 2–17 см – 0.1; рН на глубине 0–1 см – 5.8, 1–2 см – 5.5, 2–17 см – 4.9 (Рыжкова и др., 2016). Почвенные образцы были отобраны по трансекте от лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. к ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Н. Karst. на расстоянии от соседних деревьев, чтобы исключить их влияние. Расстояние между деревьями (стволами) насчитывало около 10 м. Исследованы следующие зоны фито-

генного поля деревьев: приствольное повышение (ПП\_1) и подкрановое пространство (ПП\_2), а также межкрановое пространство (МП, пространство между кронами деревьев). Зона ПП\_1 для обоих деревьев составляла 20–30 см, зона ПП\_2 для лиственницы – около 450 см, для ели – 300 см. МП насчитывало около 200–250 см. Напочвенный покров в зонах фитогенного поля деревьев представлен в табл. 1.

Отбор почвенных образцов массой 30 г производили в девяти повторностях для каждой исследованной зоны фитогенного поля с использованием почвенного бура ( $d = 2$  см) из верхнего слоя на глубину 10 см. Каждый почвенный образец был помещен в пластиковый пакет с замком (zip-lock) для предотвращения высыхания и в течение

**Таблица 1.** Состав травяно-кустарничкового яруса (проективное покрытие) в различных зонах фитогенного поля лиственницы и ели

	Лиственница		МП	Ель	
	ПП_1	ПП_2		ПП_1	ПП_2
Общее проективное покрытие, %	15	40	70	50	40
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>	15	40	70	50	40
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	3	5	20	2	7
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	–	–	1	–	–
<i>Carex globularis</i> L.	–	–	–	–	3
<i>Deschampsia flexuosa</i> P. Beauv.	–	3	–	–	–
<i>Dryopteris cathusiana</i> (Vill)	2	10	10	–	–
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0.5	0.5	1	0.5	–
<i>Fragaria vesca</i> L.	–	–	1	0.5	–
<i>Hepatica nobilis</i> Mill	0.5	5	15	15	15
<i>Luzula pilloza</i> (L.) Willd.	–	1	1	–	1
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	–	1	0.5	0.5	–
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	2	10	5	5	15
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	–	0.5	1	–	–
<i>Oxalis acetosella</i> L.	5	10	30	10	5
<i>Rubus saxatilis</i> L.	0.5	2	3	15	1
<i>Trientalis europaea</i> L.	3	2	1	–	3
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	–	–	2	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	–	–	1	–	–
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	–	–	0.5	–	–
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
<i>Pleurozium schreberi</i> Willd. Ex Brid	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	–	–	–	–	0.5
<b>Возобновление древесных растений, %</b>	–	–	–	15	–
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	–	–	–	15	–
<b>Опад, %</b>	95	85	60	85	90

**Примечания.** Названия растений приводятся по: The Plant List, 2013 (<http://www.theplantlist.org/>). Здесь и в табл. 2, 3: ПП\_1 – приствольное повышение, ПП\_2 – подкрановое пространство, МП – межкрановое пространство.

48 ч доставлен в лабораторию паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН. В лабораторных условиях до экстракции почвенные пробы хранили при температуре 4°C не более одной недели. Для выделения подвижных форм нематод из почвы был использован вороночный метод Бермана. Экспозиция выделения нематод из почвы составляла 48 ч. В качестве фиксатора использовали ТАФ (триэтаноламин + формалин + вода, в соотношении 2 : 7 : 91) (Bezooijen, 2006). Идентификацию нематод (не менее 100 особей из каждой пробы) до рода (для половозрелых особей – до вида) проводили на временных глицериновых микроскопических препаратах с помощью светового микроскопа Olympus серии CX41 при увеличении в 400–800 раз. Таксономическая структура нематод приведена в соответствии с классификацией, предложенной Де Леем и Блэкстером (De Ley, Blaxter, 2004; Abebe et al., 2006). Оценены общая численность почвенных нематод и численность паразитов растений и нематод, ассоциированных с растениями в отдельности (экз./100 г почвы), таксономическое разнообразие, эколого-трофическая структура, индекс Шеннона на основе родов нематод ( $H'$ ) (Одум, 1975), индекс Чао второго уровня ( $Chao2$ ) (Chao, 1987; Hammer et al., 2001).

Каждый таксон нематод относили к одной из эколого-трофических групп: бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), паразиты растений (Пр) и нематоды, ассоциированные с растениями (Аср) (Yeates et al., 1993). Кроме того, при анализе разнообразия фауны учтена трофическая группа энтомопатогенных нематод, но группа была исключена из дальнейшего анализа сообществ, так как данные виды не принимают участия в почвенных процессах. Особое внимание в исследовании уделено нематодам, трофически связанным с растениями (паразиты растений и нематоды, ассоциированные с растениями).

Статистическая обработка проведена с использованием программы PAST 4.0 (Hammer et al., 2001). Формат представления данных в таблицах  $M \pm SD$  (среднее значение  $\pm$  стандартное отклонение). Значимость различий оценивали с помощью непараметрического U-критерия Манна–Уитни (Mann–Whitney, U-test) для парных сравнений, вследствие несоответствия распределения признаков нормальному. Различия между группами считали достоверными при  $p < 0.05$ . Для выявления специфики сообществ почвенных нематод, сформировавшихся в различных зонах фитогенного поля дерева, использовали метод главных компонент и кластерный анализ. Тенденции изменения таксономической структуры сообществ изучали с помощью компонентного анализа.

Исходная матрица состояла из  $n$  объектов (зоны фитогенного поля), охарактеризованных по  $m$  признакам (средние значения относительного обилия таксонов, уровень плотности которых достигал 9%). Кластерный анализ проведен для иерархической классификации данных с использованием индекса сходства Жаккара. Исходная матрица состояла из  $n$  объектов (зоны фитогенного поля), охарактеризованных по  $m$  признакам (таксономическое разнообразие). Бутстреп-поддержка составляла 1000 итераций. Для выполнения исследования почвенных нематод использовано научное оборудование Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Таксономическое разнообразие

В результате проведенного исследования обнаружено 39 таксонов, принадлежащих к 25 семействам, 10 отрядам. Значительных различий в общем таксономическом разнообразии между зонами фитогенного поля отмечено не было (табл. 2). Количество родов нематод оставалось на уровне 24–26. Следующие 12 родов были обнаружены во всех точках: бактериотрофы (*Alaimus*, *Plectus*, *Rhabditis*, *Acroboloides*), микотрофы (*Tylencholaimus*, *Aphelenchoides*, *Ditylenchus*), политрофы (*Eudorylaimus*), нематоды, ассоциированные с растениями (*Malenchus*, *Coslenchus*), паразиты растений (*Paratylenchus*), энтомопатогенные нематоды (*Steinernema*). Единично обнаружены таксоны *Mesodorylaimus*, *Ceratoplectus*, *Cephalobus* (приствольное повышение ели), *Seinura* (подкروновое пространство ели), *Tylocephalus* (межкروновое пространство), *Pratylenchus*, *Sphaeronema*, *Monhystrella* (подкروновое пространство лиственницы), *Bunonema* (приствольное повышение лиственницы). Группа паразитов растений во всех зонах фитогенного поля деревьев была представлена одним таксоном *Paratylenchus straeleni* de Conick, 1931, только в подкроновом пространстве лиственницы помимо вышеупомянутого вида были обнаружены еще два таксона – *Pratylenchus* sp., *Sphaeronema* sp. Нематоды, ассоциированные с растениями, напротив, характеризовались достаточно высоким разнообразием и насчитывали от трех до пяти таксонов. В зоне ПП 2 обоих деревьев обнаружено по пять таксонов данной эколого-трофической группы, количество таксонов снижается до трех в межкроновом пространстве. Расчет индекса  $Chao2$ , прогнозирую-

**Таблица 2.** Список таксонов нематод и их относительное обилие (%) в различных зонах фитогенного поля лиственницы и ели

Таксон	Лиственница		МП	Ель	
	ПП_1	ПП_2		ПП_1	ПП_2
Отряд Enoplida Filipjev, 1929					
Семейство Alaimidae Micoletzky, 1922					
<i>Alaimus primitivus</i> de Man, 1880	0.1	0.1	0.3	3.5	0.4
Отряд Triplonchida Cobb, 1920					
Семейство Prismatolaimidae Micoletzky, 1922					
<i>Prismatolaimus intermedius</i> Butschli, 1873	–	1.5	0.8	–	0.3
Отряд Dorylaimida Pearse, 1942					
Семейство Tylencholaimidae Filipjev, 1934					
<i>Tylencholaimus mirabilis</i> Butschli, 1873	9.4	24.5	29.1	11.3	42.2
<i>Tylencholaimus stecki</i> Steiner, 1914	–	1.0	6.3	21.8	0.4
Семейство Qudsianematidae Jairajpuri, 1963					
<i>Eudorylaimus</i> Andrassy, 1959	9.5	4.9	2.7	7.6	1.9
Семейство Aporcelaimidae Heyns, 1965					
<i>Aporcelaimellus</i> sp. Heyns, 1965	–	0.3	0.3	1.9	0.2
Семейство Dorylaimidae de Man, 1876					
<i>Mesodorylaimus bastiani</i> Andrassy, 1959	–	–	–	0.7	–
Отряд Mononchida Jairajpuri, 1963					
Семейство Mononchidae Jairajpuri, 1963					
<i>Clarkus papillatus</i> Bastian, 1970	0.1	0.3	–	0.8	0.2
Отряд Plectida Malakhov, 1982					
Семейство Metateratocephalidae Eroshenko, 1973					
<i>Metateratocephalus</i> Eroshenko, 1973	0.4	–	0.3	–	0.4
Семейство Teratocephalidae Andrassy, 1958					
<i>Teratocephalus</i> de Man, 1876	0.8	0.2	0.2	–	0.1
Семейство Plectidae Orley, 1880					
<i>Plectus</i> Bastian, 1865	22.5	8.4	16.4	19.5	34.2
<i>Plectus parietinus</i> Bastian, 1865	–	–	–	1.7	–
<i>Ceratoplectus armatus</i> Andrassy, 1984	–	–	–	0.7	–
<i>Wilsonema otophorum</i> Cobb, 1913	0.1	–	–	1.4	0.1
<i>Tylocephalus auriculatus</i> Crossman, 1933	–	–	0.5	–	–
Отряд Desmodorida De Coninck, 1965					
Семейство Desmodoridae Filipjev, 1922					
<i>Prodesmodora</i> Micoletzky, 1923	0.4	–	0.8	0.8	–
Отряд Rhabditida Chitwood, 1933					
Семейство Panagrolaimidae Filipjev, 1931					
<i>Panagrolaimus rigidus</i> Fuchs, 1930	0.7	0.2	0.7	–	0.3
Семейство Rhabditidae Orley, 1880					
<i>Rhabditis</i> Dujardin, 1845	1.1	0.5	2.7	2.2	0.8

Таблица 2. Окончание

Таксон	Лиственница		МП	Ель	
	ПП_1	ПП_2		ПП_1	ПП_2
Семейство Cephalobidae Filipjev, 1931					
<i>Cervidellus</i> Thorne, 1937	–	1.5	0.9	2.0	0.8
<i>Acrobelloides butschli</i> de Man, 1884	14.2	17.1	11.3	3.5	8.9
<i>Cephalobus persegnis</i> Butschli, 1973	–	–	–	0.8	–
<i>Eucephalobus oxyuroides</i> de Man, 1876	0.1	–	1	0.8	–
Семейство Seinuridae Husain, Khan, 1967					
<i>Seinura</i> Fuchs, 1931	–	–	–	–	0.2
Семейство Aphelenchoididae Skarbilovich, 1947					
<i>Aphelenchoides</i> Fischer, 1894	7.3	8.7	7.6	2.0	2.3
Семейство Anguinidae Nicoll, 1935					
<i>Ditylenchus</i> Filipjev, 1936	0.2	1.1	0.6	3.0	0.8
Семейство Tylenchidae Orley, 1880					
<i>Filenchus</i> Andrassy, 1954	–	0.3	–	2.1	0.4
<i>Malenchus</i> Andrassy, 1968	24.2	3.8	3.4	3.2	2.1
<i>Aglenchus agricola</i> Andrassy, 1954	–	0.1	–	0.4	0.2
<i>Coslenchus costatus</i> de Man, 1921	2.6	1.1	2.7	7.7	0.1
<i>Lelenchus leptosome</i> Andrassy, 1954	4.4	9.7	5.6	–	1.6
Семейство Steinernematidae Filipjev, 1934					
<i>Steinernema</i> Travassos, 1927	0.4	1.3	0.2	0.1	0.5
Семейство Tylenchulidae Skarbilovich, 1947					
<i>Paratylenchus straeleni</i> de Coninck, 1931	0.1	2.5	1.3	0.4	0.1
Семейство Pratylenchidae Thorne, 1949					
<i>Pratylenchus</i> Thorne, 1949	–	0.1	–	–	–
Семейство Sphaeronematidae Raski, Sher, 1952					
<i>Sphaeronema</i> Raski, Sher, 1952	–	0.5	–	–	–
Семейство Bunonematidae Micoletzky, 1922					
<i>Bunonema</i> Jagerskold, 1905	0.3	–	–	–	–
Отряд Triplonchida Cobb, 1919					
Семейство Diphtherophoridae Micolatzky, 1922					
<i>Diphtherophora</i> de Man, 1880	0.1	7.8	–	–	0.4
Отряд Chromadorida Chitwood, 1933					
Chromadoridae Filipjev, 1917	–	–	–	0.1	–
Отряд Monhysterida Filipjev, 1929					
Семейство Monhysteridae De Man, 1876					
<i>Monhystera stagnalis</i> Bastian, 1865	0.8	–	4	–	–
<i>Monhystrella</i> Cobb, 1918	–	2.5	–	–	–
Nematoda (поврежденные особи)	0.2	–	0.3	–	0.1
Общее количество родов: 38	25	25	24	24	26
Общее количество видов: 40	25	26	25	26	27

**Таблица 3.** Параметры сообществ почвенных нематод в различных зонах фитогенного поля лиственницы и ели

Показатель	Лиственница		МП <i>n</i> = 9	Ель	
	ПП_1 <i>n</i> = 9	ПП_2 <i>n</i> = 9		ПП_1 <i>n</i> = 9	ПП_2 <i>n</i> = 9
Таксономическое разнообразие					
Общее количество родов	25	25	24	24	26
Паразиты растений	1	3	1	1	1
Нематоды, ассоциированные с растениями	3	5	3	4	5
<i>H'</i>	2.14	2.43	2.38	2.60	1.63
<i>Chao2</i>	29.90	27.77	25.14	24.6	28.45
Численность, экз./100 г почвы					
Общая	2318 ± 277 <sup>c</sup>	1513 ± 265 <sup>bc</sup>	1283 ± 121 <sup>b</sup>	1618 ± 353 <sup>bc</sup>	733 ± 50 <sup>a</sup>
Паразиты растений	2 ± 2 <sup>a</sup>	47 ± 19 <sup>b</sup>	17 ± 8 <sup>ab</sup>	7 ± 6 <sup>a</sup>	1 ± 1 <sup>a</sup>
Нематоды, ассоциированные с растениями	725 ± 48 <sup>c</sup>	226 ± 66 <sup>b</sup>	151 ± 46 <sup>b</sup>	32 ± 72 <sup>a</sup>	216 ± 7 <sup>b</sup>
Эколого-трофическая структура, %					
Бактериотрофы	42.1 ± 19.1 <sup>ab</sup>	33.3 ± 6.5 <sup>a</sup>	40.4 ± 8.9 <sup>ab</sup>	37.1 ± 10.5 <sup>ab</sup>	46.9 ± 12.7 <sup>b</sup>
Микотрофы	17.0 ± 4.8 <sup>a</sup>	43.1 ± 9.2 <sup>b</sup>	43.6 ± 12.7 <sup>b</sup>	38.1 ± 15.7 <sup>b</sup>	46.1 ± 10.1 <sup>b</sup>
Политрофы	9.5 ± 8.5 <sup>ab</sup>	5.2 ± 4.8 <sup>ab</sup>	3.0 ± 3.0 <sup>a</sup>	10.2 ± 6.5 <sup>b</sup>	2.1 ± 1.6 <sup>a</sup>
Хищные нематоды	0.1 ± 0.2 <sup>a</sup>	0.3 ± 0.4 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	0.8 ± 0.8 <sup>a</sup>	0.4 ± 0.4 <sup>a</sup>
Нематоды, ассоциированные с растениями	31.2 ± 18.3 <sup>c</sup>	15.0 ± 7.3 <sup>b</sup>	11.7 ± 8.1 <sup>ab</sup>	13.4 ± 9.7 <sup>ab</sup>	4.4 ± 2.9 <sup>a</sup>
Паразиты растений	0.1 ± 0.1 <sup>a</sup>	3.1 ± 2.2 <sup>b</sup>	1.3 ± 0.6 <sup>ab</sup>	0.4 ± 0.4 <sup>a</sup>	0.1 ± 0.1 <sup>a</sup>

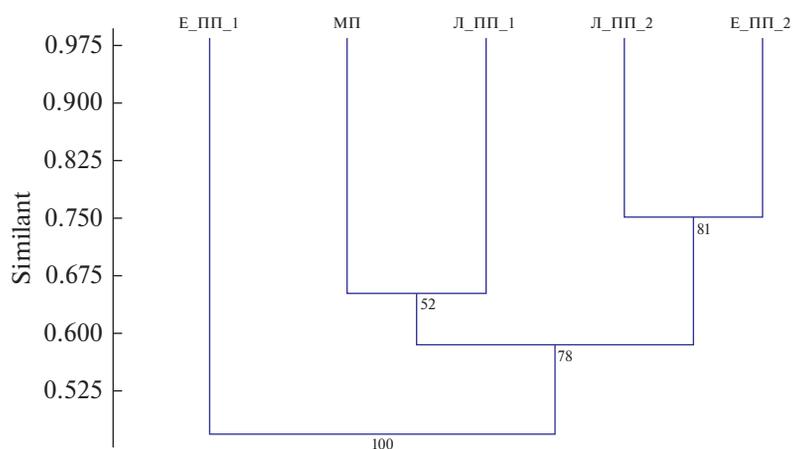
**Примечание.** Данные представлены в форме  $M \pm SD$  (среднее значение ± стандартное отклонение); использован U-критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney, U-test); значения с разными буквенными обозначениями в строках статистически различаются ( $p < 0.05$ ). *H'* – индекс Шеннона, *Chao2* – индекс *Chao2*.

шего потенциальное видовое богатство, показал, что видовой состав изучен на высоком уровне (более чем на 83%). Индекс Шеннона имел средние значения, минимальным показателем оказался в подкороновом пространстве ели, что при отсутствии значительных различий по числу таксонов между выборками говорит о наименьшей выравненности фауны нематод в данной точке (табл. 3). Применение кластерного анализа с использованием общего таксономического разнообразия нематод позволило оценить сходство между различными зонами фитогенного поля дерева. Один кластер образуют пробы из подкороновых пространств лиственницы и ели, второй объединил приствольное повышение лиственницы и меж-

короновое пространство. Достоверно обособливается приствольное повышение ели (рис. 1).

#### Плотность популяций нематод

Наибольшая численность нематод отмечена для приствольного повышения лиственницы, наименьший показатель отмечен для подкоронового пространства ели (табл. 3). Род *Tylencholaimus* преобладал во всех исследованных точках отбора проб, в фитогенном поле лиственницы также многочисленными были бактериотрофы родов *Acrobeloides*, *Plectus* (приствольное повышение), а также нематоды, ассоциированные с растениями, родов *Malenchus* (приствольное повышение), *Lel-*



**Рис. 1.** Иерархическая кластеризация сообществ почвенных нематод из различных зон фитогенного поля лиственницы и ели на основе таксономического разнообразия, используя коэффициент Жаккара (Jaccard). Обозначения зон фитогенного поля: Л\_ПП\_1 – приствольное повышение лиственницы, Л\_ПП\_2 – подкروновое пространство лиственницы, МП – межкroновое пространство, Е\_ПП\_1 – приствольное повышение ели, Е\_ПП\_2 – подкroновое пространство ели. В узлах указана bootstrap-поддержка.

*enchus* (подкroновое пространство). Вышеупомянутый р. *Plectus* также характеризовался высокими значениями численности для фитогенного поля ели. Численность паразитов растений характеризовалась низкими значениями во всех исследованных точках, самые низкие значения показателя отмечены под елью по сравнению с МП и ПП\_2 лиственницы. В зоне ПП\_2 лиственницы численность паразитов была наибольшей, в 2.8 раза выше, чем в межкroновом пространстве. Группа нематод, ассоциированных с растениями, напротив, характеризовалась высокими значениями численности, особенно в фитогенном поле лиственницы.

#### Эколого-трофическая структура сообществ

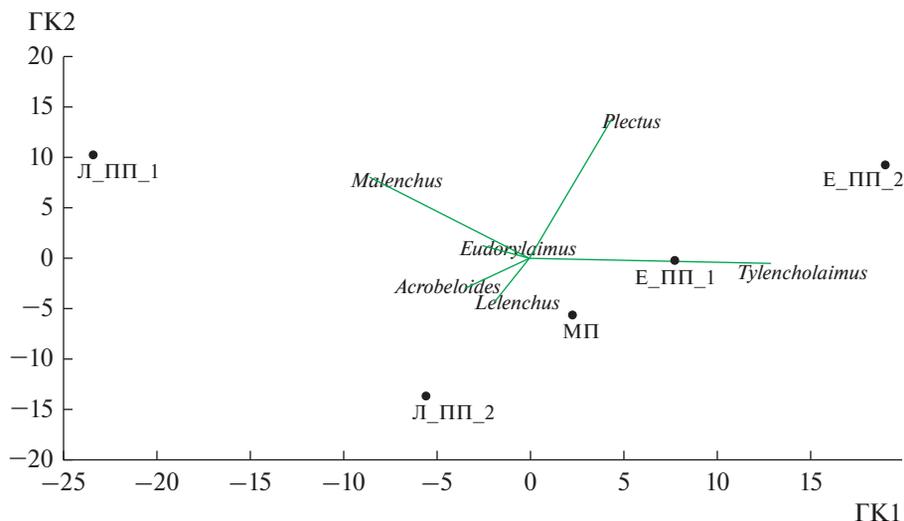
В эколого-трофической структуре сообществ нематод в большинстве точек доминировали микотрофы и бактериотрофы, группа нематод, ассоциированных с растениями, также имела достаточно высокую долю, главным образом в зонах фитогенного поля лиственницы. Эти три эколого-трофические группы вместе составляли до 97% от видового состава фауны (табл. 3). Наблюдались некоторые отличия в позициях группы-доминанта: для лиственницы показана смена доминанта при продвижении от ствола к периферии (от бактериотрофов к микотрофам), для ели тенденция не выявлена, и вышеупомянутые группы имели одинаково высокий процент в обеих зонах. Среди микотрофов наиболее высоким относительным обилием характеризовались виды р. *Tylencholaimus* (от 9.4 до 42.6% состава фауны), сре-

ди бактериотрофов – р. *Plectus*. Наиболее низкие показатели относительного обилия отмечены для хищников и паразитов растений. Для приствольных повышений лиственницы и ели характерно повышение доли политрофов и нематод, ассоциированных с растениями, по сравнению с другими точками. Межкroновое пространство характеризовалось неполночленной эколого-трофической структурой (полностью отсутствовала группа хищников).

Ординация биотопов методом главных компонент на основе видов с относительным обилием более 9% наглядно демонстрирует смену доминирующих таксонов в зонах фитогенного поля лиственницы и ели (рис. 2). Так, таксоны нематод, ассоциированных с растениями, – *Malenchus* и *Lelenchus*, а также бактериотроф р. *Acroboloides* тяготеют к зонам фитогенного поля лиственницы, р. *Tylencholaimus* – к ели.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В целом, обнаруженное в результате исследования таксономическое разнообразие нематод является типичным для естественных хвойных биоценозов Республики Карелия. Однако, согласно варьирующим значениям индекса Шеннона (1.63–2.60) в сочетании со сходным количеством родов, фауна оценивается как имеющая низкую выравненность, т.е. с неравномерным распределением доминирования по численности между таксонами, что нехарактерно для бореальных лесов (Груздева и др., 2011; Matveeva, Sush-



**Рис. 2.** Ординация доминирующих таксонов нематод (виды с относительным обилием более 9%), обитающих в зонах фитогенного поля лиственницы и ели. Первая главная компонента (ГК1) объясняет 67.15% различий, вторая главная компонента (ГК2) – 26.18%. Обозначения зон фитогенного поля те же, что на рис. 1.

chuk, 2016). Среди паразитов растений отмечены три таксона, среди которых вид *P. straeleni*, обнаруженный во всех точках, является широко распространенным по всему миру, наиболее часто обнаруживается в лесных почвах и паразитирует на корнях деревьев и кустарников (Brzeski, 1998; Akyazi et al., 2015). Седентарный паразит р. *Sphaeronema*, найденный в подкroновом пространстве лиственницы, единично обнаруживается на территории республики. Согласно результатам кластерного анализа, основанного на таксономическом разнообразии нематод, высокий достоверный уровень обособленности отмечен для приствольного повышения ели, здесь обнаружено пять таксонов, которые не были найдены в других зонах, в каждой из которых найдено по одному—два специфических таксона. Для этой зоны также отмечается высокий индекс Шеннона, что с учетом низкого числа таксонов указывает на высокий уровень равномерности распределения видов по обилию, а наиболее низкое значение индекса *Chao2* среди исследованных зон свидетельствует о наименьшей степени выявленности таксономического разнообразия.

Численность нематод в приствольном повышении лиственницы характеризовалась наиболее высокими значениями по сравнению с другими точками, главным образом за счет группы нематод, ассоциированных с растениями, и бактериотрофов. Лиственница, по сравнению с елью, обладает более высокой сквозистостью кроны, существенно увеличивает плодородие почвы за счет

высокого содержания химических веществ в хвое, в частности азота, характеризуется высокой интенсивностью биологического круговорота биогенных элементов в подстилке, сформированной в ее подкroновом пространстве (Рыжкова и др., 2016). Кроме того, для лиственничной подстилки, по сравнению с другими породами, характерно высокое содержание почвенных микроорганизмов и беспозвоночных (Безкоровайная, Яшихин, 2003). В то же время низкие значения численности нематод под елью в зоне приствольного повышения, по-видимому, обуславливаются крайне низкой пропускной способностью кроны ели, крупные ели задерживают до 70% осадков (Ипатов и др., 2009). Для горизонтального размещения коллембол под елью показаны сходные закономерности – наибольшая численность беспозвоночных отмечена для прикомлевого участка у основания деревьев (Таскаева, Долгин, 2010). Подобная ситуация отмечена для ельника-кисличника в Подмосковье, где для прикомлевых участков показана наибольшая плотность и разнообразие микроартропод (Захаров и др., 1989). Полученные результаты авторы связывают со стабильным гидротермическим режимом в данной зоне. Кроме того, приствольные воды характеризуются более высоким содержанием органического углерода, ионов  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ , а также более кислой реакцией почвенного раствора по сравнению с водами подкroнового пространства (Арчегова и др., 2015).

Полученные данные, характеризующие эколого-трофическую структуру сообщества нематод в исследованных точках, согласуются с литературными данными (Ruess, 1995; Alpei, 1998; Yeates, 2007; Hanel, 2010; Hanel, Cerevkova, 2010; Renco et al., 2012; Kitagami, Matsuda, 2015; Matveeva, Sushchuk, 2016; Shen et al., 2019). Все зоны фитогенного поля деревьев характеризовались сходным рядом доминирования, однако в некоторых случаях наблюдалась перестройка трофической структуры (смена группы доминанта). Среди нематод, трофически связанных с растениями, преимущество получают виды, ассоциированные с растениями, вследствие экологической пластичности и широкого спектра питания они могут питаться как на эпидермальных клетках корневых волосков, так и содержимым гифов грибов. Высокое относительное обилие данной трофической группы в сообществе в целом характерно для северных лесов (Hanel, 2004, 2010; Matveeva, Sushchuk, 2016). В литературных данных также отмечается некоторое возрастание доли ассоциированных с растениями нематод в почве под лиственницей (Voag, 1974). Такие микропространственные изменения в эколого-трофической структуре отмечаются для многих других почвенных беспозвоночных. Показано, что трофическая структура для многих групп беспозвоночных почвы значительно варьировала в межкрупном пространстве, в подкрупном эти различия были менее выражены (Гончаров и др., 2014). Так, при переходе от прикомлевых пространств через подкрупные к межкрупным изменяется состав субдоминирующих видов почвообитающих раковинных амёб (Мазей и др., 2011). Фитофаги среди почвенных беспозвоночных увеличивали плотность по направлению от ствола к краю кроны (Гончаров и др., 2016). Невысокая доля паразитов растений в сообществах нематод под лиственницей, а также под елью, не согласуется с данными, полученными нами ранее для деревьев, интродуцированных в ботанических садах Северо-Запада России (Калинкина и др., 2016, 2019; Сушук и др., 2016). Это, вероятно, связано с тем, что высаженные в Лахденпохском районе деревья росли и развивались спонтанно, не испытывая антропогенных воздействий (включая отсутствие планомерного ухода за посадками), и сформировали лесной массив с соответствующей напочвенной растительностью, не предпочтительной для нематод, трофически связанных с растениями.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенного исследования получены первичные данные об особенностях сообществ почвенных нематод в зонах фитогенного поля двух видов деревьев — лиственницы сибирской и ели обыкновенной. В целом полученные данные, описывающие сообщества нематод в почве под деревьями, соотносятся с таковыми, характеризующими естественные хвойные леса по всему миру. Однако наблюдались некоторые отличия между фитогенными полями ели и лиственницы. Показано повышение общей численности, а также абсолютной и относительной плотности нематод, трофически связанных с растениями (паразиты растений, нематоды, ассоциированные с растениями), под лиственницей по сравнению с елью, в то же время под елью возрастает относительное обилие микотрофов и бактериотрофов в подкрупном пространстве, менее требовательных к условиям среды групп. Вероятно, большая сквозистость кроны лиственницы, а также богатый органическими и минеральными веществами опад создают более благоприятную среду для травянистых растений и, соответственно, для нематод, трофически связанных с растениями, чем в фитогенном поле ели.

При сравнении исследованных показателей внутри фитогенных полей отмечено повышение общей численности нематод и относительного обилия политрофов в приствольных зонах обоих деревьев по сравнению с подкрупными пространствами и межкрупной зоной. Хорошая воздухо- и водопроницаемость в данной зоне, а также сток приствольных вод, обладающих высоким содержанием питательных веществ, вероятно, привели к формированию таких закономерностей.

Таким образом, полученные результаты косвенно позволяют говорить о том, что отличительные черты, характеризующие сообщества почвенных нематод, связаны с микроклиматическими условиями в зонах фитогенных полей, обусловленных влиянием деревьев. Можно предположить, что пестрота экологических условий, формирующихся в зонах фитогенного поля дерева, отражается на реакции почвенных нематод под воздействием изменяющихся абиотических и биотических факторов среды.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН (№ г.р. 122032100130-3).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Рыжковой Н.И. за помощь при проведении полевых исследований.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Авторы подтверждают, что в работе с животными соблюдались применимые этические нормы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арчегова И.Б., Кузнецова Е.Г., Лиханова И.А., Панюков А.Н., Хабибуллина Ф.М., Виноградова Ю.А., 2015. Формирование лесных экосистем на посттехногенных территориях в таежной зоне / Под ред. Арчеговой И.Б. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. 140 с.
- Ашек Е.В., Тиходеева М.Ю., 2006. Исследование фитогенного поля *Tilia cordata* Mill. в посадках в заповеднике “Белогорье” Белгородской области // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биол. Вып. 3. С. 64–73.
- Безкоровая И.Н., Яшихин Г.И., 2003. Влияние гидротермических условий почвы на комплексы беспозвоночных в хвойных и лиственных культурах // Экология. № 1. С. 56–62.
- Безкоровая И.Н., Егунова М.Н., Таскаева А.А., 2017. Почвенные беспозвоночные и их трофическая активность в 40-летних лесных культурах // Сиб. экол. журн. № 5. С. 609–620. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170507>
- Гнатюк Е.П., Крышень А.М., Кузнецов О.Л., 2011. Биогеографическая характеристики приграничной Карелии // Тр. КарНЦ РАН. № 2. С. 12–22.
- Гончаров А.А., Храмова Е.Ю., Тиунов А.В., 2014. Микро-стациональные различия трофической структуры сообществ почвенных беспозвоночных в лесах Печоро-Илычского заповедника // Биология почв. № 5. С. 571–579. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14050074>
- Гончаров А.А., Короткевич А.Ю., Кузнецова Н.А., 2016. Влияние фитогенного поля дуба грузинского на структуру населения почвенных беспозвоночных // Мат-лы Всеросс. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (10–14 мая 2016 г.). Пенза: Изд-во ПГУ. С. 324–326.
- Груздева Л.И., Матвеева Е.М., Сушук А.А., 2011. Разнообразие фауны нематод естественных биоценозов Карелии // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Сб. статей по мат-лам IX симп. Росс. об-ва с междунар. участием. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 54–56.
- Демьянов В.А., 1990. Ценогическая роль ели сибирской в сообществе лесного пояса на северо-западе плато Путорана // Тр. III молодежной конф. ботаников Ленинграда. С. 160–172.
- Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., 2012. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Бот. Вып. 2. С. 3–12.
- Захаров А.А., Бызова Ю.Б., Уваров А.В., 1989. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья. М.: Наука. 224 с.
- Иванов В.П., 1973. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М.: Наука. 293 с.
- Ипатов В.С., 2007. Фитогенное поле одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе // Бот. журн. Т. 92. № 8. С. 1186–1191.
- Ипатов В.С., Журавлева Е.Н., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., 2009. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* // Бот. журн. Т. 94. № 4. С. 558–568.
- Калинкина Д.С., Сушук А.А., Матвеева Е.М., 2016. Особенности сообществ почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений // Экология. № 5. С. 360–367. <https://doi.org/10.1134/S1067413616050052>
- Калинкина Д.С., Сушук А.А., Матвеева Е.М., Зенкова И.В., 2019. Сообщества почвенных нематод подкоронового пространства деревьев, интродуцированных на территории Полярно-альпийского ботанического сада // Сиб. экол. журн. № 1. С. 71–85. <https://doi.org/10.15372/SEJ20190106>
- Карпачевский Л.О., Холопова Л.Б., Просвирина В.П., 1989. О динамике строения почвенного покрова в лесных биоценозах // Почвоведение. № 5. С. 94–103.
- Ларинова Ю.С., Волобуева О.Г., 2021. Современные представления об эколого-физиологической роли корневых экссудатов растений // Зернобобовые и крупяные культуры. № 4. С. 93–101. <https://doi.org/10.24412/2309-348X-2021-4-93-101>
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г., 2010. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва-растительность // Лесоведение. № 5. С. 45–56.
- Мазей Ю.А., Блинохватова Ю.В., Ембулаева Е.А., 2011. Особенности микроространственного распределения почвообитающих раковинных амёб в лесах Среднего Поволжья // Аридные экосистемы. Т. 17. № 1 (46). С. 37–46.
- Назарова Л.Е., Сало Ю.А., Филатов Н.Н., 2004. Особенности изменений климата в водосборе Ладожского озера // Климат Карелии: Изменчивость и влияние на водные объекты / Отв. ред. Филатов Н.Н. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 160–170.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. С. 186–187.
- Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., 2013. О влиянии деревьев лиственницы Гмелина на послепожарное восстановление лесного фитоценоза в криолитозоне

- Средней Сибири // Сиб. экол. журн. № 5. С. 645–652.
- Рыжкова Н.И., Крышень А.М., Геникова Н.В., Преснухин Ю.В., Ткаченко Ю.Н., 2016. Сравнительный анализ структуры напочвенного покрова в культурах лиственницы и зональных ельниках на границе средней и южной подзон тайги // Тр. КарНЦ РАН. № 12. С. 25–38.  
<https://doi.org/10.17076/eco517>
- Сушук А.А., Калинкина Д.С., Платонова Е.А., 2016. Сообщества почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета // Hortus Botanicus. Т. 11. С. 157–170.
- Таскаева А.А., Долгин М.М., 2010. Пространственное распределение коллембол и их динамика в среднетаежном ельнике черничном (Республика Коми) // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 12. № 1. С. 103–107.
- Уранов А.А., 1965. Фитогенное поле // Проблемы соврем. ботаники. Т. 1. С. 251–254.
- Черняева Е.В., Викторов В.П., 2016. История и современное состояние изучения фитогенных полей // Соц.-экол. технологии. № 1. С. 89–105.
- Abebe E., Andrassy I., Traunspurger W., 2006. Freshwater Nematodes: Ecology and Taxonomy. Wallingford: CABI Publishing. 752 p.
- Akyazi F., Felek A.F., Cermak V., Cudejkova M., Foit J., et al., 2015. Description of *Paratylenchus (Gracilacus) straeleni* (De Coninck, 1931) Oostenbrink, 1960 (Nematoda: Criconelemaoidea, Tylenchulidae) from hazelnut in Turkey and its comparison with other world populations // Helminthologia. V. 52. № 3. P. 270–279.
- Alphei J., 1998. Differences in soil nematode community structure of beech forests: Comparison between a mull and a modern soil // Appl. Soil Ecol. V. 9. P. 9–15.
- Bezooijen J., 2006. Methods and Techniques for Nematology. Wageningen: Wageningen Univ. Press. 112 p.
- Boag B., 1974. Nematodes associated with forest and woodland trees in Scotland // Ann. Appl. Biol. V. 77. P. 41–50.
- Bonkowski M., Villenave C., Griffiths B., 2009. Rhizosphere fauna: The functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots // Plant Soil. V. 321. P. 213–233.  
<https://doi.org/10.1007/s11104-009-0013-2>
- Brzeski M.W., 1998. Nematodes of *Tylenchina* in Poland and Temperate Europe. Warszawa: Museum and Institute of Zoology Polish Academy of Sciences. 397 p.
- Chao A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability // Biometrics. V. 43. P. 783–791.
- De Ley P., Blaxter M., 2004. A new system for Nematoda: Combining morphological characters with molecular trees, and translating clades into ranks and taxa // Nematology Monographs and Perspectives. V. 2. Leiden: E.J. Brill. P. 633–653.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1.  
[http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hanel L., 2004. Response of soil nematodes inhabiting spruce forests in the Šumava Mountains to disturbance by bark beetles and clear-cutting // For. Ecol. Manag. V. 202. P. 209–225.
- Hanel L., 2010. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia // Appl. Soil Ecol. V. 46. P. 355–371.
- Hanel L., Cerevkova A., 2010. Species and genera of soil nematodes in forest ecosystems of the Vihorlat Protected Landscape Area, Slovakia // Helminthologia. V. 47. № 2. P. 123–135.
- Kitagami Y., Matsuda Y., 2015. Community and trophic structure of soil nematode in Japanese coastal pine forest // Russ. J. Nematol. V. 23. № 2. P. 160.
- Kudrin A.A., Zuev A.G., Taskaeva A.A., Konakova T.N., Kolesnikova A.A. et al., 2021. Spruce girdling decreases abundance of fungivorous soil nematodes in a boreal forest // Soil Biol. Biochem. V. 155.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108184>
- Magnusson C., 1983. Abundance and trophic structure of pine forest nematodes in relation to soil layers and ground cover // Holarctic Ecol. V. 6. № 2. P. 175–182.
- Matveeva E.M., Sushchuk A.A., 2016. Features of soil nematode communities in various types of natural biocenoses: Effectiveness of assessment parameters // Biol. Bull. V. 43. № 5. P. 474–482.
- Renco M., Cermak V., Cerevkova A., 2012. Composition of soil nematode communities in native birch forests in Central Europe // Nematology. V. 14. № 1. P. 15–25.
- Ruess L., 1995. Nematode fauna in spruce forest soils: a qualitative/quantitative comparison // Nematologica. V. 41. P. 106–124.
- Shen Y., Yang W., Zhang J., Xu Z., Zhang L. et al., 2019. Forest gap size alters the functional diversity of soil nematode communities in alpine forest ecosystems // Forests. V. 10.  
<https://doi.org/10.3390/f10090806>
- Sushchuk A.A., Matveeva E.M., 2021. Soil nematodes of coniferous forests in the Finnish-Russian Friendship Nature Reserve // Nat. Conserv. Res. V. 6. P. 76–88.  
<https://doi.org/10.24189/ncr.2021.015>
- Yeates G.W., 2007. Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils // Can. J. For. Res. V. 37. P. 216–225.
- Yeates G.W., Bongers T., Goede R.G.M., de Freckman D.W., Georgieva S.S., 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // J. Nematol. V. 25. № 3. P. 315–331.

**Features of soil nematode community in different zones of phytogeneous area of a tree****D. S. Kalinkina<sup>a,\*</sup>, A. A. Sushchuk<sup>a</sup>, and N. V. Genikova<sup>b</sup>**<sup>a</sup>*Institute of Biology, Karelian Research Centre, RAS  
Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*<sup>b</sup>*Forest Research Institute, Karelian Research Centre, RAS  
Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia**\*e-mail: kalinkinads@gmail.com*

The first data on characteristics of soil nematode communities in the inner zones of the phytogeneous area (near-tree and under-tree zones) of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) and spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.), and in the external zone between trees are presented. Taxonomic diversity, abundance of nematodes and eco-trophic structure of communities are investigated using generally accepted methods in nematology. The results showed that the total abundance, as well as the absolute and relative density of plant parasites and plant-associated nematodes in the phytogeneous area of larch are higher compared to spruce. The change of the dominant group in the eco-trophic structure of nematode communities (from bacterial feeders to fungal feeders) from the trunk to the periphery is shown for larch, this trend is not detected for spruce: groups mentioned above have an equally high percentage in both zones. The total nematode abundance and relative density of omnivorous ones increased in near-tree zones of both trees compared to under-tree zones and external zone between trees. Thus, the results obtained indirectly suggest the presence of microclimatic differences between the phytogeneous areas of larch and spruce.

УДК 576.316:595.79

## ХРОМОСОМНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (HYMENOPTERA): ИСТОРИЯ, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ, ПЕРСПЕКТИВЫ

© 2022 г. В. Е. Гохман\*

Ботанический сад Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова  
Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия

\*E-mail: vegokhman@hotmail.com

Поступила в редакцию 21.03.2022 г.

После доработки 14.04.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

Для отряда Hymenoptera характерны две сопряженные генетические особенности: аррентокия и гаплодиплоидия, однако в пределах этой группы неоднократно происходил переход к диплоидной телитокии. К настоящему времени известны кариотипы около двух тысяч представителей данного отряда. Историю изучения хромосомных наборов перепончатокрылых можно условно разделить на четыре этапа, примерные границы между которыми приходятся на 1930-е, 1970-е и 2000-е годы. Помимо морфометрического анализа, для опознавания определенных хромосом и их сегментов с помощью дифференциальной окраски используется ряд методик, условно разделяемых на две группы – “традиционные” и “современные”. К первым прежде всего относятся так называемые С- и AgNOR-окраски, соответственно выявляющие гетерохроматиновые районы хромосом и область ядрышкового организатора. Наряду с этим, для исследования кариотипов ныне широко применяются современные методы, включающие использование флуорохромов, в том числе специфически окрашивающих хромосомные сегменты, обогащенные АТ- и ГЦ-парами оснований ДНК. Кроме того, важнейшим способом физического картирования последовательностей ДНК является флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH). Наконец, полезными для изучения химического состава и структуры хромосом также могут оказаться методы иммуноцитохимии. За последнее время существенно возросло значение исследования кариотипов отряда Hymenoptera для систематики, особенно в рамках интегративной таксономии. Более того, весьма перспективным оказалось совместное использование методов классической цитогенетики и молекулярной генетики. Что касается филогении перепончатокрылых, то ее знание необходимо для определения направлений эволюции кариотипа данного отряда, однако в некоторых случаях хромосомные признаки также можно рассматривать в качестве синапоморфий, маркирующих различные филогенетические ветви. Изучение кариотипов имеет важнейшее значение и для собственно генетических исследований перепончатокрылых. Число хромосом определяет количество групп сцепления генов в составе генома, но хромосомные числа также можно использовать в качестве мерил уровней генетической рекомбинации, особенно в контексте больших массивов данных (“big data”). Кроме того, значение работ по физическому картированию последовательностей ДНК особенно возрастает в свете современных усилий по секвенированию геномов. Наиболее часто методом FISH картируются повторяющиеся последовательности, однако этот способ может применяться и для локализации уникальных генов. В пределах отряда Hymenoptera предприняты успешные попытки идентификации отдельных хромосом и их сегментов с использованием FISH и хромосомной микродиссекции. Кроме того, методы иммуноцитохимии позволяют картировать распределение различных химических соединений по длине хромосом.

DOI: 10.31857/S0044459622040042

Отряд перепончатокрылые (Hymenoptera) – одна из крупнейших, таксономически сложных и практически важных групп насекомых. По некоторым оценкам число потенциально распознаваемых видов этого отряда может существенно превышать миллион, в основном за счет паразитических форм (Bebber et al., 2014; Forbes et al., 2018).

Тем не менее в состав рассматриваемой группы входят не только паразитоиды, но и хищники, фитофаги (в том числе нектарофаги-опылители) и представители с другой экологией, играющие ключевую роль в экосистемах планеты (LaSalle, Gauld, 1991; Huber, 2017). В составе перепончатокрылых чаще всего выделяют три традиционные

группы: Symphyta (низшие Hymenoptera, т.е. сидячебрюхие, или рогахвосты и пилильщики, почти исключительно питающиеся высшими растениями), Parasitica (паразитические перепончатокрылые, или наездники, в основном развивающиеся за счет различных насекомых и других членистоногих) и Aculeata (жалящие Hymenoptera, т.е. осы, пчелы, муравьи и т.п. — как правило, хищники и нектарофаги). В свою очередь, паразитические и жалящие перепончатокрылые обычно объединяются под названием стебельчатобрюхих (Apoctrita) или высших Hymenoptera (Gauld, Bolton, 1988). Перепончатокрылые включают огромное количество разнообразных и зачастую внешне трудноразличимых форм, для изучения которых необходимо применять достижения различных биологических дисциплин. Среди последних важнейшее место занимают методы и подходы современной генетики, в том числе хромосомное исследование (Crozier, 1975). Зародившись в конце XIX в., эта область науки в настоящее время претерпевает период бурного развития, связанного, в частности, с использованием молекулярно-генетических методов (Гохман, 2007, 2019; Cardoso et al., 2018; Cunha et al., 2021). Настоящая работа представляет собой краткий обзор истории, современного состояния и перспективных направлений развития хромосомных исследований отряда Hymenoptera.

#### ОСНОВНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Для отряда Hymenoptera характерны две исходные генетические особенности. Первой из них является арренотокия, т.е. развитие самцов, в отличие от самок, из неоплодотворенных яиц (Heimpel, Boer, 2008; Gokhman, Kuznetsova, 2018a). С арренотокическим размножением у перепончатокрылых обычно сопряжена гаплодиплоидия — наличие диплоидных самок и гаплоидных самцов (Crozier, 1975; Wilgenburg et al., 2006). Нужно, однако, отметить, что из этих правил существует ряд исключений. Действительно, у некоторых видов наездников обнаружены генетические факторы, передающиеся по отцовской линии, которые при попадании в оплодотворенную диплоидную зиготу превращают ее в гаплоидную, и из нее, в свою очередь, развивается самец (Nur et al., 1988; Werren, 1991; Hunter et al., 1993; Vugt et al., 2005, 2009). Это происходит за счет элиминации отцовского генома или по крайней мере большей его части. Кроме того, некоторые виды муравьев (Formicidae), по сути, состоят исключительно из самцов, поскольку при их скрещивании с самками близких видов отцовский геном, наоборот, элиминирует материнский из оплодотворенной яйцеклетки, которая снова дает начало гаплоидному самцу (Schwander, Keller, 2012). Наряду с

этим, у целого ряда представителей отряда Hymenoptera выявлены полиплоидные (три- и тетраплоидные) самки (Macy, Whiting, 1969; Leung et al., 2019), а также диплоидные (Harpur et al., 2013) и даже триплоидные самцы; последние, в частности, получены путем жесткого инбридинга в лабораторных условиях у *Athalia rosae* (Linnaeus) (Tenthredinidae) и *Bombus terrestris* (Linnaeus) (Apidae) (Naito, Suzuki, 1991; Ayabe et al., 2004). Кроме того, в разных группах перепончатокрылых неоднократно и независимо происходил переход к диплоидной телитоккии, при которой неоплодотворенные яйца дают начало исключительно самкам (Heimpel, Boer, 2008; Gokhman, Kuznetsova, 2018a). Для различных видов и популяций Hymenoptera обычно характерен либо телитокический, либо арренотокический партеногенез, но у многих орехотворок сем. Cynipidae обнаружена так называемая циклическая телитоккия, при которой указанные типы партеногенеза закономерно чередуются в разных поколениях (Crozier, 1975). У ряда видов орехотворок, однако, телитоккия отсутствует, но, с другой стороны, именно в данном семействе выявлен единственный триплоидный телитокический вид — *Diplolepis eglanteriae* (Hartig) (Sanderson, 1988). У некоторых муравьев обнаружены дальнейшие модификации жизненного цикла, связанные с различными сочетаниями арренотокического и телитокического размножения. В частности, рабочие особи таких видов, как, например, *Cataglyphis hispanica* (Emery) и *Wasmania auropunctata* (Roger), появляются в результате скрещивания самцов и самок, принадлежащих к двум генетически различным линиям, тогда как эти самки размножаются исключительно путем телитоккии (Schwander, Keller, 2012).

#### ЭТАПЫ ИЗУЧЕНИЯ ХРОМОСОМНЫХ НАБОРОВ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Первые данные о хромосомах Hymenoptera были получены 130 лет назад, т.е. еще в конце XIX в. (Henking, 1892). По сведениям, приведенным в указанной работе, гаплоидное число хромосом ( $n$ ) у *Diplolepis rosae* (Linnaeus) (Cynipidae) и *Lasius niger* (Linnaeus) (Formicidae) признавалось равным 9 и близким к 10 соответственно, причем, как показали дальнейшие исследования, этот показатель был правильно определен только у *D. rosae*, а у *L. niger* впоследствии обнаружено  $n = 15$  (Crozier, 1975). Историю изучения хромосомных наборов рассматриваемого отряда вплоть до наших дней можно условно разделить на четыре основных этапа (Гохман, 2019), краткое описание которых приводится ниже.

**Первый этап (1890–1920-е годы).** В течение данного этапа были получены сведения о хромосомных наборах примерно тридцати видов Hymenoptera, среди которых оказались представители

всех основных групп перепончатокрылых – сидячебрюхих, паразитических и жалящих (Sanderson, 1932). Необходимо, однако, отметить, что эти данные зачастую не были результатом целенаправленного поиска, а появились в качестве “побочного продукта” гистологических и/или эмбриологических исследований. По указанной причине такие исследования были проведены с помощью метода микротомных срезов, применение которого часто приводило к неправильному определению хромосомных чисел.

**Второй этап (1930–1960-е годы).** За этот период количество представителей отряда Hymenoptera с изученными хромосомными наборами увеличилось на порядок, достигнув примерно 300 видов. В начале рассматриваемого этапа была опубликована работа, посвященная исследованию партеногенеза у пилильщиков сем. Tenthredinidae (Sanderson, 1932), которая фактически обобщила все известные к тому моменту данные о хромосомах перепончатокрылых. С другой стороны, в указанный период были существенно уточнены представления об исходном механизме определения пола у Hymenoptera. В самом деле, гипотеза о том, что в этой группе самцы, в отличие от самок, развиваются из неоплодотворенных (и, следовательно, гаплоидных) яиц, появилась в середине XIX в. (см. Crozier, 1975), однако могло показаться, что существование диплоидных самцов, надежно установленное по крайней мере для некоторых видов, прямо противоречило данной гипотезе. Это противоречие было разрешено в статье Снелла (Snell, 1935), разработавшего модель определения пола у перепончатокрылых, которой, с определенными изменениями и оговорками, мы придерживаемся до сих пор. Согласно гипотезе Снелла, данный процесс связан с действием неких локусов, причем гетерозиготность хотя бы по одному из них определяет развитие по типу самки, а организмы, гомозиготные (или гемизиготные) по всем этим локусам, развиваются в самцов. Признание данной модели в качестве механизма определения пола, исходного для всего отряда Hymenoptera, однако, растянулось на десятилетия (Crozier, 1975). Видимо, именно по этой причине ошибочные сообщения об обнаружении половых хромосом в обсуждаемой группе появлялись и после публикации работы Снелла (Дозорцева, 1936; Dreyfus, Breuer, 1944; Kerr, 1951). Эти ошибки были возможны еще и потому, что для документирования хромосомных наборов перепончатокрылых тогда, как правило, использовались не микрофотографии, а рисунки, что зачастую приводило к неосознанным искажениям при отображении морфологии хромосом. Что же касается хромосомных чисел представителей отряда, изученных на данном этапе, то впоследствии оказалось, что они в основном были определены верно; среди немногих, но заметных исключений

можно назвать статью Уэлдена и Хаскинса по хромосомам муравьев (Whelden, Haskins, 1953).

**Третий этап (1970–1990-е годы).** В течение этого периода количество видов перепончатокрылых с изученными хромосомными наборами возросло примерно до 1200, т.е. увеличилось еще приблизительно вчетверо. Одним из важных, но малоизвестных научных трудов, посвященных исследованию хромосом Hymenoptera в середине 70-х годов прошлого века, оказалась диссертация Гудпасчера (Goodpasture, 1974a). В этой работе были приведены новые результаты изучения кариотипов порядка 50 видов, относящихся к 13 семействам паразитических и жалящих перепончатокрылых. Гудпасчером также сделаны важные обобщения, касающиеся общих особенностей морфологии и эволюции хромосом Hymenoptera. К сожалению, несмотря на ряд последующих публикаций (Goodpasture, 1974b, 1975a, b; Goodpasture, Grissell, 1975), значительная часть упомянутых материалов так и осталась неизвестной широкому кругу исследователей. Совсем другая судьба была уготована другой фундаментальной работе, вышедшей из печати почти в то же самое время – первой монографии, посвященной изучению хромосом перепончатокрылых (Crozier, 1975), которая опубликована в серии “Animal cytogenetics”. В этой монографии были подведены итоги предыдущих этапов изучения кариотипов Hymenoptera, а также сделаны попытки обозначить будущие направления исследования хромосомных наборов данной группы. Показательно, в частности, что Крозье (Crozier, 1975) предложил не учитывать результаты, полученные до публикации обзора Сандерсон (Sanderson, 1932), а в некоторых случаях – и после этой даты. Причиной такого решения, очевидно, были многочисленные ошибки, впоследствии обнаруженные в ранее полученных данных (см. выше). Кроме того, сведения, содержащиеся в обсуждаемой работе, позволили констатировать, что паразитические перепончатокрылые оказались наименее изученной в кариотипическом отношении из трех крупнейших групп этого отряда. Скучность имеющейся информации и вытекающее отсюда кажущееся однообразие хромосомных чисел и других особенностей структуры кариотипа наездников даже заставили Крозье (Crozier, 1975) прийти к выводу, что особенности кариотипа могут быть полезными в таксономическом отношении не ниже уровня семейства, в противоположность сидячебрюхим и жалящим Hymenoptera. Это, разумеется, не соответствовало действительности, в чем можно легко убедиться уже на основании работ, опубликованных Гудпасчером (Goodpasture, 1975a; Goodpasture, Grissell, 1975). Весьма слабая изученность хромосом паразитических перепончатокрылых вплоть до середины 70-х годов прошлого века, очевидно, прежде всего объяснялась серьезными техническими труд-

ностями изучения хромосом наездников. Тем не менее в подробном обзоре данных о кариотипах этой группы, опубликованном нами спустя два десятилетия (Gokhman, Quicke, 1995), была показана практическая возможность преодоления большинства трудностей. Наряду с этим, японскими специалистами была разработана весьма простая, но эффективная методика получения высококачественных препаратов хромосом пилльшиков, которая была описана в обобщающей работе Найто (Naito, 1982). Рассматриваемый этап изучения кариотипов Hymenoptera отмечен целым рядом технических достижений. Прежде всего, изменился основной способ исследования хромосом: от микротомных срезов произошел переход вначале к давленным (Imai, Kubota, 1972), а затем и к так называемым высушенным на воздухе препаратам (air-dried preparations; Imai et al., 1977, 1988; Palomeque et al., 1987, и др.). Это существенно ускорило и упростило процесс приготовления хромосомных препаратов, а также позволило увидеть ранее неизвестные детали тонкой структуры хромосом перепончатокрылых. Кроме того, для исследования кариотипов Hymenoptera были впервые применены такие методы дифференциального окрашивания, как С-, AgNOR- и G-окраска (Sumner, 1972; Goodpasture, Bloom, 1975; Imai et al., 1977; Howell, Black, 1980; Burgos et al., 1986; Palomeque et al., 1987; Odierna et al., 1993; Reed, 1993; Lorite et al., 1996). Далее, для окрашивания хромосомных сегментов перепончатокрылых начали использоваться так называемые ДНК-специфичные флуорохромы (Schweizer, 1976; Odierna et al., 1993; Lorite et al., 1997). Наконец, результаты исследования хромосомных наборов стали документироваться исключительно с помощью микрофотографий, что существенно повысило надежность получаемых данных. Таким образом, в рассматриваемый период были фактически заложены основы современных достижений в области цитогенетики перепончатокрылых.

#### **Четвертый этап (2000-е годы – современность).**

К настоящему времени известны результаты изучения кариотипов примерно двух тысяч представителей Hymenoptera. Пожалуй, одной из существенных черт данного этапа было то, что среди кариологически исследованных видов заметно увеличилась доля паразитоидов. Это, в частности, нашло отражение как в первой монографии, специально посвященной указанной проблеме (Гохман, 2005), так и в недавнем обзоре (Gokhman, 2022). Кроме того, были созданы базы данных и опубликованы обобщающие работы по сидячебрюхим (Westendorff, 2006) и некоторым группам жалящих перепончатокрылых, в том числе по пчелам и муравьям (Lorite, Palomeque, 2010; Cardoso et al., 2018; Cunha et al., 2021). С другой стороны, рассматриваемый период ознаменовался

интенсивным использованием подходов молекулярной биологии в хромосомных исследованиях. Это выразилось, например, в широком применении метода флуоресцентной гибридизации ДНК *in situ* (fluorescence *in situ* hybridization – FISH) (Matsumoto et al., 2002; Vugt et al., 2005; Gokhman et al., 2014, и др.), позволяющего осуществлять так называемое физическое картирование последовательностей ДНК, т.е. определять их положение на хромосомах. Еще одним из потенциально важных подходов в рассматриваемой области могут оказаться методы иммуноцитохимии, выявляющие хромосомную локализацию тех или иных соединений (Bolsheva et al., 2012). Наконец, последним по списку, но не по значению, необходимо назвать бурное развитие компьютерной кладистики, прежде всего основанной на анализе молекулярно-генетических данных, в том числе полученных в результате полного секвенирования геномов. Указанное обстоятельство позволяет создать достаточно правдоподобные и надежные филогенетические реконструкции для все возрастающего числа групп перепончатокрылых (см., например, Gokhman et al., 2017b), что открывает возможности для детального исследования процессов хромосомной эволюции в разных филогенетических ветвях отряда Hymenoptera.

В целом можно заключить, что развитие исследований кариотипов перепончатокрылых во многом было обусловлено методическим прогрессом в области приготовления и анализа хромосомных препаратов. Тем не менее результаты, полученные с помощью ранее разработанных методов, ныне также находят успешное применение, если они используются с учетом новых теоретических и методических достижений (см. ниже).

### **ЗНАЧЕНИЕ ХРОМОСОМНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ**

Значение изучения кариотипов для систематики отряда Hymenoptera, особенно в рамках интегративной таксономии, направленной на распознавание, разграничение и описание близких видов (Schlick-Steiner et al., 2010; Гохман, 2018), в настоящее время существенно возросло. Подобные исследования, в частности, показали, что под покровом внешнего однообразия “морфологических видов” перепончатокрылых зачастую скрываются криптические таксоны (см. обзор: Гохман, 2005). Пожалуй, наиболее ярким примером таких работ может служить история обнаружения и описания *Anisopteromalus quinarius* Gokhman et Vaur – всеветно распространенного вида наездников-хальцид сем. Pteromalidae, паразитирующего на некоторых жесткокрылых – вредителях продуктовых запасов (Vaur et al., 2014). Ранее систематики полагали, что эти паразитоиды отно-

сятся к другому виду со сходным распространением и биологией, *A. calandrae* (Howard); однако наши исследования продемонстрировали, что они имеют разные хромосомные числа,  $n = 5$  и  $7$  соответственно. Более того, оказалось, что эти два вида репродуктивно изолированы друг от друга, а также заметно различаются между собой по особенностям морфологии, образа жизни, поведения и структуры ДНК (Baur et al., 2014). Таким образом, *A. quinarius* на самом деле является “хорошим” видом, который по ряду причин оставался незамеченным специалистами. С другой стороны, хромосомный анализ подтвердил, что *Lariophagus distinguendus* (Förster), еще один представитель птеромалид, паразитирующий на вредителях продуктовых запасов из отряда Coleoptera, в действительности также представляет собой комплекс двух близких видов, которые, несмотря на разные хромосомные числа ( $n = 5$  и  $6$ ) и заметные биологические различия, практически неотличимы по внешнему виду и способны скрещиваться между собой в условиях лаборатории (König et al., 2019). Аналогичные примеры, связанные с обнаружением криптических видов с помощью анализа кариотипов, также известны для сидячебрюхих и жалящих перепончатокрылых (см. обзоры: Westendorff, 2006; Seifert, 2009). Наконец, особенности хромосомных наборов могут служить дополнительным аргументом для отнесения представителей с отклоняющимися параметрами к другим надвидовым таксонам. Так, у большинства муравьев р. *Acromyrmex* отмечено  $2n = 38$  (кроме *A. ameliae* De Souza, Soares et Della Lucia с  $2n = 36$ ), но у *A. striatus* (Roger) и родственного ему видов было выявлено  $2n = 22$  (Cristiano et al., 2013; Aguiar et al., 2020; Barros et al., 2021). Дальнейший анализ показал, что виды, близкие к *A. striatus*, характеризуются существенным морфологическим и молекулярно-генетическим своеобразием, позволившим выделить их во вновь описанный р. *Atoimyrmex* (Cristiano et al., 2020).

Знание филогении весьма важно для определения направлений эволюции кариотипа той или иной группы (Cristiano et al., 2013; Afonso Neto et al., 2022, и др.). Это, в частности, хорошо видно на примере хромосомных наборов того же комплекса *Lariophagus distinguendus*, где у вида с  $n = 5$  имеется длинная метацентрическая хромосома, плечам которой соответствуют акроцентрическая и более короткая метацентрическая хромосомы, присутствующие в кариотипе с  $n = 6$  (Gokhman et al., 2019). Поскольку  $n = 5$  в сем. Pteromalidae встречается наиболее часто, создавалось впечатление, что мы имеем дело с хромосомным разделением, и вид с  $n = 6$  является производным. Проведенный молекулярно-генетический анализ, однако, показал, что ветвь с  $n = 5$  возникла в пределах комплекса *L. distinguendus*, исходно имеющего  $n = 6$ , и, следовательно, в данном случае

произошло не разделение, а слияние хромосом (König et al., 2019). Филогенетический анализ, основанный на результатах полногеномного секвенирования, также позволил определить последовательность перичентрических инверсий у некоторых представителей наездников-хальцид р. *Aphelinus* (Aphelinidae). Так, удалось выяснить, что подобная перестройка во второй хромосоме является общей для двух сестринских видов группы *varipes* с  $n = 4$ , *A. hordei* Kurdjumov и *A. kurdjumovi* Mercet, причем у последнего из них еще одна инверсия превратила данную хромосому из метацентрической в акроцентрическую (Gokhman et al., 2017b).

Наряду с определением направлений хромосомной эволюции с помощью филогенетических реконструкций, построенных по сторонним признакам (Cristiano et al., 2013; Micolino et al., 2019; Travenzoli et al., 2019a; Afonso Neto et al., 2022), в некоторых случаях те или иные особенности кариотипа перепончатокрылых также можно рассматривать в качестве синапоморфий, маркирующих различные филогенетические ветви. Одним из примеров может служить филогенетическое древо некоторых наездников сем. Eurytomidae, паразитирующих на мухах-пестрокрылках (Tephritidae) (Gokhman, Mikhailenko, 2008). Так, для большинства представителей р. *Eurytoma* характерно  $n = 10$ , однако у всех изученных видов, заражающих пестрокрылок, число хромосом существенно ниже за счет последовательных хромосомных слияний:  $n = 7$ ,  $6$  и  $5$  у *E. robusta* Mayr, *E. serratulae* (Fabricius) и *E. compressa* (Fabricius) соответственно. Первый из этих видов является единственным исследованным представителем группы *robusta*, а два других – группы *compressa* (= *tibialis*). Таким образом, эти наездники обособлены от остальных изученных видов *Eurytoma* не только по структуре кариотипа, но и по совокупности морфологических и биологических особенностей. Многие из этих признаков (включая хромосомные слияния) являются синапоморфиями, определяющими топологию полученного древа (Gokhman, Mikhailenko, 2008).

#### МЕСТО ХРОМОСОМНОГО АНАЛИЗА В ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Как известно, число хромосом определяет количество групп сцепления генов в составе того или иного генома. Прямые оценки этого показателя приобретают особое значение в настоящее время, когда полное секвенирование геномов представителей отряда Hymenoptera стало достаточно обычной процедурой. В таких условиях весьма важен независимый контроль полноты сборки изученных последовательностей ДНК на уровне отдельных хромосом, особенно в случае,

когда их размеры малы (см., например, Wittmeyer et al., 2022). Кроме этого, хромосомные числа можно использовать в качестве мерил уровней генетической рекомбинации, прежде всего в контексте больших массивов данных (“big data”). Например, недавние исследования показали, что средний разброс хромосомных чисел (т.е. дисперсия уровней рекомбинационной изменчивости) у общественных перепончатокрылых примерно втрое выше, чем у одиночных (Ross et al., 2015).

К настоящему времени при изучении кариотипов перепончатокрылых используется комплекс различных методик, специально предназначенных для идентификации отдельных хромосом и их сегментов (Гохман, 2005). Очевидно, наиболее доступным из этих методов, основанным на обычной, или рутинной, окраске хромосом, является морфометрический анализ (см., например, Gebiola et al., 2012). Такое исследование, в частности, позволяет определить относительную длину и центральный индекс каждой хромосомы. Следует также отметить, что применение морфометрического анализа для определения возможных преобразований кариотипа наиболее эффективно при небольшом числе хромосом в наборе, в основном характерном для некоторых групп наездников (Gokhman et al., 2017b; König et al., 2019).

Кроме того, для дифференциальной окраски кариотипов Нумептерга используется ряд методов, условно разделяемых на две группы — “классические”, или “традиционные”, и “современные”. К “классическим” прежде всего относятся так называемые C- и AgNOR-окраски, соответственно выявляющие гетерохроматиновые районы хромосом и область ядрышкового организатора (nucleolus organizer regions — NOR) (Palomeque et al., 1987; Reed, 1993; Gebiola et al., 2012; Piccoli et al., 2018; Menezes et al., 2019, и др.). Наряду с этим, для исследования хромосом перепончатокрылых неоднократно предпринимались попытки использования так называемой G-окраски, обычно получаемой в результате обработки хромосомных препаратов протеолитическими ферментами, прежде всего трипсином (Odierna et al., 1993; Lorite et al., 1996). Проблема здесь, однако, состоит в том, что, в отличие от позвоночных животных, у насекомых (включая перепончатокрылых) это окрашивание позволяет опознавать определенные элементы в составе того или иного конкретного кариотипа, но не дает возможности выявить гомологичные хромосомы даже у близких видов. Наконец, обработка хромосом одного из видов муравьев рестрикционными эндонуклеазами (Lorite et al., 1999) позволила получить результаты, близкие либо к C-, либо к G-окраске, в зависимости от конкретного фермента.

В дополнение к традиционным, для исследования кариотипов перепончатокрылых в настоящее время широко применяются современные методы. Указанные методы, в частности, включают использование флуорохромов, специфически окрашивающих ДНК и прежде всего хромосомные сегменты, обогащенные AT- и ГЦ-парами оснований. Так, например, йодистый пропидий связывается с ДНК любого состава, тогда как хромомицин А<sub>3</sub> (СМА<sub>3</sub>) и 4',6-диамидино-2-фенилиндо́л (DAPI) соответственно окрашивают ГЦ- и AT-пары оснований (Schweizer, 1976). На практике, поскольку ДНК в составе хромосом представителей отряда Нумептерга в основном представлена AT-обогащенной фракцией, эти хромосомы более или менее полно окрашиваются DAPI, часто за исключением узких сегментов с повышенным содержанием ГЦ-пар. В свою очередь, указанные сегменты, окрашиваемые СМА<sub>3</sub>, обычно представляют собой NOR (Gokhman et al., 2016; Tavares, Teixeira, 2022), но СМА<sub>3</sub>-положительные участки могут быть и не связаны с ядрышковым организатором (Menezes et al., 2011), занимая, в частности, терминальное положение на многих или даже всех хромосомах набора (Gokhman et al., 2017a; Menezes et al., 2019; Barbosa et al., 2021).

Важнейшим способом физического картирования последовательностей ДНК, позволяющим определять их положение на хромосомах, является флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH). С технической точки зрения этот метод основан на гибридизации ДНК-пробы, меченной флуорохромом и нанесенной на хромосомный препарат, с одной из цепей ДНК в составе той или иной хромосомы (Speicher, Carter, 2005). В настоящее время при хромосомном изучении перепончатокрылых FISH чаще используется для выявления повторяющихся последовательностей, прежде всего локусов рибосомной ДНК (рДНК), а также участков сосредоточения микросателлитов и транспозонов (Lorite et al., 2012; Gokhman et al., 2014; Piccoli et al., 2018; Menezes et al., 2019, 2021; Micolino et al., 2019; Travenzoli et al., 2019b; Pereira et al., 2021a, b; Tavares, Teixeira, 2022, и др.). Так, в гаплоидных наборах большинства Нумептерга присутствуют один—два сайта рДНК, но количество этих сайтов обычно увеличивается с ростом хромосомных чисел, достигая 4, 6 и 15 у отдельных представителей Symphyta, Parasitica и Aculeata соответственно (Matsumoto et al., 2002; Paladino et al., 2013; Menezes et al., 2021).

Отдельного упоминания, очевидно, заслуживает разнообразие структуры теломер Нумептерга. Так, еще 10—15 лет назад специалисты считали, что теломерный повтор типа ТТАГГ, встречающийся во многих группах насекомых, характерен и для всех перепончатокрылых. Последующий анализ,

однако, продемонстрировал, что в этом отношении были исследованы только некоторые представители семейств Formicidae и Apidae (Meune et al., 1995; Frydrychová et al., 2004; Micolino et al., 2019, 2020; Castro et al., 2020, и др.), а попытки выявить данный повтор у других Apsocrita до определенного времени заканчивались неудачей (Gokhman et al., 2014; Menezes et al., 2017). Тем не менее повторяющаяся последовательность ТТАГГ впоследствии была обнаружена в составе теломер низших перепончатокрылых — пилильщиков, относящихся к семействам Tenthredinidae, Cephidae и Orussidae. Это было сделано сначала с помощью FISH (Gokhman, Kuznetsova, 2018b), а затем — с использованием методов биоинформатики (Zhou et al., 2022). Таким образом, теломерный повтор ТТАГГ, очевидно, является исходным для отряда (Gokhman, Kuznetsova, 2018b), однако, как выяснилось в последнее время, данный мотив может замещаться в пределах Apsocrita самыми разными повторами — от мононуклеотидной последовательности поли-Т длиной в несколько сотен пар оснований, выявленного у одного из наездников сем. Ichneumonidae, до, например, теломерных повторов ТТАТТТТТ, ТТГЦГТЦТТТТ и ТТАГГ-ТТГТТТ, соответственно характерных, с некоторыми изменениями, для изученных представителей хальцид и ос надсемейства Vespoidea, а также шмелей р. *Bombus* (Dalla Benetta et al., 2020; Lukhtanov, 2022). Более того, повтор ТТАГГ, согласно биоинформатическим данным, встречается, помимо муравьев и некоторых пчел, у ряда других Aculeata, что в совокупности свидетельствует о беспрецедентном разнообразии теломерных последовательностей перепончатокрылых (Lukhtanov, 2022).

Наряду с этим, методика FISH была применена для картирования “супергенов” (инвертированных участков хромосом, в которых накапливаются генетические различия), а также уникальных генов у ряда представителей Hymenoptera (Matsumoto et al., 2002; Wang et al., 2013; Thompson, Jiggins, 2014). С другой стороны, весьма перспективной оказалась комбинация данного метода с так называемой хромосомной микродиссекцией — изоляцией нуклеопотеидного материала определенных хромосом или их отдельных районов с последующим выделением ДНК, ее амплификацией и мечением получившихся проб с помощью флуорохромов (Speicher, Carter, 2005). Использование указанных проб для FISH позволяет осуществить так называемый хромосомный пэинтинг, что дает возможность опознавать отдельные хромосомы и их специфические сегменты, а также предоставляет информацию о последовательностях ДНК, характерных для тех или иных районов (Rütten et al., 2004; Fernandes et al., 2011; Martins et al., 2013; Lopes et al., 2014; Gokhman et al., 2019).

Наконец, для изучения химического состава и структуры хромосом Hymenoptera могут быть использованы методы иммуноцитохимии. Данные методы подразумевают применение специфических антител, меченных флуорохромами. В настоящее время, насколько мне известно, с помощью этих методов выполнена единственная работа, посвященная изучению хромосом перепончатокрылых (Bolsheva et al., 2012). В указанной статье были применены антитела к 5-метилцитозину, что позволило определить степень метилирования ДНК по длине хромосом.

### ПЕРСПЕКТИВЫ ХРОМОСОМНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Все вышеизложенное показывает, что изучение хромосомных наборов перепончатокрылых в настоящее время продолжает развиваться бурными темпами. В этой ситуации определение наиболее перспективных направлений развития таких исследований даже в ближайшем будущем оказывается достаточно неблагоприятным занятием. Тем не менее какие-то из этих направлений, очевидно, можно более или менее уверенно очертить. Что касается групп, в изучении которых можно ожидать серьезных прорывов, таковыми, видимо, будут являться представители паразитических перепончатокрылых, относительная доля исследованных видов которых весьма мала, особенно по сравнению со многими жалящими и растительноядными Hymenoptera (Gokhman, 2022). Вне всякого сомнения, еще большее применение должны получить такие современные методики, как FISH и методы иммунохимии. Судя по некоторым признакам, плодотворным может оказаться сочетание собственно хромосомного исследования и изучения размеров генома (Gokhman et al., 2017b; Moura et al., 2020). Также довольно продуктивным, очевидно, будет исследование мейоза перепончатокрылых, в том числе с помощью продвинутых методов. Наконец, следует отметить, что использование методов хромосомного исследования для целей систематики и эволюционной генетики наиболее эффективно в сочетании с филогенетическим анализом, основанным на молекулярно-генетических признаках, зачастую в комбинации с морфологическими. Такое сочетание позволяет получить очень интересные и важные результаты, особенно на уровне близких видов и форм (см., например, Гохман, 2018).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 130 лет, прошедших с начала цитогенетического исследования перепончатокрылых, получены сведения о кариотипах около двух тысяч представителей отряда. Данная цифра составляет ма-

люю часть от общего числа описанных видов Hymenoptera, но тем не менее указанные результаты показывают важность и перспективность изучения хромосом как для систематики, так и для собственно генетических исследований перепончатокрылых. Важно понимать, что для этих целей могут быть успешно использованы не только данные обычной окраски хромосом, но и сведения, полученные с применением более продвинутых методов, прежде всего таких, как окраска ДНК-специфичными флуорохромами и флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH). Дальнейший прогресс хромосомных исследований перепончатокрылых, очевидно, связан с изучением новых таксонов и с использованием молекулярно-генетических методов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен В.Г. Кузнецовой (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за рецензирование первоначального варианта рукописи и ценные предложения по ее содержанию.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данное исследование выполнено в рамках Государственного задания МГУ № 121031600193-7.

#### 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

- Гохман В.Е., 2005. Кариотипы паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera). М.: Т-во науч. изд. КМК. 185 с. [Gokhman V.E., 2009. Karyotypes of Parasitic Hymenoptera. Dordrecht: Springer Science + Business Media B.V. 183 p.]
- Гохман В.Е., 2007. Кариотипы перепончатокрылых (Hymenoptera): разнообразие, эволюция и таксономическое значение // Исследования по перепончатокрылым насекомым. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 10–27.
- Гохман В.Е., 2018. Интегративная таксономия и ее значение для решения проблем видовой систематики паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera) // Энтомол. обзор. Т. 97. № 4. С. 755–793.
- Гохман В.Е., 2019. Хромосомное исследование перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera): история и современность // IV Евроазиат. симп. по перепончатокрылым насекомым (Владивосток, 9–15 сентября 2019 г.): тез. докл. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. С. 73–74.
- Дозорцева Р.Л., 1936. Морфология хромосом у наездника *Pteromalus puparum* // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6. С. 1206–1221.
- Afonso Neto P.C., Micolino R., Cardoso D.C., Cristiano M.P., 2022. Phylogenetic reconstruction of the ancestral chromosome number of the genera *Anochetus* Mayr, 1861 and *Odontomachus* Latreille, 1804 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) // Front. Ecol. Evol. V. 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.829989>
- Aguiar H.J.A.C., de, Barros L.A.C., Silveira L.I., Petitclerc F., Etienne S., Orivel J., 2020. Cytogenetic data for sixteen ant species from North-eastern Amazonia with phylogenetic insights into three subfamilies // Comp. Cytogenet. V. 14. № 1. P. 43–60.
- Ayabe T., Hoshihara H., Ono M., 2004. Cytological evidence for triploid males and females in the bumblebee, *Bombus terrestris* // Chromosome Res. V. 12. P. 215–223.
- Barbosa I.C.O., Schneider C.H., Goll L.G., Feldberg E., Carvalho-Zilse G.A., 2021. Chromosomal mapping of repetitive DNA in *Melipona seminigra merrillae* Cockerell, 1919 (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) // Comp. Cytogenet. V. 15. № 1. P. 77–87.
- Barros L.A.C., Aguiar H.J.A.C., de, Teixeira G.A., Souza D.J., de, Delabie J.H.C., Mariano C.S.F., 2021. Cytogenetic studies on the social parasite *Acromyrmex ameliae* (Formicidae: Myrmicinae: Attini) and its hosts reveal chromosome fusion in *Acromyrmex* // Zool. Anz. V. 293. P. 273–281.
- Baur H., Kranz-Baltensperger Y., Cruaud A., Rasplus J.-Y., Timokhov A.V., Gokhman V.E., 2014. Morphometric analysis and taxonomic revision of *Anisopteromalus Ruschka* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) – an integrative approach // Syst. Entomol. V. 39. № 4. P. 691–709.
- Bebber D.P., Polaszek A., Wood J.R.I., Barker C., Scotland R.W., 2014. Taxonomic capacity and author inflation // New Phytol. V. 202. P. 741–742.
- Bolsheva N.L., Gokhman V.E., Muravenko O.V., Gumovsky A.V., Zelenin A.V., 2012. Comparative cytogenetic study on two species of the genus *Entedon* Dalman, 1820 (Hymenoptera: Eulophidae) using DNA-binding fluorochromes and molecular and immunofluorescent markers // Comp. Cytogenet. V. 6. № 1. P. 79–92.
- Burgos M., Jiménez R., Díaz de la Guardia R., 1986. Rapid, simple and reliable combined method for G-banding mammalian and human chromosomes // Stain Technol. V. 61. № 5. P. 257–260.
- Cardoso D.C., Santos H.G., Cristiano M.P., 2018. The Ant Chromosome database – ACdb: An online resource for ant (Hymenoptera: Formicidae) chromosome researchers // Myrmecol. News. V. 27. P. 87–91.
- Castro C.P.M., de, Cardoso D.C., Micolino R., Cristiano M.P., 2020. Comparative FISH-mapping of TTAGG telomeric sequences to the chromosomes of leafcutter ants (Formicidae, Myrmicinae): Is the insect canonical sequence conserved? // Comp. Cytogenet. V. 14. № 3. P. 369–385.
- Cristiano M.P., Cardoso D.C., Fernandes-Salomão T.M., 2013. Cytogenetic and molecular analyses reveal a divergence between *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) and oth-

- er congeneric species: taxonomic implications // *PLoS One*. V. 8. № 3.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059784>
- Cristiano M.P., Cardoso D.C., Sandoval-Gómez V.E., Simões-Gomes F.C., 2020. *Amoiymyrmex* Cristiano, Cardoso & Sandoval, gen. nov. (Hymenoptera: Formicidae): A new genus of leaf-cutting ants revealed by multilocus molecular phylogenetic and morphological analyses // *Austral Entomol.* V. 59. P. 643–676.
- Crozier R.H., 1975. *Animal Cytogenetics*. 3. Insecta. (7) Hymenoptera. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 95 p.
- Cunha M.S., Cardoso D.C., Cristiano M.P., Campos L.A.O., Lopes D.M., 2021. The Bee Chromosome database (Hymenoptera: Apidae) // *Apidologie*. V. 52. P. 493–502.
- Dalla Benetta E., Antoshechkin I., Yang T., Nguyen H.Q.M., Ferree P.M., Akbari O.S., 2020. Genome elimination mediated by gene expression from a selfish chromosome // *Sci. Adv.* V. 6.  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz9808>
- Dreyfus A., Breuer M.E., 1944. Chromosomes and sex determination in the parasitic hymenopteron *Telenomus fariai* (Lima) // *Genetics*. V. 29. P. 75–82.
- Fernandes A., Scudeler P.E.S., Diniz D., Foresti F., Campos L.A.O., Lopes D.M., 2011. Microdissection: A tool for bee chromosome studies // *Apidologie*. V. 42. P. 743–748.
- Forbes A.A., Bagley R.K., Beer M.A., Hippee A.C., Widmayer H.A., 2018. Quantifying the unquantifiable: Why Hymenoptera, not Coleoptera, is the most speciose animal order // *BMC Ecol.* V. 18.  
<https://doi.org/10.1186/s12898-018-0176-x>
- Frydrychová R., Grossmann P., Trubač P., Vítková M., Marec F., 2004. Phylogenetic distribution of TTAGG telomeric repeats in insects // *Genome*. V. 47. P. 163–178.
- Gauld I.D., Bolton B., 1988. *The Hymenoptera*. Oxford: British Museum (Natural History); Oxford Univ. Press. 332 p.
- Gebiola M., Giorgini M., Navone P., Bernardo U., 2012. A karyological study of the genus *Phigalio* Schrank (Hymenoptera: Eulophidae): Assessing the taxonomic utility of chromosomes at the species level // *Bull. Entomol. Res.* V. 102. P. 43–50.
- Gokhman V.E., 2022. Comparative karyotype analysis of parasitoid Hymenoptera (Insecta): major approaches, techniques, and results // *Genes*. V. 13. № 5.  
<https://doi.org/10.3390/genes13050751>
- Gokhman V.E., Kuznetsova V.G., 2018a. Parthenogenesis in Hexapoda: Holometabolous insects // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 56. № 1. P. 23–34.
- Gokhman V.E., Kuznetsova V.G., 2018b. Presence of the canonical TTAGG insect telomeric repeat in the Tenthredinidae (Symphyta) suggests its ancestral nature in the order Hymenoptera // *Genetica*. V. 146. № 3. P. 341–344.
- Gokhman V.E., Mikhailenko A.P., 2008. Karyotypic diversity in the subfamily Eurytominae (Hymenoptera: Eurytomidae) // *Folia Biol. (Kraków)*. V. 56. № 3–4. P. 209–212.
- Gokhman V.E., Quicke D.L.J., 1995. The last twenty years of parasitic Hymenoptera karyology: An update and phylogenetic implications // *J. Hym. Res.* V. 4. P. 41–63.
- Gokhman V.E., Anokhin B.A., Kuznetsova V.G., 2014. Distribution of 18S rDNA sites and absence of the canonical TTAGG insect telomeric repeat in parasitoid Hymenoptera // *Genetica*. V. 142. № 4. P. 317–322.
- Gokhman V.E., Pereira F.F., Costa M.A., 2017a. A cytogenetic study of three parasitic wasp species (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae, Trichogrammatidae) from Brazil using chromosome morphometrics and base-specific fluorochrome staining // *Comp. Cytogenet.* V. 11. № 1. P. 179–188.
- Gokhman V.E., Bolsheva N.L., Govind S., Muravenko O.V., 2016. A comparative cytogenetic study of *Drosophila* parasitoids (Hymenoptera, Figitidae) using DNA-binding fluorochromes and FISH with 45S rDNA probe // *Genetica*. V. 144. № 3. P. 335–339.
- Gokhman V.E., Kuhn K.L., Woolley J.B., Hopper K.R., 2017b. Variation in genome size and karyotype among closely related aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphelinidae) // *Comp. Cytogenet.* V. 11. № 1. P. 97–117.
- Gokhman V.E., Cioffi M.B., König C., Pollmann M., Gantert C., et al., 2019. Microdissection and whole chromosome painting confirm karyotype transformation in cryptic species of the *Lariophagus distinguendus* (Förster, 1841) complex (Hymenoptera: Pteromalidae) // *PLoS One*. V. 14. № 11.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225257>
- Goodpasture C., 1974a. Cytological data and classification of the Hymenoptera. PhD thesis. Davis: Univ. of California. 178 p.
- Goodpasture C., 1974b. Karyology and taxonomy of some species of eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae) // *J. Kansas Entomol. Soc.* V. 47. № 3. P. 364–372.
- Goodpasture C., 1975a. Comparative courtship behavior and karyology in *Monodontomerus* (Hymenoptera: Torymidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 68. P. 391–397.
- Goodpasture C., 1975b. The karyotype of the cynipid *Callirhytis palmiformis* (Ashmead) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 68. P. 801–802.
- Goodpasture C., Bloom C.E., 1975. Visualization of nuclear organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining // *Chromosoma*. V. 53. P. 37–50.
- Goodpasture C., Grissell E.E., 1975. A karyological study of nine species of *Torymus* (Hymenoptera: Torymidae) // *Can. J. Genet. Cytol.* V. 17. P. 413–422.
- Harpur B.A., Sobhani M., Zayed A., 2013. A review of the consequences of complementary sex determination and diploid male production on mating failures in the Hymenoptera // *Entomol. Exp. Appl.* V. 146. P. 156–164.
- Heimpel G.E., Boer J.G., de, 2008. Sex determination in the Hymenoptera // *Annu. Rev. Entomol.* V. 53. P. 209–230.
- Henking H., 1892. Untersuchen über die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines // *Z. Wiss. Zool.* B. 54. S. 1–274.
- Howell W.M., Black D.A., 1980. Controlled silver staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method // *Experientia*. V. 36. P. 1014–1015.
- Huber J.T., 2017. *Biodiversity of Hymenoptera* // *Insect Biodiversity: Science and Society*. 2nd ed. Oxford: Wiley Blackwell. P. 419–461.

- Hunter M.S., Nur U., Werren J.H., 1993. Origin of males by genome loss in an autoparasitoid wasp // *Heredity*. V. 70. P. 162–171.
- Imai H.T., Kubota M., 1972. Karyological studies of Japanese ants (Hymenoptera, Formicidae). III. Karyotypes of nine species in Ponerinae, Formicinae, and Myrmicinae // *Chromosoma*. V. 37. P. 193–200.
- Imai H.T., Crozier R.H., Taylor R.W., 1977. Karyotype evolution in Australian ants // *Chromosoma*. V. 59. P. 341–393.
- Imai H.T., Taylor R.W., Crosland M.W.J., Crozier R.H., 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis // *Jpn. J. Genet.* V. 63. P. 159–185.
- Kerr W.E., 1951. Sex-chromosome in honey-bee // *Evolution*. V. 5. P. 80–81.
- König C., Paschke S., Pollmann M., Reinisch R., Gantert C., et al., 2019. Molecular and cytogenetic differentiation within the *Lariophagus distinguendus* (Förster, 1841) species complex (Hymenoptera, Pteromalidae) // *Comp. Cytogenet.* V. 13. № 2. P. 133–145.
- LaSalle J., Gauld I.D., 1991. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis // *Redia*. V. 74. № 3. P. 315–334.
- Leung K., Zande L., van de, Beukeboom L.W., 2019. Life-history traits of the Whiting polyploid line of the parasitoid *Nasonia vitripennis* // *Entomol. Exp. Appl.* V. 167. P. 655–669.
- Lopes D.M., Fernandes A., Diniz D., Scudeler P.E.S., Foresti F., Campos L.A.O., 2014. Similarity of heterochromatic regions in the stingless bees (Hymenoptera: Meliponini) revealed by chromosome painting // *Caryologia*. V. 67. № 3. P. 222–226.
- Lorite P., Palomeque T., 2010. Karyotype evolution in ants (Hymenoptera: Formicidae), with a review of the known ant chromosome numbers // *Myrmecol. News*. V. 13. P. 89–102.
- Lorite P., Chica E., Palomeque T., 1996. G-banding and chromosome condensation in the ant, *Tapinoma nigerrimum* // *Chromosome Res.* V. 4. P. 77–79.
- Lorite P., Aránega A.E., Luque F., Palomeque T., 1997. Analysis of the nucleolar organizing regions in the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae) // *Heredity*. V. 78. P. 578–582.
- Lorite P., Garcia M.F., Carrillo J.A., Palomeque T., 1999. Restriction endonuclease chromosome banding in *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae) // *Hereditas*. V. 131. P. 197–201.
- Lorite P., Maside X., Sanllorente O., Torres M.I., Periquet G., Palomeque T., 2012. The ant genomes have been invaded by several types of *mariner* transposable elements // *Naturwissenschaften*. V. 99. P. 1007–1020.
- Lukhtanov V.A., 2022. Diversity and evolution of telomere and subtelomere DNA sequences in insects // *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.04.08.487650>
- Macy R.M., Whiting P.W., 1969. Tetraploid females in *Mormoniella* // *Genetics*. V. 61. P. 619–630.
- Martins C.C.C., Diniz D., Sobrinho-Scudeler P.E., Foresti F., Campos L.A.O., Costa M.A., 2013. Investigation of *Partamona helleri* (Apidae, Meliponini) B chromosome origin. An approach by microdissection and whole chromosome painting // *Apidologie*. V. 44. P. 75–81.
- Matsumoto K., Yamamoto D.S., Sumitani M., Lee J.M., Hatakeyama M., Oishi K., 2002. Detection of a single copy on a mitotic metaphase chromosome by fluorescence *in situ* hybridization (FISH) in the sawfly, *Athalia rosae* (Hymenoptera) // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* V. 49. P. 34–40.
- Menezes R.S.T., Gazoni T., Costa M.A., 2019. Cytogenetics of warrior wasps (Vespidae: *Synoeca*) reveals intense evolutionary dynamics of ribosomal DNA clusters and an unprecedented number of microchromosomes in Hymenoptera // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 126. P. 925–935.
- Menezes R.S.T., Carvalho A.F., Silva J.G., Costa M.A., 2011. Molecular characterization of constitutive heterochromatin in three species of *Trypoxylon* (Hymenoptera, Crabronidae, Trypoxylini) by CMA<sub>3</sub>/DAPI staining // *Comp. Cytogenet.* V. 5. № 2. P. 71–80.
- Menezes R.S.T., Bardella V.B., Cabral-de-Mello D.C., Lucena D.A.A., Almeida E.A.B., 2017. Are the TTAGG and TTAGGG telomeric repeats phylogenetically conserved in aculeate Hymenoptera? // *Sci. Nat.* V. 104. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1507-z>
- Menezes R.S.T., Cabral-de-Mello D.C., Milani D., Bardella V.B., Almeida E.A.B., 2021. The relevance of chromosome fissions for major ribosomal DNA dispersion in hymenopteran insects // *J. Evol. Biol.* V. 34. P. 1466–1476.
- Meyne J., Hirai H., Imai H.T., 1995. FISH analysis of the telomere sequences of bulldog ants (*Myrmecia*: Formicidae) // *Chromosoma*. V. 104. P. 14–18.
- Micolino R., Cristiano M.P., Cardoso D.C., 2020. Karyotype and putative chromosomal inversion suggested by integration of cytogenetic and molecular data of the fungus-farming ant *Mycetomoellerius iheringi* Emery, 1888 // *Comp. Cytogenet.* V. 14. № 2. P. 197–210.
- Micolino R., Cristiano M.P., Travenzoli N.M., Lopes D.M., Cardoso D.C., 2019. Chromosomal dynamics in space and time: Evolutionary history of *Mycetophylax* ants across past climatic changes in the Brazilian Atlantic coast // *Sci. Rep.* V. 9. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55135-5>
- Moura M.N., Cardoso D.C., Lima Baldez B.C., Cristiano M.P., 2020. Intraspecific variation in the karyotype length and genome size of fungus-farming ants (genus *Mycetophylax*), with remarks on procedures for the estimation of genome size in the Formicidae by flow cytometry // *PLoS One*. V. 15. № 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237157>
- Naito T., 1982. Chromosome number differentiation in sawflies and its systematic implication (Hymenoptera, Tenthredinidae) // *Kontyû*. V. 50. P. 569–587.
- Naito T., Suzuki H., 1991. Sex determination in the sawfly, *Athalia rosae ruficornis* (Hymenoptera): Occurrence of triploid males // *J. Hered.* V. 82. P. 101–104.
- Nur U., Werren J.H., Eickbush D.G., Burke W.D., Eickbush T.H., 1988. A “selfish” B chromosome that enhances its transmission by eliminating the paternal genome // *Science*. V. 240. P. 512–514.
- Odierna G., Baldanza F., Aprea G., Olmo E., 1993. Occurrence of G-banding in metaphase chromosomes of *En-*

- carsia berlesei* (Hymenoptera: Aphelinidae) // Genome. V. 36. P. 662–667.
- Paladino L.Z.C., Papeschi A., Lanzavecchia S., Cladera J., Bressa M.J., 2013. Cytogenetic characterization of *Dia-chasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid wasp used as a biological control agent // Eur. J. Entomol. V. 110. № 3. P. 401–409.
- Palomeque T., Chica E., Cano M.A., Díaz de la Guardia R., Tinaut A., 1987. Cytogenetic studies in the genera *Pheidole* and *Tetramorium* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) // Caryologia. V. 41. P. 289–298.
- Pereira J.A., Milani D., Ferretti A.B.S.M., Bardella V.B., Cabral-de-Mello D.C., Lopes D.M., 2021a. The extensive amplification of heterochromatin in *Melipona* bees revealed by high throughput genomic and chromosomal analysis // Chromosoma. V. 130. P. 251–262.
- Pereira J.A., Travençoli N.M., Oliveira M.P., de, Werneck H.A., Salomão T.M.F., Lopes D.M., 2021b. Molecular cytogenetics in the study of repetitive sequences helping to understand the evolution of heterochromatin in *Melipona* (Hymenoptera, Meliponini) // Genetica. V. 149. P. 55–62.
- Piccoli M.C.A., Bardella V.B., Cabral-de-Mello D.C., 2018. Repetitive DNAs in *Melipona scutellaris* (Hymenoptera: Apidae: Meliponidae): Chromosomal distribution and test of multiple heterochromatin amplification in the genus // Apidologie. V. 49. P. 497–504.
- Reed K.M., 1993. Cytogenetic analysis of the paternal sex ratio chromosome of *Nasonia vitripennis* // Genome. V. 36. P. 157–161.
- Ross L., Blackmon H., Lorite P., Gokhman V.E., Hardy N.B., 2015. Recombination, chromosome number and eusociality in the Hymenoptera // J. Evol. Biol. V. 28. № 1. P. 105–116.
- Rütten K.B., Pietsch C., Olek K., Neusser M., Beukeboom L.W., Gadau J., 2004. Chromosomal anchoring of linkage groups and identification of wing size QTL using markers and FISH probes derived from microdissected chromosomes in *Nasonia* (Pteromalidae: Hymenoptera) // Cytogenet. Genome Res. V. 105. P. 126–133.
- Sanderson A.R., 1932. The cytology of parthenogenesis in Tenthredinidae // Genetica. V. 14. P. 321–494.
- Sanderson A.R., 1988. Cytological investigation of parthenogenesis in gall wasps (Cynipidae, Hymenoptera) // Genetica. V. 77. P. 189–216.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B., Stauffer C., Christian E., Crozier R.H., 2010. Integrative taxonomy: A multisource approach to exploring biodiversity // Annu. Rev. Entomol. V. 55. P. 421–438.
- Schwander T., Keller L., 2012. Evolution: Sociality as a driver of unorthodox reproduction // Curr. Biol. V. 22. № 13. P. R525–R527.
- Schweizer D., 1976. Reverse fluorescent chromosome banding with chromomycin and DAPI // Chromosoma. V. 58. P. 307–324.
- Seifert B., 2009. Cryptic species in ants (Hymenoptera: Formicidae) revisited: We need a change in the alpha-taxonomic approach // Myrmecol. News. V. 12. P. 149–166.
- Snell G.D., 1935. The determination of sex in *Habrobracon* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 21. P. 446–453.
- Speicher M.R., Carter N.P., 2005. The new cytogenetics: Blurring the boundaries with molecular biology // Nat. Rev. Genet. V. 6. P. 782–792.
- Sumner A.T., 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. Cell. Res. V. 75. P. 304–306.
- Tavares M.G., Teixeira G.A., 2022. Classic and molecular cytogenetic analysis unveils different chromosome rearrangements shaping the karyotype of *Monobia angulosa* Saussure, 1852 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) // Biol. J. Linn. Soc. V. 136. № 1. P. 145–154.
- Thompson M.J., Jiggins C.D., 2014. Supergenes and their role in evolution // Heredity. V. 113. P. 1–8.
- Travençoli N.M., Cardoso D.C., Werneck H.A., Fernandes-Salomão T.M., Tavares M.G., Lopes D.M., 2019a. The evolution of haploid chromosome numbers in Meliponini // PLoS One. V. 14. № 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224463>
- Travençoli N.M., Lima B.A., Cardoso D.C., Dergam J.A., Fernandes-Salomão T.M., Lopes D.M., 2019b. Cytogenetic analysis and chromosomal mapping of repetitive DNA in *Melipona* species (Hymenoptera, Meliponini) // Cytogenet. Genome Res. V. 158. P. 213–224.
- Vugt J.J.F.A., van, Jong H., de, Stouthamer R., 2009. The origin of a selfish B chromosome triggering paternal sex ratio in the parasitoid wasp *Trichogramma kaykai* // Proc. R. Soc. B. V. 276. P. 4149–4154.
- Vugt J.J.F.A., van, Nooijer S., de, Stouthamer R., Jong H., de, 2005. NOR activity and repeat sequences of the paternal sex ratio chromosome of the parasitoid wasp *Trichogramma kaykai* // Chromosoma. V. 114. P. 410–419.
- Wang J., Wurm Y., Nipitwattanaphon M., Riba-Grognuz O., Huang Y.-C., et al., 2013. A Y-like social chromosome causes alternative colony organization in fire ants // Nature. V. 493. P. 664–668.
- Werren J.H., 1991. The paternal-sex-ratio chromosome of *Nasonia* // Am. Nat. V. 137. P. 392–402.
- Westendorff M., 2006. Chromosomes of sawflies (Hymenoptera: Symphyta) – a survey including new data // Recent Sawfly Research: Synthesis and Prospects. Keltorn: Goecke & Evers. P. 39–60.
- Whelden R.M., Haskins C.P., 1953. Cytological and histological studies in the Formicidae. I. Chromosome morphology and the problem of sex determination // Ann. Entomol. Soc. Am. V. 46. P. 579–595.
- Wilgenburg E., van, Driessen G., Beukeboom L.W., 2006. Single locus complementary sex determination in Hymenoptera: an “unitelligent” design // Front. Zool. V. 3. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-3-1>
- Wittmeyer K.T., Oppenheim S.J., Hopper K.R., 2022. Assemblies of the genomes of parasitic wasps using meta-assembly and scaffolding with genetic linkage // Genes Genomes Genet. V. 12. № 1. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab386>
- Zhou Y., Wang Y., Xiong X., Appel A.G., Zhang C., Wang X., 2022. Profiles of telomeric repeats in Insecta reveal diverse forms of telomeric motifs in Hymenopterans // Life Sci. Alliance. V. 5. № 7. <https://doi.org/10.26508/lsa.202101163>

## Chromosome study of the Hymenoptera: History, current state, perspectives

V. E. Gokhman\*

*Lomonosov Moscow State University, Botanical Garden  
Leninskye Gory, 1, Moscow, 119234 Russia*

*\*e-mail: vegokhman@hotmail.com*

Two correlated genetic features are characteristic of the order Hymenoptera, i.e., arrhenotoky and haplodiploidy, but multiple transitions to diploid thelytoky also occurred within this group. Karyotypes of approximately two thousand members of the order are recently known. History of the chromosomal study of the Hymenoptera can be provisionally subdivided into four stages, with approximate borders of the 1930s, 1970s and 2000s between them. Although the development of this study can mainly be explained by the technical progress in preparing and analyzing chromosome preparations, the results obtained with the help of earlier developed methods, also can successfully be used nowadays. In addition to morphometric analysis, a number of differential staining techniques are used to identify particular chromosomes and their segments; these techniques can conditionally be subdivided into two groups, the so-called “traditional” and “modern” ones. First of all, C- and AgNOR-bandings constitute the former methods; these techniques visualize heterochromatic segments and nucleolus organizing regions respectively. Moreover, modern methods are also widely used at present for studying parasitoid karyotypes. These techniques include use of fluorescent dyes (fluorochromes), especially those specifically staining AT- and GC-rich chromosome segments. Fluorescence *in situ* hybridization (FISH) is a very important method of physical mapping of DNA sequences on chromosomes. Immunocytochemical techniques can be of use to study chemical content and structure of chromosomes; these methods involve use of specific fluorochrome-conjugated antibodies. Nowadays, taxonomic significance of karyotypic study of the order Hymenoptera substantially increases, especially within the framework of the so-called integrative taxonomy, aimed for recognition, delimitation and description of closely related species. Furthermore, a combined use of classical and molecular methods has very good perspectives. Knowledge of hymenopteran phylogeny is necessary for identifying pathways of karyotype evolution of the order, but at least in some cases chromosome characters can be considered as synapomorphies defining different lineages. Karyotypic research also has very important implications for genetic studies of Hymenoptera. The chromosome number equals the number of linkage groups within the genome, but it also can be used as a proxy to the level of genetic recombination, especially in the context of big data approach. In addition, significance of physical mapping of DNA sequences increases in the light of the modern efforts in genome sequencing. FISH is most often used for mapping repetitive sequences, including ribosomal DNA, microsatellites and telomeric segments. Nevertheless, this technique could be useful for mapping unique sequences as well. In the order Hymenoptera, FISH is also successfully used together with chromosome microdissection for identifying particular chromosomes and/or chromosome segments, as well as various chromosomal rearrangements. In addition, chromosomal analysis can reveal the so-called supergenes, i.e., inverted chromosome segments, which accumulate genetic differences. Finally, immunocytochemical techniques can map distribution of various chemical compounds along the chromosomes, including identification of the degree of methylation of the chromosomal DNA.

УДК 575.83

## ВКЛАД ГЕНОВ И СИМБИОТИЧЕСКОЙ МИКРОБИОТЫ В УВЕЛИЧЕНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ МУХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*, ОТБИРАЕМЫХ НА ПОЗДНЕЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

© 2022 г. Е. Ю. Яковлева<sup>1, \*</sup>, Д. С. Мерзликин<sup>1</sup>, А. Е. Завьялов<sup>1</sup>, А. А. Маслов<sup>1</sup>,  
Е. А. Миронова<sup>1</sup>, А. В. Марков<sup>1, 2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия

<sup>2</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
ул. Профсоюзная, 123, Москва, 117997 Россия

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

\*\*E-mail: markov\_a@inbox.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 03.07.2022 г.

Принята к публикации 08.07.2022 г.

*Drosophila melanogaster* – удобный модельный организм для изучения факторов, влияющих на продолжительность жизни (ПЖ) и другие параметры жизненного цикла. В настоящей работе мы протестировали мух из разных лабораторных линий, в том числе подвергающихся искусственному отбору на позднее размножение, и показали, что эволюционные изменения ПЖ могут быть связаны не только с изменениями генофонда подопытной линии дрозофил. Вопреки ожиданиям, вклад генетической составляющей в увеличение ПЖ мух под действием отбора на позднее размножение, по-видимому, относительно невелик. Его сложно выделить в чистом виде, так как он маскируется влиянием других факторов, прежде всего симбиотической микробиоты. Полученные результаты согласуются с предположением о том, что различия по ПЖ между линиями дрозофил, содержащимися в разных условиях, могут в значительной степени определяться компонентами их микробиоты. Отбор дрозофил на позднее размножение (равно как и другие средовые воздействия) может влиять на ПЖ мух не только “напрямую”, т.е. через эволюционные изменения генофонда подопытной линии насекомых, но и опосредованно – через изменения микробиоты. Данный пример иллюстрирует “хологеномную теорию эволюции”, показывая, что единицей отбора в ряде случаев корректнее считать не индивидуальный организм, а холобионт, т.е. комплекс, включающий макроорганизм и ассоциированную с ним микробиоту.

DOI: 10.31857/S004445962204008X

Дрозофилы – классический модельный объект в экспериментальной и теоретической геронтологии. Лабораторные популяции мух *Drosophila melanogaster* широко используются для изучения факторов, влияющих на параметры жизненного цикла (life history traits), такие как средняя или медианная продолжительность жизни (ПЖ), темпы старения (возрастная динамика смертности, о которой можно судить по форме кривых выживания) и возрастная динамика плодовитости (Pearl, Parker, 1922; Rose, 1984; Stearns et al., 2000; He, Jansper, 2014; Piper, Partridge, 2018).

Параметры жизненного цикла подвержены наследственной изменчивости, т.е. наблюдаемая изменчивость по этим параметрам (как в природных популяциях, так и в лабораторных линиях) отчасти объясняется генетическими различиями между особями. Благодаря этому параметры жиз-

ненного цикла могут эволюционировать под действием отбора. Одним из классических подходов к изучению эволюционно-генетических основ ПЖ и других параметров жизненного цикла являются эксперименты по искусственному отбору.

Так, в ряде экспериментов изучалось действие искусственного отбора на позднее и раннее размножение. Длительный эксперимент на лабораторных линиях *D. melanogaster* был поставлен Розом и его коллегами в 1975 г. (Rose, Charlesworth, 1981a). ПЖ и возрастная динамика плодовитости сравнивались у дрозофил, которые в течение 180 поколений жили в режиме 14-дневного жизненного цикла (такой режим ведет к отбору на быстрое развитие и раннее размножение), и у мух из произведенных от них линий, которые в течение двух лет подвергались отбору на позднее размножение (возраст имаго, допущенных к репродук-

ции, постепенно увеличивали от 28 до 70 сут). Отбор на позднее размножение привел к значимому росту средней ПЖ (с 33 до почти 43 сут у самок и с 38 до 44 сут для самцов), а максимум плодовитости самок сдвинулся на более поздний возраст (Rose, 1984). В другом подобном эксперименте отбор на позднее размножение привел к еще более впечатляющим результатам, увеличив среднюю ПЖ с 35 до 70 сут за 21 поколение (Luckinbill, Clare, 1985). Исследование по отбору самцов *D. melanogaster* на отсроченное старение показало, что такие самцы характеризуются повышенной защищенностью сперматозоидов от влияния семенной жидкости других самцов, а угнетения репродуктивной функции в раннем возрасте обнаружено не было (Service, Fales, 1993) (такого угнетения можно было ожидать в соответствии с идеей Уильямса (Williams, 1957) об антагонистической плейотропии генов, контролирующей баланс ресурсов организма, направляемых на размножение и жизнеобеспечение в разных возрастах).

В ряде экспериментов было показано, что отбор на позднее размножение увеличивает ПЖ дрозофил, повышает плодовитость самок в позднем возрасте и продлевает репродуктивный период, но при этом, в соответствии с упомянутой выше идеей Уильямса, снижает плодовитость в молодом возрасте и средний темп откладки яиц (mean egg-laying rate) (Rose, Charlesworth, 1981b). Отбор на раннее размножение в аналогичных экспериментах приводит лишь к росту плодовитости в молодом возрасте, но, по-видимому, не влияет на ПЖ (Rose, Charlesworth, 1981b; Luckinbill et al., 1984; Partridge et al., 1999).

Результаты подобных экспериментов традиционно интерпретируются в классическом эволюционном духе как следствие изменений генофонда подопытных линий дрозофил под действием отбора. Однако есть и другая точка зрения, согласно которой следует проявлять большую осторожность при интерпретации наблюдаемых результатов отбора на позднее или раннее размножение и не приписывать их “по умолчанию” изменениям генофонда подопытных линий, поскольку другие факторы тоже могут на них влиять (Varet et al., 1996; Arora et al., 2020). Результаты, полученные в наших экспериментах, заставляют прислушаться к данному мнению.

Факторы, влияющие на параметры жизненного цикла дрозофил, многообразны. В ходе эволюционных экспериментов на параметры жизненного цикла могут влиять, помимо генетических изменений, различные абиотические, трофические и социальные факторы, а также состав и структура ассоциированной микробиоты. Рассмотрим каждый из факторов подробнее.

**Внешние абиотические и трофические факторы:** температура, световой режим, влажность, диета.

ПЖ мух может значительно варьировать под влиянием абиотических факторов среды. Так, показано, что ПЖ сокращается при увеличении температуры (Miquel et al., 1976; Бычкова и др., 2017). Также выявлено, что ПЖ сокращается при увеличении светового дня, что может быть связано с продлением ежесуточного периода активности (Москалев и др., 2006). Влияние на ПЖ оказывает состав корма. Например, даже умеренная концентрация поваренной соли (2–4%) в корме вызывает повышенную смертность *D. melanogaster* (Te Velde et al., 1988; Stergiopoulos et al., 2009), однако дрозофилы способны за несколько десятков поколений адаптироваться к соленому кормовому субстрату, что ведет к снижению смертности (Марков и др., 2015; Дмитриева и др., 2016; Панченко и др., 2017; Dmitrieva et al., 2019). Также показано, что диета с высоким содержанием жиров или сахара приводит к ожирению и снижению ПЖ (Gáliková, Klepsatel, 2018).

**Социальные факторы:** связанные с плотностью популяции (например, с плотностью личинок в кормовом субстрате), а также с индивидуальными взаимодействиями между особями (прежде всего это относится к половому поведению). Показано, что высокая плотность личинок ведет к росту средней ПЖ у имаго *D. melanogaster*, причем этот эффект может проявляться и как модификационная изменчивость в пределах нормы реакции (фенотипическая пластичность), и как устойчивый эволюционный результат адаптации к развитию в условиях высокой плотности личинок (Shenoj et al., 2016). Другие исследования показывают, что при повышенной плотности личинок происходит увеличение ПЖ мух, вышедших из куколок на 8–9-е сутки после откладки яиц, в сравнении с контрольной группой, чьи личинки развивались при нормальной плотности (примерно четыре яйца на квадратный сантиметр (Miller, Thomas, 1958)). У мух, вышедших из куколок позднее, не наблюдается значимых различий по ПЖ в сравнении с контрольной группой (Вайсерман и др., 2017). Конфликт полов, проявляющийся в различных стратегиях полового поведения, также может влиять на ПЖ, как напрямую, через социальное взаимодействие особей, так и косвенно, за счет генов, ассоциированных как со старением, так и с половым поведением. Например, показано, что агрессивные ухаживания и конкуренция между самцами негативно сказываются на ПЖ самок и способствуют их ускоренному репродуктивному старению (Carazo et al., 2014). В репродуктивной борьбе между самцами, проявляющейся в уничтожении или удалении чужих сперматозоидов, принимают участие продукты клеток придаточной железы (accessory gland). Показано негативное воздействие этих продуктов на самок и сокращение их ПЖ при повышенной частоте спариваний (Chapman et al.,

1995; Sirot et al., 2011; Billeter et al., 2018). Самки генетически различаются по устойчивости к этому негативному воздействию со стороны самцов, а самцы, в свою очередь, генетически различаются по силе этого воздействия (Friberg, 2005).

**Факторы, связанные с микробиотой.** Важнейшими компонентами микробиоты дрозофил являются бактерии и дрожжи, переносимые мухами в кишечнике и на поверхности тела (Broderick, Lemaitre, 2012; Erkosar et al., 2013; Trinder et al., 2017; Douglas, 2018). Показано, что симбиотические микробы важны не только для питания (микроорганизмы могут служить непосредственным источником пищи и влиять на эффективность использования питательных веществ, содержащихся в кормовом субстрате) (Cooper, 1960; Ridley et al., 2012), но и оказывают многоплановое влияние на иммунитет, темпы личиночного развития, выживаемость (Chippindale et al., 1993; Brummel et al., 2004; Ryu et al., 2010; Blum et al., 2013; Martino et al., 2017) и даже на поведение (Schretter et al., 2018), в том числе при выборе брачного партнера (Markov et al., 2009; Sharon et al., 2010; Leftwich et al., 2018). Микробиота влияет на параметры жизненного цикла макроорганизма-хозяина (Maynard, Weinkove, 2018), и мухи не исключение (Arora et al., 2020). Еще в 1927 г. Штейнфельд выяснил, что дрозофилы, пищеварительный тракт которых лишен микробиоты, живут дольше, чем контрольные мухи (цит. по: Gould et al., 2018). В 2015 г. Кларк с соавторами (Clark et al., 2015) показали, что изменения в микробиоте предсказывают возникновение дисфункции кишечного барьера у пожилых дрозофил, приводя к гибели. В исследовании Гульда и коллег (Gould et al., 2018) показано, что лабораторные дрозофилы, лишённые характерной для их кишечника (стабильно поддерживающейся) бактериальной микробиоты, живут значимо дольше, чем мухи, содержащиеся при тестировании на субстрате, засеянном некоторыми видами этих бактерий или разными их комбинациями. Однако плодовитость самок с более низкой ПЖ выше, чем у “долгожительниц”, так что итоговая приспособленность оказывается примерно одинаковой у долгоживущих безмикробных самок и короткоживущих самок с нормальной микробиотой (или ее компонентами). Уолтерс с соавторами (Walters et al., 2020) показал, что та же закономерность наблюдается и у диких дрозофил (выловленных в природе и протестированных в лаборатории).

В данном исследовании мы провели отбор дрозофил на позднее размножение. Обнаружив значимое увеличение ПЖ в отбираемой линии по сравнению с предковой линией, содержащейся в стандартных условиях и не подвергавшейся искусственному отбору (эксперимент № 1), мы попытались оценить относительный вклад генети-

ческих, социальных и микробиотических факторов в наблюдаемые различия по ПЖ. Для этого мы сравнили ПЖ самцов и самок мух из трех линий (опытной и двух контрольных, различающихся по условиям содержания и ПЖ) при совместном проживании с самками и самцами из той же самой или другой линии, в разных комбинациях (эксперимент № 2). Этот опыт показал, что наблюдаемое увеличение ПЖ у мух, отбираемых на позднее размножение, по сравнению с предковой линией, невозможно объяснить одними лишь генетическими факторами, и что социальные и (или) микробиотические факторы, по-видимому, вносят существенный вклад в наблюдаемые различия по ПЖ. Прямая экспериментальная оценка влияния перечисленных факторов на изменчивость параметров жизненного цикла дрозофил затрудняется тем, что эффекты разных факторов могут быть сложным образом переплетены, и во многих случаях их трудно отделить друг от друга. В связи с этим мы провели еще один эксперимент (№ 3), в котором, манипулируя микробным населением дрозофил и их кормовой среды, более прицельно охарактеризовали роль микробиоты в изменении ПЖ под действием отбора.

Полученные результаты согласуются с хологенной теорией эволюции и показывают, что изменение ПЖ в результате отбора на долголетие может происходить не только и не столько за счет изменений в генофонде подопытной популяции макроорганизмов (как предполагают классические эволюционные модели), сколько за счет изменений микробиоты, которая также подвергается отбору и может существенно влиять на ПЖ хозяина. Таким образом, мы показали, что эволюционные изменения существенных фенотипических признаков макроорганизма, таких как его ПЖ, может происходить за счет изменений “хологена”. Этот новый результат отличает настоящее исследование от других работ, в которых также велся отбор дрозофил на продление жизни.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 1. Подопытные линии мух

Исходная популяция *D. melanogaster* получена в сентябре 2014 г. от 30 диких особей, пойманных на юго-западе г. Москвы (Марков и др., 2015). До января 2015 г. популяция культивировалась на благоприятной (нормальной) кормовой среде (обозначается Н). Затем из этой популяции были произведены различные подопытные линии. Мухи содержались при температуре 22–25°C и естественном освещении в боксах из оргстекла (Яковлева et al., 2016). Корм, в зависимости от линии, подавался в пробирках или чашках Петри, также в каждом боксе находилась поилка — небольшая емкость со смоченной ватой. В настоящем исследовании

довании использовались следующие линии дрозофил:

**Линия Мн** – контрольная линия, культивируемая с 2015 г. в боксах на стандартной кормовой среде Н (60 г инактивированных дрожжей, 35 г манной крупы, 50 г сахара, 45 г измельченного изюма, 8 г агара, 2 г пропионовой кислоты на 1 л корма) и не подвергавшаяся искусственному отбору.

**Линия Мбд** – “бездрожжевые” мухи, популяция, произведенная от Мн в ноябре 2018 г. и культивируемая на субстрате Н с добавлением антигрибкового препарата нистатина из расчета 1 таблетка (25 г, 500 000 ЕД) на 0.5 л корма Н.

Линиям Мн и Мбд корм подавался в 12 открытых цилиндрических стеклянных пробирках диаметром 22 мм и высотой 100 мм, содержащих по 10 мл корма. Еженедельно в бокс добавлялись четыре пробирки со свежим кормом и удалялись четыре пробирки, простоявшие в боксе три недели.

**Линия Ма** – популяция мух, отбираемых на позднее размножение, получена в начале 2018 г. от мух из линии Мн в возрасте 80–83 дней (под “возрастом” здесь и далее понимается время с момента выхода мухи из куколки). Линия Ма представляет собой последовательно сменяющие друг друга когорты, т.е. популяции мух примерно одного возраста, полученные от когорты предыдущего поколения в возрасте от 72 до 85 дней. Линия культивировалась на корме Н, корм подавался в трех чашках Петри диаметром 35 мм и заменялся на новый каждые три дня.

### *2. Эксперимент № 1: предварительное тестирование результатов отбора на позднее размножение (далее Предварительный эксперимент)*

Чтобы оценить эффективность проведенного отбора на позднее размножение, потомки мух из линии Ма и предковой к ней линии Мн одновременно тестировались на ПЖ. Для тестирования в линии Ма брались потомки не старых родителей, а родителей в возрасте 14–17 дней. Яйца для получения тестируемой когорты линии Мн были собраны в популяционном боксе, в котором обитают мухи разных возрастов, поэтому возраст родителей не отслеживался. Однако ранее нами было показано, что пик плодовитости самок в линии Мн приходится на возраст 2–4 недели, поэтому можно считать, что в данном эксперименте участвовали мухи, полученные от родителей сопоставимого возраста, и такой фактор, как возраст родителей, вряд ли мог сильно повлиять на результаты тестирования (Yakovleva et al., 2016; Gorshkova et al., 2019).

Все мухи в течение одного поколения перед тестированием выращивались в одинаковых усло-

виях: в стандартных пробирках с кормом Н, закрытых ватными пробками. Это делалось для снятия прямого влияния условий содержания и возможных материнских эффектов на параметры жизненного цикла (Mousseau et al., 2009; Марков и др., 2015).

Тестирование на ПЖ проводилось следующим образом. Мухи, вышедшие из куколок в течение трех дней (за это время удавалось накопить достаточное количество мух для тестирования), выпускались в такой же бокс, как и те, в которых содержатся исходные линии. “Датой рождения” тестируемых мух условно считали второй день трехдневного интервала. Все тестируемые когорты подготавливались и выпускались в боксы одновременно, чтобы случайные флуктуации неконтролируемых факторов среды действовали синхронно на все тестируемые линии.

В тесте использовалось два бокса: с мухами Ма (122 особи) и мухами Мн (135 особей). Самцы и самки содержались вместе на протяжении всего теста. Тестирование проводилось на корме Н. Корм подавался в боксы в чашках Петри диаметром 35 мм и высотой 7 мм и заменялся каждые три дня в вечернее время. Поилка заменялась каждые две недели. Ежедневно производился учет погибших мух, вплоть до гибели последней особи. Мертвые мухи удалялись из бокса, после чего у них определялся пол.

### *3. Эксперимент № 2: оценка влияния социальных и микробиотических факторов на ПЖ дрозофил в опыте с совместным проживанием мух из разных линий (далее Эксперимент на совместное проживание)*

Обнаружив в предварительном эксперименте значительные различия по ПЖ между контрольной (Мн) и экспериментальной (Ма) линиями мух, мы поставили задачу выяснить, обусловлено ли это только генетическими факторами (связанными с отбором аллелей генов, ассоциированных с долголетием), которые исторически предполагаются в таких случаях по умолчанию, или вклад иных факторов также присутствует. Тестирование мух в одинаковых условиях, одновременно и на одинаковом корме позволило нивелировать разнонаправленное влияние абиотических и трофических факторов на ПЖ. Для детекции влияния социального (связанного с половым поведением) и микробиотического факторов, наряду с генетическим, мы сравнили ПЖ мух из трех лабораторных линий единого происхождения, но с разной историей культивирования и искусственного отбора. Причем тестировали мух при совместном проживании с особями противоположного пола либо из той же самой (“своей”), либо из другой (“чужой”) линии.

В эксперименте использовались мухи из линий Мн, Ма и Мбд. Тестировалось шесть вариантов совместного проживания: самцы Мн с самками Мн (♂Мн♀Мн), ♂Мн♀Мбд, ♂Мбд♀Мн, ♂Ма♀Ма, ♂Ма♀Мбд, ♂Мбд♀Ма.

Мухи готовились к тестированию так же, как в предварительном эксперименте. В каждый бокс выпускалось от 86 до 101 самки и от 64 до 80 самцов в зависимости от имеющегося количества особей, выращенных в стандартных условиях. Тестирование проводилось на корме Н. Корм помещался в боксы в чашках Петри диаметром 35 мм и высотой 7 мм и заменялся каждые три дня в вечернее время. Ежедневно производился учет погибших мух, вплоть до гибели последней мухи. Поилка заменялась каждые две недели.

Вариант теста ♂Мбд♀Мбд не рассматривался, так как в эксперименте не ставилась задача измерить ПЖ мух из линии Мбд. Данная линия использовалась лишь в качестве вспомогательной, чтобы оценить ПЖ самцов и самок Мн и Ма при совместном проживании со “своими” и “чужими” партнерами.

Ожидаемые эффекты социальных, микробиотических и генетических факторов были следующими:

1) В случае значительной роли **социальных факторов** (таких как различия между линиями по степени агрессивности мужской конкуренции и ухаживания) мы ожидали увидеть, что самки из одной и той же линии будут демонстрировать разную ПЖ при совместном проживании с разными самцами. Влияние самок на ПЖ самцов представляется менее вероятным, однако дизайн эксперимента позволяет выявить и его тоже: в этом случае самцы из одной и той же линии будут демонстрировать разную ПЖ при совместном проживании с разными самками.

2) В случае значительной роли **микробиоты**, учитывая ее потенциальную заразность (горизонтальную передачу), мы ожидали увидеть сильное и однотипное (однонаправленное) влияние партнеров обоего пола из определенной линии на ПЖ как самцов, так и самок из другой линии. Например, если у линии X присутствует микробиота, негативно влияющая на ПЖ, то можно ожидать, что мухи обоего пола из других линий будут жить меньше, если их партнерами являются мухи из линии X.

3) Если наследственная изменчивость по ПЖ в исходной природной популяции была высока, то отбор на долголетие (позднее размножение) должен оказаться эффективным, что соответствует значительной роли **генетических факторов**. В этом случае мы ожидаем увидеть, что у самцов и самок из линии, отбираемой на долголетие, средняя ПЖ окажется значительно больше, чем в двух

других линиях, не подвергавшихся искусственному отбору.

#### 4. Эксперимент № 3: оценка ПЖ самок с обедненной собственной микробиотой в присутствии микробиоты Ма или Мн (далее Эксперимент на самках)

Эксперимент нацелен на проверку влияния микробиоты мух Ма и Мн на ПЖ самок из линий Ма, Мн и Мбд. В данном случае тестировались мухи только одного пола (самки), чтобы нивелировать влияние на ПЖ социальных факторов, связанных с половым поведением и конфликтом полов.

В работе А.С. Дмитриевой и соавторов (2021) было показано, что самая богатая микробиота характерна для дрозофил в возрасте около недели, тогда как у мух, только что вышедших из куколки, микробиота резко обеднена. Иными словами, из куколки выходит муха почти без микробов и приобретает свою микробиоту в процессе жизни на освоенном другими мухами субстрате. Эти данные определили дизайн эксперимента: процесс получения мух с обедненной микробиотой и дальнейшее содержание их в присутствии мух-доноров тестируемой микробиоты.

В эксперименте использовались мухи из линий Ма и Мн в качестве доноров микробиоты и когорты мух с обедненной микробиотой из линий Ма, Мн и Мбд в качестве акцепторов микробиоты. Мухи-доноры выращивались на корме Н и содержались до 7-дневного возраста в исходных пробирках с кормом, освоенным мухами из их линии. Далее в линиях мух-доноров были отобраны самки, для маркировки им были отрезаны кончики крыльев. По 20–25 мух-доноров были за четыре дня до тестирования экспериментальных когорт выпущены в боксы для распространения соответствующей микробиоты.

Для получения экспериментальных когорт мух-акцепторов микробиоты, чья ПЖ измерялась в эксперименте, пробирки со стандартным субстратом Н помещались в соответствующие популяционные боксы с линиями Ма, Мн и Мбд на три дня, в течение которых мухи могли откладывать в эти пробирки яйца. Еще через три дня в пробирки были вертикально помещены плашки из плотного картона. После того, как на плашках оуклилось достаточное число личинок (это заняло еще три дня), плашки были перенесены в пробирки с кормом Н с добавлением фунгицидного препарата нистатина и антибиотика сульфадиметоксина, что должно было затормозить развитие микробиоты на корме в то время, пока мухи завершают метаморфоз и выходят из куколок. Такая процедура потребовалась, чтобы минимизировать контакт выплывающихся мух с субстра-

тами, заселенными микробами, и, таким образом, получить мух с сильно обедненной микробиотой.

В течение трех дней после выхода из куколки первого имаго мухи накапливались в пробирке в нужном количестве для эксперимента, далее были отобраны только самки. Они помещались в заранее приготовленные и засеянные микробиотой (с помощью мух-доноров) боксы для тестирования по 100–110 особей.

В тестировании использовалось семь боксов: когорта самок Ма с обедненной микробиотой и самки с обрезанными крыльями, распространяющие микробиоту Ма (Ма/Ма), аналогично Мбд/Ма, Мн/Ма, Ма/Мн, Мбд/Мн, Мн/Мн и Мбд/Мбд. Вариант Мбд/Мбд – контроль, в качестве мух-доноров использовались мухи из популяционного бокса.

Корм Н подавался в двух чашках Петри диаметром 35 мм и высотой 7 мм, каждые два дня из бокса вынималась чашка с четырехдневным кормом и заменялась на новую, чтобы постоянно поддерживать источник микробиоты в боксе. Пиелка заменялась каждые две недели. Подсчет умерших мух проводился ежедневно вплоть до гибели последней мухи. С помощью бинокуляра определялось состояние крыльев и, соответственно, устанавливалось, умерла ли тестируемая муха-акцептор или муха-донор. Для дальнейшего анализа использовались только данные по мухам-акцепторам (ПЖ мух, которые были донорами микробиоты, не анализировались).

### 5. Статистическая обработка данных

Данные по возрастной динамике смертности представлены в виде кривых выживания – графиков, на которых по горизонтальной оси откладывается возраст имаго (от момента выхода из куколки), а по вертикальной – процент особей, доживших до данного возраста (рис. 1–3). По данным о ПЖ рассчитывали среднюю ПЖ, медианную ПЖ (Me) и ПЖ 25, 75 и 95% мух в когорте (Q1, Q3 и Qmax соответственно, так как ПЖ 95% мух в когорте нередко используют в качестве оценки максимальной ПЖ), а также стандартное отклонение (SD), коэффициент вариации (CV) и квартильный коэффициент вариации (quartile coefficient of dispersion, QCD)  $((Q3 - Q1)/2Me) \times 100\%$  (Francis, 2008) в каждой из подопытных линий, для каждого из полов в отдельности.

Сопоставление кривых выживания проводили на основе логарифмического рангового критерия (log-rank test, для краткости тоже будем называть его логранговым критерием) – статистического метода для оценки различий по уровню выживаемости в двух и более независимых группах организмов. Логранговый критерий – непараметрический, а значит, не подразумевает никаких предположений о распределении данных, поэтому нормальное распределение данных не требуется и

не проверялось. Кроме того, критерий является ранговым, в связи с этим некорректно на его основании говорить, что в изучаемых когортах различается (или не различается) средняя или медианная ПЖ, правильнее делать вывод в целом, различается ли ПЖ в двух когортах. Выживаемость особей в когорте изображается с помощью кривых выживания (см. выше), поэтому критерий можно интерпретировать как способ сравнения кривых выживания (Peto et al., 1977; Clark et al., 2003). В случае множественных сравнений (Multiple comparisons problem) результаты логрангового критерия были скорректированы путем введения поправки Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995; R Core Team, 2015). Результаты попарных сравнений и *p*-уровень значимости представлены далее в таблицах, значимыми считались отличия при скорректированном *p*-значении меньше 5%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### 1. Предварительный эксперимент по тестированию результатов отбора на позднее размножение. Сопоставление ПЖ мух в контрольной линии (Мн) и линии, отбираемой на позднее размножение (Ма)

В табл. 1 и на рис. 1 приведены параметры жизненного цикла когорт мух из линий Мн и Ма. Медианная ПЖ самок из линии Ма составила 98 сут против 44 сут для самок из линии Мн, для самцов те же показатели составили 93 и 61 сут соответственно. Согласно логранговому тесту, различия по ПЖ между линиями значимы как для самцов, так и для самок ( $p < 0.001$ ). Поскольку мухи из линии Ма произошли от мух из линии Мн путем отбора на позднее размножение, можно предположить, что значимые различия по ПЖ – результат отбора. Следующие эксперименты призваны прояснить, какие именно факторы повлияли на изменение ПЖ мух в линии Ма.

### 2. Оценка ПЖ дрозофил в эксперименте на совместное проживание

В табл. 2 и на рис. 2 приведены параметры жизненного цикла когорт мух из линий Мн и Ма, живших с партнерами из своей линии или из чужой для них обеих линий Мбд. В табл. 3 представлены попарные сравнения ПЖ дрозофил из различных вариантов теста.

У мух из линии Мн в зависимости от пола и партнеров медианная ПЖ составила от 40 до 46 сут, у мух Ма – от 93 до 114 сут. Таким образом, мухи из линии Ма прожили в 2–2.5 раза дольше мух из линии Мн, являющейся для них предковой (табл. 2; табл. 3, сравнения 1–2). Данный результат согласуется с результатами предварительного эксперимента (табл. 1). Заметим, что сопоставлять значения

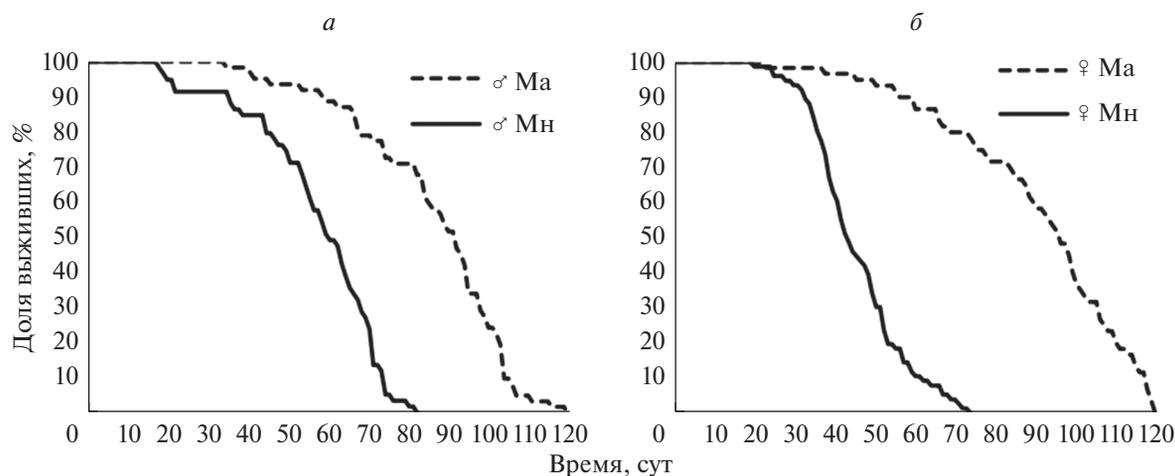


Рис. 1. Кривые выживания для самцов (а) и самок (б) из линий Ма и Мн из предварительного эксперимента.

ПЖ мух в тестах, проведенных в разное время, не вполне корректно, так как на ПЖ мух могут влиять неконтролируемые абиотические факторы (например, атмосферное давление) – проблема, которая снимается при одновременном тестировании.

Самцы и самки мух из линии Мбд, жившие с линией Мн, имели медианную ПЖ 40 и 53 сут, с линией Ма – 88 и 100 сут. Таким образом, медианная ПЖ одной и той же линии (Мбд) различается в 2–2.5 раза в зависимости от того, с какой из линий мух (Мн или Ма) она сожительствовала (табл. 2). Мухи из линии Мбд при совместном проживании с короткоживущими мухами Мн прожили намного меньше, чем в случае совместного проживания с долгоживущими мухами Ма.

Не наблюдается значимой разницы по ПЖ между самками и самцами ни в линии Мн, ни в линии Ма, когда мухи живут с партнерами из своей линии. Также нет значимых различий по ПЖ между самками и самцами в боксах ♂Мн♀Мбд и ♂Мбд♀Мн, но мухи из линии Ма живут достоверно дольше своих партнеров из линии Мбд в вариантах теста ♂Ма♀Мбд и ♂Мбд♀Ма (табл. 3, сравнения 3–8).

*2.1. Влияние социальных факторов: зависит ли ПЖ самцов и самок Ма и Мн от совместного проживания с партнерами из своей или чужой линии?*

Чтобы понять, как влияют партнеры противоположного пола на ПЖ тестируемых мух, мы провели попарные сравнения ПЖ для самцов и са-

Таблица 1. Параметры жизненного цикла когорт мух из предварительного эксперимента

Показатель, сут	♂Ма♀Ма		♂Мн♀Мн	
	♂	♀	♂	♀
Средняя ПЖ	87.2	92.5	58.0	46.3
SD	19.3	23.1	16.2	11.8
CV	22.1	25.0	28.0	25.6
Q1	75	78.5	50.5	38
Me	93	98	61	44
Q3	101	109.3	71	53
Qmax	108	121	75.2	68.5
QCD	14.0	15.7	16.8	17.0

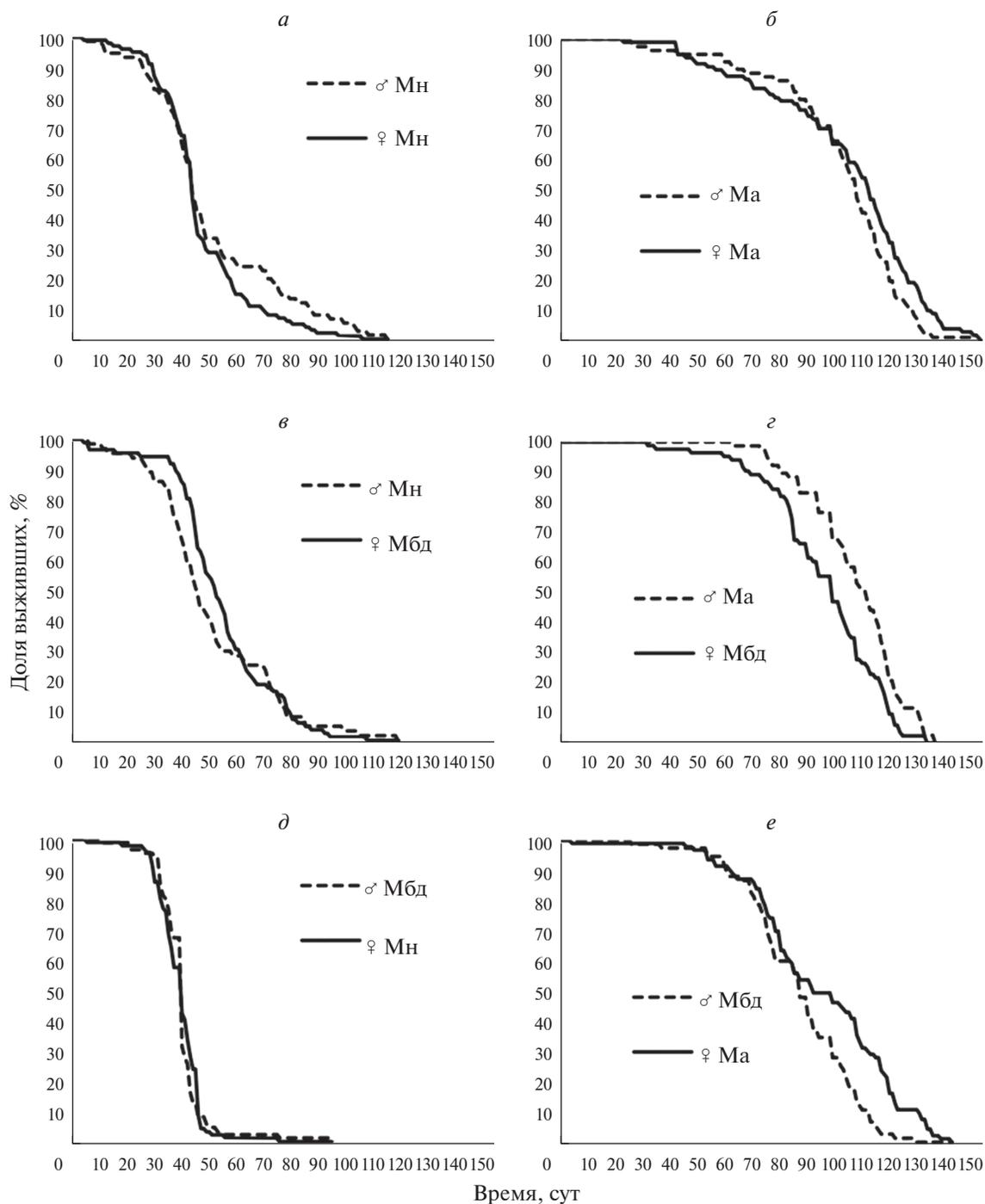


Рис. 2. Кривые выживания мух в шести вариантах эксперимента на совместное проживание.

мок из линий Ма и Мн, живущих с партнерами из своей и чужой линии (в роли чужой линии выступала линия Мбд). Из табл. 3 (сравнения 9–12) видно, что ПЖ самцов из обеих линий мало зависит от того, с самками из какой линии они живут. Однако самки из линий Ма и Мн со своими сам-

цами живут значительно дольше, чем с чужими. Медианная ПЖ самок из линии Мн сократилась на 9% в результате жизни с самцами из линии Мбд (с 44 до 40 сут), а медианная ПЖ самок из линии Ма в тех же условиях сократилась на 18% (со 114 до 93 сут). Таким образом, жизнь с чужими сам-

**Таблица 2.** Параметры жизненного цикла 12 когорт мух, тестируемых на совместное проживание

Показатель, сут	♂Мн♀Мн		♂Мн♀Мбд		♂Мбд♀Мн		♂Ма♀Ма		♂Ма♀Мбд		♂Мбд♀Ма	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Средняя ПЖ	50.8	47.0	51.3	54.7	39.8	39.1	103.9	106.1	109.0	97.6	87.8	95.8
SD	24.2	17.2	22.2	18.7	9.7	8.4	24.8	29.1	17.2	20.9	20.0	26.4
CV	47.6	36.6	43.2	34.1	24.3	21.4	23.8	27.4	15.8	21.5	22.8	27.6
Q1	37.5	38	37.75	45	36	35	94.5	91.5	100	85.5	75.5	77
Me	44	44	46	53	40	40	109	114	113	100	88	93
Q3	60.5	55	66.5	63.8	42.8	44	121	125.8	121	113.5	103.5	118
Qmax	101.2	81	86	85.3	50.5	47	132.1	141	134	124.8	116.3	135
QCD	26.1	19.3	31.3	17.7	8.4	11.3	12.2	15.0	9.3	14.0	15.9	22.0

цами сокращает продолжительность жизни самок, в то время как сожительство с чужими самками не влияет значимо на ПЖ самцов.

### 2.2. Влияние микробиоты: зависит ли ПЖ мух из линии Мбд от того, с какой из двух других линий (Ма или Мн) они проживают вместе?

Микробиота у дрозофил передается как вертикально (от родителей к потомкам), так и горизонтально. Происходит это через субстрат, на котором питаются мухи и на который они откладывают яйца. Логично предположить, что если мухи из разных линий живут вместе, то их микробиота смешивается. Из табл. 3 (сравнения 13–14) видно, что самцы из бокса ♂Мбд♀Мн живут в 2.2 раза меньше, чем самцы из бокса ♂Мбд♀Ма (40 сут против 88 сут). Как отмечалось выше, поведение самок вряд ли сильно влияет на ПЖ самцов, поэтому наблюдаемый эффект логичнее отнести на счет микробиоты. Та же закономерность верна и для самок Мбд: ПЖ самок Мбд, живущих с самцами Мн, почти в 2 раза меньше, чем ПЖ самок Мбд, живущих с самцами Ма (53 против 100 сут). Хотя поведение самцов может влиять на ПЖ самок, в данном случае, вероятнее всего, ведущую роль играют микробиотические факторы.

Эти результаты согласуются с предположением о том, что либо микробиота Мн сокращает ПЖ мух, либо микробиота Ма – продлевает ее (для выбора одного из этих вариантов нужны дополнительные данные). Получается, что мухи из линии Мбд как бы перенимают ПЖ у мух из линии, с которой живут – ПЖ оказалась “заразным” признаком. Однако микробиота Мбд, скорее всего, не влияет на ПЖ дрозофил, поскольку ПЖ самцов Мн в присутствии своих самок и самок Мбд различает-

ся не значимо (сравнение 9); так же и ПЖ самцов Ма в присутствии своих самок и самок Мбд различается не значимо (сравнение 11).

### 2.3. Вклад генетических изменений, обусловленных отбором на долголетие, в продление жизни мух из линии Ма

Сравнения 1 и 2 в табл. 3 (как и результаты предварительного эксперимента, табл. 1) свидетельствуют о наличии значимых различий по ПЖ между самцами линий Ма и Мн и между самками линий Ма и Мн. Чтобы исключить влияние поведения и микробиоты полового партнера на ПЖ мух, сравним ПЖ самцов Мн и Ма, живущих с самками Мбд (исключено возможное влияние самок на ПЖ самцов) и ПЖ самок Мн и Ма, живущих с самцами Мбд (исключено возможное влияние различий микробиоты, полового поведения и состава семенной жидкости самцов на ПЖ самок) (сравнения 15–16 в табл. 3). Различия также остаются значимыми. Безусловно, такие сравнения не позволяют исключить влияние собственной микробиоты на ПЖ тестируемых мух в данной постановке эксперимента, а выше мы показали, что влияние микробиоты в линиях Мн и Ма на ПЖ может быть весьма значительным.

Сопоставим ПЖ самцов Мбд и Ма и самок из тех же линий при проживании с партнерами из другой линии (сравнения 17–18 из табл. 3). Самцы Ма живут значимо дольше самцов Мбд (на 28%). У самок ПЖ отличается не значимо (медианная ПЖ самок Ма на 7% меньше, чем у Мбд), но в этом случае не исключено влияние самцов на ПЖ самок, так как результаты из табл. 3 позволяют предположить, что жизнь с чужими самцами сокращает жизнь самкам Ма, что мешает оценить

**Таблица 3.** Проверка значимости различий по ПЖ в когортах мух, тестируемых на совместное проживание

№ сравнения	Пары для сравнения	Медианная ПЖ, сут	<i>p</i> -value	Значимость различий по ПЖ на 5% уровне значимости
Различия по ПЖ мух в линиях Мн и Ма (как в предварительном эксперименте)				
1	♂Мн, жившие с ♀Мн/ ♂Ма, жившие с ♀Ма	44/109	≤0.001	Да
2	♀Мн, жившие с ♂Мн/ ♀Ма, жившие с ♂Ма	44/114	≤0.001	Да
Сопоставление ПЖ разнополых когорт, тестируемых вместе (исходные данные)				
3	♂Мн♀Мн	44/44	0.138	Нет
4	♂Мн♀Мбд	46/53	0.450	Нет
5	♂Мбд♀Мн	40/40	0.953	Нет
6	♂Ма♀Ма	109/114	0.060	Нет
7	♂Ма♀Мбд	113/100	0.006	Да
8	♂Мбд♀Ма	88/93	≤0.001	Да
Влияние на ПЖ социальных факторов (совместного проживания с мухами из своей или чужой линии)				
9	♂Мн, жившие с ♀Мн/ ♂Мн, жившие с ♀Мбд	44/46	1	Нет
10	♀Мн, жившие с ♂Мн/ ♀Мн, жившие с ♂Мбд	44/40	<0.001	Да
11	♂Ма, жившие с ♀Ма/ ♂Ма, жившие с ♀Мбд	109/113	0.450	Нет
12	♀Ма, жившие с ♂Ма/ ♀Ма, жившие с ♂Мбд	114/93	0.005	Да
Влияние мух-сожителей на ПЖ мух из линии Мбд				
13	♂Мбд, жившие с ♀Мн/ ♂Мбд, жившие с ♀Ма	40/88	≤0.001	Да
14	♀Мбд, жившие с ♂Мн/ ♀Мбд, жившие с ♂Ма	53/100	≤0.001	Да
Сопоставление ПЖ мух из линий Мн и Ма, живущих с мухами из линии Мбд				
15	♂Мн, жившие с ♀Мбд/ ♂Ма, жившие с ♀Мбд	46/113	≤0.001	Да
16	♀Мн, жившие с ♂Мбд/ ♀Ма, жившие с ♂Мбд	40/93	≤0.001	Да
Сопоставление ПЖ мух из линий Мбд и Ма				
17	♂Ма, жившие с ♀Мбд/ ♂Мбд, жившие с ♀Ма	113/88	≤0.001	Да
18	♀Ма, жившие с ♂Мбд/ ♀Мбд, жившие с ♂Ма	93/100	0.450	Нет

**Примечание.** *p*-value рассчитана с помощью логрангового критерия с поправкой Бенджамини–Хохберга на множественные сравнения.

вклад генетического фактора в результаты отбора на долголетие.

Таким образом, ответ на поставленный в заголовке параграфа вопрос — мы не можем сделать однозначный вывод о роли генетического фактора, исходя из дизайна эксперимента, так как влияние различных факторов переплетено. Однако можем заключить, что эффект вряд ли является сильным, в противном случае мы бы наблюдали превышение ПЖ мух из линии Ма во всех вариантах тестов, а это не так (сравнение 18 из табл. 3).

Выделить в чистом виде эффект генетического фактора (и показать, что он не может полностью объяснить увеличение ПЖ мух в линии Ма) без влияния социальных и микробиотических факторов затруднительно, поэтому мы пошли другим путем. Мы поставили цель оценить вклад микробиотического фактора в наблюдаемое увеличение ПЖ мух Ма (по сравнению с предковой линией Мн), произошедшее в результате отбора на долголетие. Для этого мы протестировали на ПЖ самок дрозофил с обедненной собственной микробиотой в присутствии микробиоты из разных линий мух.

Подтверждение значимого вклада микробиоты в изменения ПЖ в эксперименте важно для эволюционной биологии, поскольку означало бы, что эволюционные изменения могут происходить не только за счет изменения частот аллелей в генофонде подопытной популяции макроорганизмов,

да и рассматривать особь без ее микробиома в качестве единицы отбора может быть некорректно.

### 3. Эксперимент на самках: сопоставление ПЖ самок с обедненной собственной микробиотой в присутствии микробиоты дрозофил из разных линий

Результаты эксперимента на самках отражены на рис. 3 и в табл. 4 и 5.

Как и в двух предыдущих экспериментах (предварительном эксперименте и эксперименте на совместное проживание), самки мух из линии Ма прожили значительно дольше самок из линии Мн (табл. 5, сравнение 1). ПЖ самок Мбд немного (на 5%) ниже ПЖ самок Ма и на 41% выше ПЖ самок Мн, различия в обоих случаях статистически значимы (сравнения 2–3).

#### 3.1. Различия ПЖ самок в присутствии микробиоты из разных линий мух

ПЖ самок Ма на своей микробиоте Ма на 70% выше, чем в присутствии микробиоты Мн (80 сут против 47 сут, различия значимы). ПЖ самок Мн на микробиоте Ма почти на 18% выше, чем в присутствии своей микробиоты Мн (64 сут против 54 сут, различия значимы). Присутствие разной микробиоты значимо влияет также и на ПЖ мух Мбд ( $p \leq 0.001$ ). Самки Мбд на микробиоте Ма и Мбд живут значительно дольше, чем в присут-

**Таблица 4.** Параметры жизненного цикла семи когорт самок, живущих в присутствии различной микробиоты

Показатель, сут	Вариант теста (линия/микробиота)						
	Ма/Ма	Мбд/Ма	Мн/Ма	Ма/Мн	Мбд/Мн	Мн/Мн	Мбд/Мбд
Средняя ПЖ	76.4	73.8	64.7	44.7	47.4	54.0	73.3
SD	18.33	13.81	11.04	11.83	14.71	14.85	12.98
CV	0.24	0.19	0.17	0.26	0.31	0.28	0.18
Q1	71	67.25	57	33.5	35.25	43	72
Me	80	77	64	47	48	54	76
Q3	87	81	73.5	53	56	63	79.25
Qmax	100.2	91.35	80.7	61.45	74.35	79	85
QCD	10.0	8.9	12.9	20.7	21.6	18.5	4.8

**Таблица 5.** Проверка значимости различий по ПЖ в когортах самок, живущих в присутствии различной микробиоты

№ сравнения	Пары для сравнения	Медианная ПЖ, сут	<i>p</i> -value	Значимость различий по ПЖ на 5% уровне значимости
Сопоставление ПЖ самок разных линий, живущих на своей микробиоте (аналогично предварительному эксперименту)				
1	Ма/Ма–Мн/Мн	80/54	≤0.001	Да
2	Ма/Ма–Мбд/Мбд	80/76	≤0.001	Да
3	Мн/Мн–Мбд/Мбд	54/76	≤0.001	Да
Сопоставление ПЖ самок в присутствии различной микробиоты				
4	Ма/Ма–Ма/Мн	80/47	≤0.001	Да
5	Мн/Ма–Мн/Мн	64/54	≤0.001	Да
6	Мбд/Ма–Мбд/Мн	77/48	≤0.001	Да
7	Мбд/Ма–Мбд/Мбд	77/76	0.100	Нет
8	Мбд/Мн–Мбд/Мбд	48/76	≤0.001	Да
Сопоставление ПЖ самок разных линий, живущих в присутствии микробиоты Ма				
9	Ма/Ма–Мн/Ма	80/64	≤0.001	Да
10	Ма/Ма–Мбд/Ма	80/77	0.002	Да
11	Мн/Ма–Мбд/Ма	64/77	≤0.001	Да
Сопоставление ПЖ самок разных линий, живущих в присутствии микробиоты Мн				
12	Мн/Мн–Ма/Мн	54/47	≤0.001	Да
13	Мн/Мн–Мбд/Мн	54/48	0.002	Да
14	Ма/Мн–Мбд/Мн	47/48	0.065	Нет

ствии микробиоты Мн (76 и 77 сут против 48 сут соответственно). Различия по ПЖ самок Мбд на микробиоте Ма и Мбд незначимы (сравнения 4–8 в табл. 5).

Таким образом, микробиота Мн сокращает ПЖ мух из всех трех линий, в том числе и мух из “своей” линии Мн. При переходе со своей микробиоты на микробиоту Ма мухи Мн живут значительно дольше, а ПЖ самок Мбд не отличается на своей микробиоте (Мбд) и микробиоте Ма, из чего можно заключить, что микробиота Ма сама по себе не продлевает жизнь, а рост ПЖ самок Мн при их переходе с микробиоты Мн на микробиоту

Ма объясняется частичным снятием негативного влияния микробиоты Мн на ПЖ.

### 3.2. Сравнение ПЖ самок из разных линий в присутствии той же микробиоты

Согласно логранговому критерию, ПЖ самок из разных линий значимо отличается в присутствии той же микробиоты ( $p \leq 0.001$  как для микробиоты Ма, так и для микробиоты Мн). Иными словами, различия по ПЖ объясняются не только привнесенной микробиотой, но и особенностями мух каждой линии, включая в том числе и остаточную собственную микробиоту (напомним, что

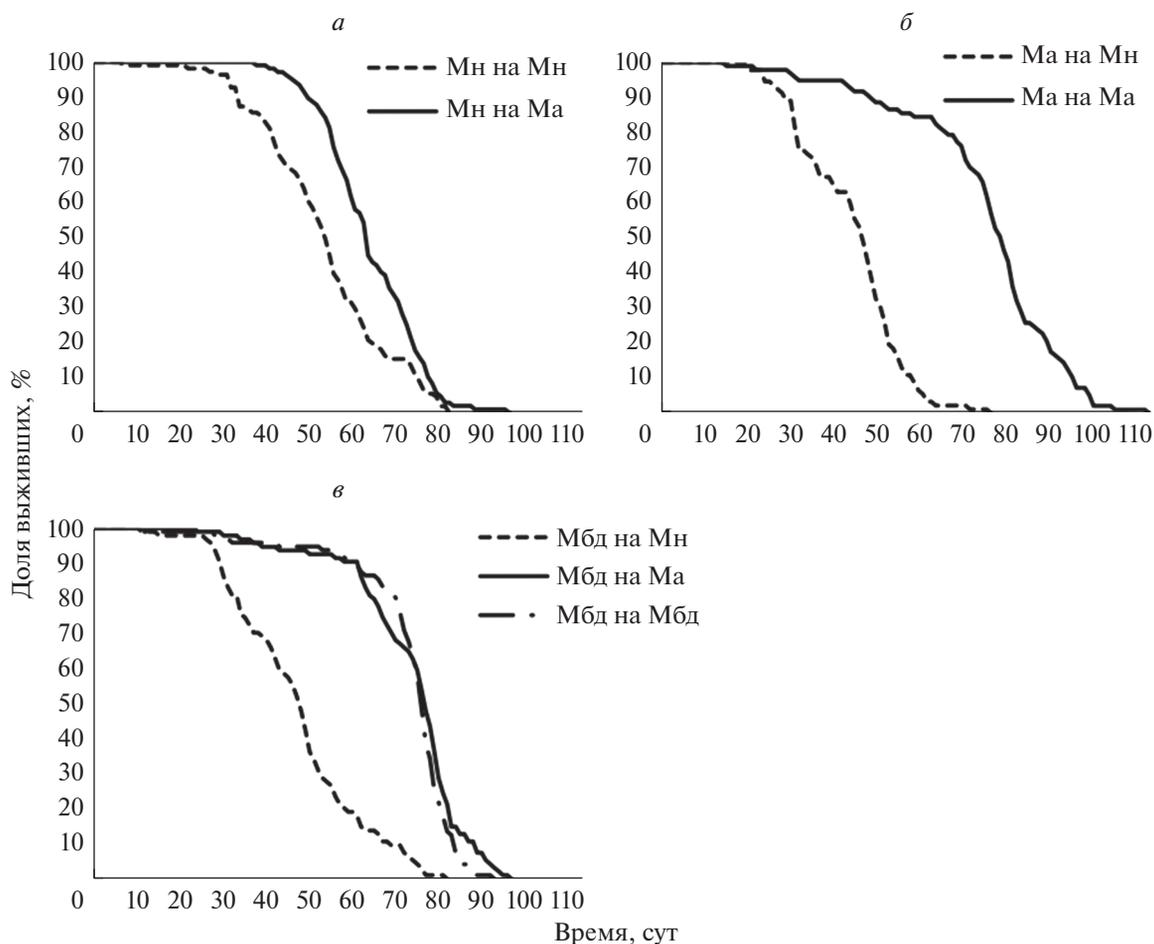


Рис. 3. Кривые выживания самок из линий Мн (а), Ма (б) и Мбд (в), живущих в присутствии микробиоты Мн, Ма и Мбд.

у мух из тестируемых когорт “своя” микробиота была обеднена, а экспериментальные боксы заселились микробиотой мух-доноров).

В присутствии микробиоты Ма ПЖ самок всех трех линий значительно различается (сравнения 9–11 в табл. 5). Поскольку тестировались только самки, было исключено влияние самцов на ПЖ самок; мухи для тестирования выводились при сопоставимой плотности личинок (минимизация влияния социальных факторов). Мы рассматриваем ПЖ мух на одинаковой микробиоте, а влияние микробиоты Ма на ПЖ мух не подтвердилось (см. п. 3.1.). Из этого следует, что различия по ПЖ самок, тестируемых в присутствии микробиоты Ма, по-видимому, обусловлены в основном генетическим фактором, а также остаточной собственной микробиотой самок. Дольше всех, 80 сут, живут самки из линии Ма, подвергшейся отбору на позднее размножение. Самки Мбд живут 77 сут,

что значительно меньше, чем ПЖ самок Ма, однако по абсолютному значению различия невелики (4%). Линия Мбд не отбиралась на позднее размножение, но содержалась на корме с антигрибным препаратом, что должно было повлиять на состав микробиоты. Самки Мн живут 64 сут, что на 20% меньше, чем ПЖ самок в линии Ма. Негативное влияние микробиоты Мн статистически обосновано в п. 3.1. Обобщая описанные факты, значимые различия по ПЖ между самками линий Ма и Мбд при выращивании в присутствии привнесенной микробиоты Ма можно интерпретировать как слабый, но все-таки значимый вклад генов в результаты отбора на позднее размножение, а значимые различия по ПЖ между самками Мбд и Мн означают значительный вклад микробиотического фактора в эволюцию ПЖ мух.

В присутствии микробиоты Мн ПЖ самок Мн значительно выше, чем самок Ма и Мбд, 54 сут про-

тив 47 и 48 соответственно (или на 13 и 15% соответственно). ПЖ самок Ма и Мбд в присутствии микробиоты Мн различается незначимо (сравнения 12–14 в табл. 5). Можно предположить, что мухи Мн, хоть и обладают относительно низкой ПЖ, но негативный эффект их микробиоты на ПЖ частично скомпенсирован приспособленностью мух к ней. Тогда как негативный эффект микробиоты Мн на ПЖ мух, к этой микробиоте неприспособленных, настолько ощутим, что небольшие различия по ПЖ между самками Ма и Мбд, обусловленные генетически, полностью нивелируются в ее присутствии.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех трех экспериментах ПЖ мух из линии Ма, отбираемой на позднее размножение, оказалась намного больше, чем ПЖ мух из линии Мн, являющейся предковой к Ма и не подвергавшейся искусственному отбору (табл. 1; табл. 3, сравнение 1–2; табл. 5, сравнение 1). По умолчанию считается, что изменение признака, находящегося под отбором, происходит за счет роста частоты аллелей, связанных с предпочитаемым фенотипическим проявлением данного признака. Однако, сопоставляя ПЖ трех родственных лабораторных линий дрозофил в разных ситуациях, мы постарались показать, что увеличение ПЖ мух в линии, находящейся под отбором, нельзя объяснить только генетическими факторами. На такой сложный признак, как ПЖ, очевидно, влияют и другие факторы. Вклад некоторых из них в изменение ПЖ мы протестировали.

**1. Социальные факторы** (связанные с половым поведением). В ряде исследований показано, что агрессивные ухаживания и конкуренция между самцами негативно сказываются на ПЖ самок (Carazo et al., 2014). В состав семенной жидкости самцов входят вещества, влияющие на физиологию и поведение самок, делая их менее привлекательными для других самцов и менее склонными к повторному спариванию, причем эти вещества могут негативно сказываться на здоровье самок (Sirot et al., 2011; Billeter et al., 2018). По-видимому, именно по этим причинам мы наблюдаем значимое сокращение медианной продолжительности жизни самок из линии Мн (на 9%) и самок из линии Ма (на 18%) при совместном проживании с самцами из чужой для них линии (Мбд). Тот факт, что именно половое поведение самцов (а не, например, микробиота мух Мбд) повлияло на ПЖ самок, подтверждается тем, что сожителство самцов как из линии Мн, так и из линии Ма с чужими самками из линии Мбд не привело к

значимому изменению ПЖ самцов (табл. 3, сравнения 9 и 11).

Можно предположить, что сокращение ПЖ самок в обеих тестируемых линиях, живших с самцами Мбд, связано с большей активностью самцов Мбд по сравнению с самцами Ма и Мн. Линия Мбд содержится на корме с антигрибным препаратом и характеризуется обедненным дрожжевым микробиомом. Известно, что самки, живущие на среде с обедненной микробиотой, откладывают меньше яиц (Gould et al., 2018), поэтому самцам в линии Мбд может быть особенно выгодно проявлять большую активность, чтобы спариться с большим числом самок и оставить больше потомства. С другой стороны, ПЖ самок в результате жизни с чужими партнерами, вне зависимости от их активности, может сокращаться по той причине, что самки не адаптированы к вредным веществам, содержащимся в семенной жидкости самцов (тогда как негативный эффект от веществ, содержащихся в семенной жидкости самцов из своей линии, сглаживается выработавшимися защитными адаптациями).

**2. Микробиологические факторы**, оказалось, могут играть очень важную роль в формировании различий по ПЖ между линиями. В пользу этого свидетельствуют результаты эксперимента на совместное проживание и эксперимента на самках.

В эксперименте на совместное проживание нам удалось показать, что ПЖ — “заразный” признак: мухи Мбд не обладают микробиотой, влияющей на ПЖ мух Ма и Мбд, но ПЖ самок и самцов Мбд различается двукратно в зависимости от того, принадлежат ли их партнеры к линии Ма или линии Мн. Это можно объяснить тем, что либо мухи Мн “заражают” своих партнеров склонностью к короткой жизни, либо, наоборот, мухи Ма обладают “заразным” долголетием. Прояснить ситуацию удалось в последующем эксперименте.

В эксперименте на самках, чтобы получить мух с обедненной собственной микробиотой, мы воспользовались тем фактом, что имаго дрозофил приобретают свою микроботу в основном после метаморфоза из субстрата (а не “наследуют” от личинки). Хотя существуют методики получения полностью безмикробных дрозофил, и такие насекомые в принципе жизнеспособны в благоприятных условиях, изучение параметров жизненного цикла, как правило, ведется не на них, а на дрозофилах с микробиотой, обычно не контролируемой (а чаще всего просто игнорируемой) в ходе экспериментов. Отчасти это связано с трудностью строгого контроля микробиоты (или проведения всего эксперимента на безмикробных мухах в сте-

рильных условиях), а отчасти с тем, что безмикробная муха — довольно-таки неестественный модельный объект, в природе не существующий. К тому же, теоретически, отсутствие микробов само по себе может сильно повлиять на то, как другие факторы будут сказываться на изучаемых параметрах жизненного цикла.

В эксперименте на самках удалось показать, что мухи из линий Ма и Мбд живут в присутствии микробиоты Мн значимо меньше, чем в присутствии своей микробиоты. Мухи Мбд в присутствии микробиоты Ма живут столько же, сколько на своей микробиоте. Мухи Мн живут на микробиоте Ма дольше, чем на своей, но на своей микробиоте они живут значимо дольше, чем мухи из двух других линий. Эти факты, по-видимому, означают, во-первых, что микробиота Ма сама по себе жизнь не продлевает, а во-вторых, в микробиоте мух Мн присутствуют компоненты (бактерии или дрожжи), сильно сокращающие жизнь мух, поэтому малая ПЖ мух Мн “заразна”.

Тот факт, что на микробиоте Мн мухи Мн живут дольше, чем мухи других линий, согласуется с предположением о том, что мухи Мн адаптировались к негативному влиянию своей микробиоты. То, что самки Мн на микробиоте Ма живут дольше, чем на микробиоте Мн, вероятно, означает, что эта адаптация неполна и микробиота Мн сокращает жизнь мухам из всех трех линий, включая линию Мн.

Безусловно, тесты, основанные на горизонтальной передаче микробиоты от одних мух к другим, не лишены недостатков: с их помощью мы пока не можем сказать, какие компоненты микробиома мух Мн приводят к сокращению ПЖ и как они действуют. Поэтому необходим поиск дополнительных методических подходов к изучению вклада микробиоты в формирование параметров жизненного цикла на модельных организмах.

**3. Генетические факторы.** Результаты эксперимента на совместное проживание показывают, что трудно отделить влияние генетического фактора от вклада микробиоты в наблюдаемые различия по ПЖ мух из линий Мн и Ма. Влияние генетического фактора можно было бы считать достоверно ненулевым, если бы мухи из линии Ма имели повышенную ПЖ по сравнению с обеими линиями, не подвергавшимися искусственному отбору (Мн и Мбд). Мы наблюдаем значительное (до 2.5 раз) превышение ПЖ мух из линии Ма над ПЖ мух из линии Мн, однако сильная изменчивость ПЖ мух Мбд при смене линии сожителей указывает на то, что эти различия в значительной

степени объясняются особенностями микробиоты линии Мн (табл. 2, 3).

В табл. 3 сопоставлена ПЖ самцов и самок из линий Мбд и Ма, которые жили с партнерами из противоположной линии (сравнения 17–18). Самцы в линии Ма живут значимо дольше самцов Мбд, причем это, по-видимому, не связано ни с самками, ни с микробиотой. Это согласуется с гипотезой об эффективности отбора на долголетие. Однако ПЖ самок Мбд и Ма (живущих с чужими партнерами) значимо не различается. Это не означает, что отбор на долголетие не был эффективен, а скорее, указывает на то, что самцы Ма досаждают своими ухаживаниями самкам Мбд меньше, чем самцы Мбд — самкам Ма (и в результате жизнь самок Ма сокращается). Иными словами, результаты, полученные в ходе эксперимента на совместное проживание, не доказывают отсутствия генетической компоненты в наблюдаемом увеличении ПЖ мух линии Ма, а лишь не позволяют вычленить ее в явном виде.

Дизайн эксперимента на самках был в первую очередь ориентирован на то, чтобы выявить роль микробиоты в наблюдаемом изменении ПЖ мух Ма, но после того, как удалось показать, что микробиота Ма не влияет на ПЖ сама по себе, он также позволил сделать выводы о вкладе генетической компоненты в изучаемый процесс. В данном эксперименте удалось дополнить результат предыдущего эксперимента (где показано, что самцы Ма живут значимо дольше самцов Мбд) и подтвердить, что самки Ма тоже живут значимо дольше самок Мбд в сопоставимых условиях (при исключении влияния самцов), хотя различие совсем небольшое по абсолютной величине.

По всей видимости, такое небольшое влияние генетического фактора легко может быть замаскировано влиянием микробиоты. Мы показали, что негативный эффект микробиоты Мн на ПЖ мух, к ней не приспособленных, настолько ощутим, что небольшие различия по ПЖ между самками Ма и Мбд, обусловленные генетически, полностью нивелируются в присутствии этой микробиоты (табл. 5, сравнение 14).

Таким образом, на основе двух последних экспериментов можно заключить, что результаты отбора на долголетие имеют генетическую компоненту, но сила эффекта оказалась невелика. Возможно, это объясняется тем, что в исходной популяции диких дрозофил не было значительного полиморфизма по аллелям, влияющим на ПЖ. Можно предположить, что гены, мутации в которых могут влиять на ПЖ, в природных популяциях находятся под сильным стабилизирую-

щим отбором, т.е. отбор эффективно элиминирует мутации в них, потому что они негативно влияют на приспособленность диких мух. Поэтому у таких генотипов низкий уровень полиморфизма. В природе мухи, скорее всего, не живут так долго, как в лаборатории, а умирают гораздо раньше от внешних причин. Тем не менее гены, влияющие на ПЖ, могут влиять также и на общую жизнеспособность, что в лабораторных условиях может проявиться, в частности, в замедленном старении и повышенной ПЖ.

Небольшое отличие по ПЖ между мухами Ма и Мбд и значительное увеличение ПЖ мух Мбд по сравнению с предковой линией Мн может быть отчасти объяснено особенностями диеты мух Мбд. Жизнь на субстрате с обедненной дрожжевой микробиотой предполагает ограниченную диету (поскольку белковый компонент диеты дрозофил обеспечивается в основном дрожжами), что продлевает жизнь мухам (Chippindale et al., 1993; Zheng et al., 2005; Tatar et al., 2014; Karahi et al., 2017; Flatt, 2020). Несмотря на отсутствие искусственного отбора на увеличение ПЖ в линии Мбд, жизнь в условиях обедненного микробиома повышает шансы прожить долгую жизнь, что, согласно гипотезе Уильямса (Williams, 1957), может вести к усилению естественного отбора на долголетие.

Открытыми остаются вопросы, по какой причине и в какой момент линия Мн приобрела микробиоту, сокращающую жизнь, или в какой момент линии, произошедшие от линии Мн, ее утратили. Например, линия Мбд могла утратить часть своей микробиоты в результате содержания на кормовом субстрате с антигрибным препаратом, а линия Ма – в связи с отбором на долголетие, в ходе которого потомки могли “наследовать” микробиоту только от старых родителей. Известно, что микробиота дрозофил сильно меняется с возрастом (Erkosar et al., 2013). Можно предположить, что доживают до позднего возраста в основном те мухи, чья микробиота благоприятствует долгой жизни. В этом случае отбор мух на долголетие неизбежно ведет и к отбору соответствующей микробиоты. В дальнейших исследованиях мы изучим состав микробиоты рассматриваемых линий и постараемся выяснить, какие ее компоненты могут влиять на ПЖ и каков может быть механизм такого воздействия.

## ВЫВОДЫ

Полученные данные указывают на значительный вклад микробиотического фактора в результаты отбора на увеличение ПЖ дрозофил из ли-

нии Ма. Резкое снижение ПЖ разных линий мух в присутствии микробиоты Мн свидетельствует в пользу того, что в микробиоте мух Мн присутствуют компоненты (бактерии или дрожжи), сильно сокращающие жизнь мух. В результате низкая ПЖ мух Мн оказывается “заразным” признаком. Вопрос, какие именно компоненты микробиоты влияют на ПЖ и за счет каких механизмов это происходит, требует дальнейшего исследования.

В увеличении ПЖ мух Ма при отборе на позднее размножение есть генетическая составляющая, однако ее эффект оказался не очень сильным. В определенных ситуациях он легко маскируется другими, более сильными, факторами, например, социальным (самки Ма живут меньше, чем самки Мбд, если проживают с самцами Мбд) или микробиотическим (ПЖ самок Ма и Мбд различается незначительно в присутствии микробиоты Мн).

Таким образом, проведенные эксперименты позволили частично декомпозировать наблюдаемое превышение ПЖ мух Ма, отбираемых на позднее размножение, над ПЖ мух из предковой линии Мн. Мухи Ма живут значительно дольше мух из родственной им линии Мбд (не отбираемых на позднее размножение, но имеющих обедненную микробиоту) за счет генетического фактора, и дольше мух из линии Мн, как за счет генетического, так и за счет микробиотического факторов.

Подтверждено значимое влияние социальных (поведенческих) факторов на наблюдаемые различия по ПЖ. Проживание с чужими самцами значительно сократило ПЖ самок. Сожительство со своими или чужими самками на ПЖ самцов не повлияло.

Из полученных результатов следует важный методологический вывод. В большинстве исследований, связанных с тестированием дрозофил на ПЖ и другие параметры жизненного цикла, микробиота мух игнорируется (или, по крайней мере, никак не контролируется), что может приводить к ошибочным выводам. Влияние микробиоты может быть настолько значительным, что на его фоне становится трудно выделить эффекты других факторов. Так, если бы мы ограничились простым сравнением ПЖ у линий Мн и Ма (а в большинстве исследований опытная (Ма) и контрольная (Мн) линии просто сопоставляются между собой), то пришли бы к ошибочному выводу об очень высоком вкладе генов в формирование признака “продолжительность жизни” в це-

лом и в эффективность отбора на долголетие в частности, и не выявили бы влияние других факторов. Следовательно, в подобных экспериментах необходимо учитывать возможное влияние микробиоты.

Полученные результаты – очередное подтверждение состоятельности хологеномной теории эволюции (Margulis, Fester, 1991; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008). Мы показали, что результатом отбора на долголетие могут быть не только изменения на уровне генофонда популяции макроорганизмов (хотя такие изменения тоже имеют место), но и изменения микробиоты, которые могут существенным образом влиять на наблюдаемые эволюционные изменения признака организма-хозяина, находящегося под отбором (в данном случае таким признаком является ПЖ). Дальнейшее осмысление этого вывода в рамках хологеномной теории эволюции требует ответа на вопрос, как часто и в каких случаях может быть эффективным отбор по признакам макроорганизма, изменчивость которых детерминирована в большей степени микробиотой, чем генотипом макроорганизма.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 22-24-00227).

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам учреждения, в котором проводились исследования, и утвержденным правовым актам РФ и международных организаций.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бычковская И.Б., Мыльников С.В., Опарина Т., 2017. О дискретности кривых дожития у *Drosophila melanogaster* линии Canton-S. Сообщение 4. Воздействие пониженной температурой на раннем этапе имгинального развития // Успехи геронтологии. Т. 30. № 3. С. 323–331.
- Вайсерман А.М., Загуба Г.О., Писарчук А.В., Кошель Н.М., Козерецкая И.А., Караман А.С., 2017. Влияние повышенной плотности популяции на личиночной стадии развития на продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* // Проблемы старения и долголетия. Т. 26. № 1–2. С. 34–42.
- Дмитриева А.С., Ивницкий С.Б., Марков А.В., 2016. Адаптация *Drosophila melanogaster* к неблагоприятному кормовому субстрату сопровождается расширением трофической ниши // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 4. С. 249–261.
- Дмитриева А.С., Максимова И.А., Качалкин А.В., Марков А.В., 2021. Возрастные изменения дрожжевой составляющей микробиома *Drosophila melanogaster* // Микробиология. Т. 90. № 2. С. 226–235.
- Марков А.В., Ивницкий С.Б., Корнилова М.Б., Наймарк Е.Б., Широкова Н.Г., Перфильева К.С., 2015. Материнский эффект маскирует адаптацию к неблагоприятным условиям и затрудняет дивергенцию у *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 6. С. 429–437.
- Москалев А.А., Шосталь О.А., Зайнуллин В.Г., 2006. Генетические аспекты влияния различных режимов освещения на продолжительность жизни дрозофилы // Успехи геронтологии. № 18. С. 55–58.
- Панченко П.Л., Корнилова М.Б., Перфильева К.С., Марков А.В., 2017. Симбиотическая микробиота вносит вклад в адаптацию *Drosophila melanogaster* к неблагоприятной кормовой среде // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 341–351.
- Arora J., Brisbin M.A.M., Mikheyev A.S., 2020. Effects of microbial evolution dominate those of experimental host-mediated indirect selection // PeerJ. V. 8. <https://doi.org/10.7717/peerj.9350>
- Baret P.V., Le Bourg E., Lints F.A., 1996. Selection for increased longevity in *Drosophila melanogaster*: reflections on new data // Gerontology. V. 42. № 1. P. 14–17. <https://doi.org/10.1159/000213765>
- Benjamini Y., Hochberg Y., 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing // J. Roy. Stat. Soc. Ser. B. V. 57. P. 289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Billeter J.C., Wolfner M.F., 2018. Chemical cues that guide female reproduction in *Drosophila melanogaster* // J. Chem. Ecol. V. 44. P. 750–769. <https://doi.org/10.1007/s10886-018-0947-z>
- Blum J.E., Fischer C.N., Miles J., Handelsman J., 2013. Frequent replenishment sustains the beneficial microbiome of *Drosophila melanogaster* // mBio. V. 4. № 6. <https://doi.org/10.1128/mBio.00860-13>
- Broderick N.A., Lemaître B., 2012. Gut-associated microbes of *Drosophila melanogaster* // Gut Microbes. V. 3. № 4. P. 307–321. <https://doi.org/10.4161/gmic.19896>
- Brummel T., Ching A., Seroude L., Simon A.F., Benzer S., 2004. *Drosophila* lifespan enhancement by exogenous bacteria // PNAS. V. 101. P. 12974–12979. <https://doi.org/10.1073/pnas.0405207101>
- Carazo P., Tan C.K.W., Allen F., Wigby S., Pizzari T., 2014. Within-group male relatedness reduces harm to females

- in *Drosophila* // Nature. V. 505. P. 672–675.  
<https://doi.org/10.1038/nature12949>
- Chapman T., Liddle L.F., Kalb J.M., Wolfner M.F., Partridge L., 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products // Nature. V. 373. P. 241–244.  
<https://doi.org/10.1038/373241a0>
- Chippindale A.K., Leroi A.M., Kim S.B., Rose M.R., 1993. Phenotypic plasticity and selection in *Drosophila* life-history evolution. I. Nutrition and the cost of reproduction // J. Evol. Biol. V. 6. P. 171–193.  
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1993.6020171.x>
- Clark R.I., Salazar A., Yamada R., Fitz-Gibbon S., Morselli M., et al., 2015. Distinct shifts in microbiota composition during *Drosophila* aging impair intestinal function and drive mortality // Cell Rep. V. 10. P. 1656–1667.  
<https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.08.004>
- Clark T.G., Bradburn M.J., Love S.B., Altman D.G., 2003. Survival analysis part I: Basic concepts and first analyses // Br. J. Cancer. V. 89. № 2. P. 232–238.  
<https://doi.org/10.1038/sj.bjc.6601118>
- Cooper D.M., 1960. Food preferences of larval and adult *Drosophila* // Evolution. V. 14. P. 41–55.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1960.tb03055.x>
- Dmitrieva A.S., Ivnitsky S.B., Maksimova I.A., Panchenko P.L., Kachalkin A.V., Markov A.V., 2019. Yeasts affect tolerance of *Drosophila melanogaster* to food substrate with high NaCl concentration // PLoS One. № 11.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224811>
- Douglas A.E., 2018. The *Drosophila* model for microbiome research // Lab Anim. V. 47. P. 157–164.  
<https://doi.org/10.1038/s41684-018-0065-0>
- Erkosar B., Storelli G., Defaye A., Leulier F., 2013. Host-intestinal microbiota mutualism: “Learning on the fly” // Cell Host Microbe. V. 13. P. 8–14.  
<https://doi.org/10.1016/j.chom.2012.12.004>
- Flatt T., 2020. Life-history evolution and the genetics of fitness components in *Drosophila melanogaster* // Genetics. V. 214. № 1. P. 3–48.  
<https://doi.org/10.1534/genetics.119.300160>
- Francis A., 2008. Business Mathematics and Statistics. 6th ed. L.: Cengage learning EMEA. 666 p.
- Friberg U., 2005. Genetic variation in male and female reproductive characters associated with sexual conflict in *Drosophila melanogaster* // Behav. Genet. V. 35. P. 455–462.  
<https://doi.org/10.1007/s10519-004-1246-8>
- Gáliková M., Klepsatel P., 2018. Obesity and aging in the *Drosophila* model // Int. J. Mol. Sci. V. 19. № 7.  
<https://doi.org/10.3390/ijms19071896>
- Gorshkova A.A., Fetisova E.S., Yakovleva E.U., Naimark E.B., Markov A.V., 2019. Impact of spatial heterogeneity on *Drosophila melanogaster* adaptation to unfavorable food media: The results of an experimental evolution study // Biol. Bull. Rev. V. 9. № 1. P. 29–41.  
<https://doi.org/10.1134%2FS207908641901002X>
- Gould A.L., Zhang V., Lamberti L., Jones E.W., Obadia B. et al., 2018. Microbiome interactions shape host fitness // PNAS. V. 115. № 51. P. E11951–E11960.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1809349115>
- He Y., Jasper H., 2014. Studying aging in *Drosophila* // Methods. V. 68. № 1. P. 129–133.  
<https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2014.04.008>
- Kapahi P., Kaeberlein M., Hansen M., 2017. Dietary restriction and lifespan: Lessons from invertebrate models // Ageing Res. Rev. V. 39. P. 3–14.  
<https://doi.org/10.1016/j.arr.2016.12.005>
- Leftwich P.T., Hutchings M.I., Chapman T., 2018. Diet, gut microbes and host mate choice: Understanding the significance of microbiome effects on host mate choice requires a case by case evaluation // BioEssays. V. 40. № 12.  
<https://doi.org/10.1002/bies.201800053>
- Luckinbill L.S., Clare M.J., 1985. Selection for life span in *Drosophila melanogaster* // Heredity. V. 55. P. 9–19.  
<https://doi.org/10.1038/hdy.1985.66>
- Luckinbill L.S., Arking R., Clare M.J., Cirocco W.C., Buck S.A., 1984. Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster* // Evolution. V. 38. P. 996–1003.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1984.tb00369.x>
- Margulis L., Fester R., 1991. Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis. Boston: MIT Press. 454 p.
- Markov A.V., Lazebny O.E., Goryacheva I.I., Antipin M.I., Kulikov A.M., 2009. Symbiotic bacteria affect mating choice in *Drosophila melanogaster* // Anim. Behav. V. 77. P. 1011–1017.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.01.011>
- Martino M.E., Ma D., Leulier F., 2017. Microbial influence on *Drosophila* biology // Curr. Opin. Microbiol. V. 38. P. 165–170.  
<https://doi.org/10.1016/j.mib.2017.06.004>
- Maynard C., Weinkove D., 2018. The gut microbiota and ageing // Subcell. Biochem. V. 90. P. 351–371.  
[https://doi.org/10.1007/978-981-13-2835-0\\_12](https://doi.org/10.1007/978-981-13-2835-0_12)
- Miller R.S., Thomas J.L., 1958. The effects of larval crowding and body size on the longevity of adult *Drosophila melanogaster* // Ecology. V. 39. № 1. P. 118–125.  
<https://doi.org/10.2307/1929973>
- Miquel J., Lundgren P.R., Bensch K.G., Atlan H., 1976. Effects of temperature on the life span, vitality and fine structure of *Drosophila melanogaster* // Mech. Ageing Dev. V. 5. № 5. P. 347–370.  
[https://doi.org/10.1016/0047-6374\(76\)90034-8](https://doi.org/10.1016/0047-6374(76)90034-8)
- Mousseau T.A., Uller T., Wapstra E., Badyaev A.V., 2009. Evolution of maternal effects: past and present // Philos. Trans. R. Soc. B. V. 364. P. 1035–1038.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0303>
- Partridge L., Prowse N., Pignatelli P., 1999. Another set of responses and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster* // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. V. 266. P. 255–261.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0630>

- Pearl R., Parker S.L., 1922. Experimental studies on the duration of life. II. Hereditary differences in duration of life in line-breed strains of *Drosophila* // Am. Nat. V. 56. P. 174–187.  
<https://doi.org/10.1086/279857>
- Peto R., Pike M.C., Armitage P., Breslow N.E., Cox D.R., et al., 1977. Design and analysis of randomized clinical trials requiring prolonged observation of each patient. II. Analysis and examples // Br. J. Cancer. V. 35. P. 1–39.  
<https://doi.org/10.1038/bjc.1976.220>
- Piper M., Partridge L., 2018. *Drosophila* as a model for ageing // Biochim. Biophys. Acta. Mol. Basis Dis. V. 1864. № 9A. P. 2707–2717.  
<https://doi.org/10.1016/j.bbadis.2017.09.016>
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Ridley E., Wong A., Westmiller S., Douglas A., 2012. Impact of the resident microbiota on the nutritional phenotype of *Drosophila melanogaster* // PLoS One. V. 7.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036765>
- Rose M., 1984. Laboratory evolution of postponed senescence in *Drosophila melanogaster* // Evolution. V. 5. P. 1004–1010.  
<https://doi.org/10.2307/2408434>
- Rose M.R., Charlesworth B., 1981a. Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. I. Sib analysis of adult females // Genetics. V. 97. P. 173–186.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/97.1.187>
- Rose M.R., Charlesworth B., 1981b. Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. II. Exploratory selection experiments // Genetics. V. 97. P. 187–196.  
<https://doi.org/10.1093/genetics/97.1.187>
- Ryu J.H., Ha E.M., Lee W.J., 2010. Innate immunity and gut-microbe mutualism in *Drosophila* // Devel. Compar. Immun. V. 4. P. 369–376.  
<https://doi.org/10.1016/j.dci.2009.11.010>
- Schretter C.E., Vielmetter J., Bartos I., Marka Z., Marka S., et al., 2018. A gut microbial factor modulates locomotor behaviour in *Drosophila* // Nature. V. 563. P. 402–406.  
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0634-9>
- Service P.M., Fales A.J., 1993. Evolution of delayed reproductive senescence in male fruit flies: sperm competition // Genetica. V. 91. № 1–3. P. 111–125.  
<https://doi.org/10.1007/BF01435992>
- Sharon G., Segal D., Ringo J.M., Hefetz A., Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., 2010. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* // PNAS. V. 107. P. 20051–20056.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1009906107>
- Shenoi V.N., Ali S.Z., Prasad N.G., 2016. Evolution of increased adult longevity in *Drosophila melanogaster* populations selected for adaptation to larval crowding // J. Evol. Biol. V. 29. № 2. P. 407–417.  
<https://doi.org/10.1111/jeb.12795>
- Sirot L.K., Wolfner M.F., Wigby S., 2011. Protein-specific manipulation of ejaculate composition in response to female mating status in *Drosophila melanogaster* // PNAS. V. 108. P. 9922–9926.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1100905108>
- Stearns S.C., Ackermann M., Doebeli M., Kaiser M., 2000. Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies // PNAS. V. 97. № 7. P. 3309–3313.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.97.7.3309>
- Stergiopoulos K., Cabrero P., Davies S.A., Dow J.A., 2009. Salty dog, an SLC5 symporter, modulates *Drosophila* response to salt stress // Physiol. Genomics. V. 37. P. 1–11.  
<https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.90360.2008>
- Tatar M., Post S., Yu K., 2014. Nutrient control of *Drosophila* longevity // Trends Endocrinol. Metab. V. 25. № 10. P. 509–517.
- Te Velde J.H., Molthoff C.F.M., Scharloo W., 1988. The function of anal papillae in salt adaptation of *Drosophila melanogaster* larvae // J. Evol. Biol. V. 1. № 2. P. 139–153.  
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1988.1020139.x>
- Trinder M., Daisley B.A., Dube J.S., Reid G., 2017. *Drosophila melanogaster* as a high-throughput model for host-microbiota interactions // Front. Microbiol. V. 8.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00751>
- Walters A.W., Matthews M.K., Hughes R.C., Malcolm J., Rudman S. et al., 2020. The microbiota influences the *Drosophila melanogaster* life history strategy // Mol. Ecol. V. 29. № 3. P. 639–953.  
<https://doi.org/10.1111/mec.15344>
- Williams G.C., 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence // Evolution. V. 11. P. 398–411.  
<https://doi.org/10.1126/sageke.2001.1.cp13>
- Yakovleva E.U., Naimark E.B., Markov A.V., 2016. Adaptation of *Drosophila melanogaster* to unfavorable growth medium affects lifespan and age-related fecundity // Biochemistry (Moscow). V. 81. № 12. P. 1445–1460.  
<https://doi.org/10.1134/S0006297916120063>
- Zheng J., Mutcherson R., Helfand S.L., 2005. Calorie restriction delays lipid oxidative damage in *Drosophila melanogaster* // Aging Cell. V. 4. № 4. P. 209–216.  
<https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2005.00159.x>
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., 2008. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: The hologenome theory of evolution // FEMS Microbiol. Rev. V. 32. P. 723–735.  
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x>

## Both genes and microbiome modulate the effect of selection for longevity in *Drosophila melanogaster*

E. U. Yakovleva<sup>a, \*</sup>, D. S. Merzlikin<sup>a</sup>, A. E. Zavalov<sup>a</sup>, A. A. Maslov<sup>a</sup>,  
E. A. Mironova<sup>a</sup>, and A. V. Markov<sup>a, b, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Lomonosov Moscow State University  
Leninskye Gory, 1, Moscow, 119234 Russia

<sup>b</sup>Borisyak Paleontological Institute, RAS  
Profsoyuznaya st., 123, Moscow, 117997 Russia

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

\*\*e-mail: markov\_a@inbox.ru

*Drosophila melanogaster* is a convenient model organism for studying factors affecting lifespan (LS) and other life history traits. In this work, we tested flies from different laboratory lines, including those subjected to artificial selection for late reproduction, and showed that evolutionary changes in LS can be associated not only with changes in the gene pool of the experimental *Drosophila* line. Contrary to expectations, the genetic contribution to the increase in LS of flies selected for late reproduction appears to be relatively small. It is difficult to assess it separately as it is masked by the influence of other factors, primarily the symbiotic microbiota. Our results are consistent with the assumption that differences in LS between *Drosophila* lines reared at different conditions can be largely determined by the components of their microbiota. The selection of *Drosophila* for late reproduction (as well as other environmental influences) can affect the LS of flies indirectly through changes in the microbiota, as well as directly, that is, through evolutionary changes in the gene pool of the experimental fly population. This example illustrates the “hologenomic theory of evolution”, showing that in some cases it is more correct to consider as a unit of selection not an individual organism, but a holobiont, that is, a complex that includes a macroorganism and its associated microbiota.

УДК 573.22:574.34

## НУЖНО ЛИ ЧТО-ТО ЗНАТЬ О ХИЩНИКАХ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖЕРТВ?

© 2022 г. В. Г. Суховольский<sup>1</sup>\*, Ю. Д. Иванова<sup>2</sup>, А. В. Ковалев<sup>3</sup><sup>1</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева, обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН  
Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия<sup>2</sup>Институт биофизики, обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН  
Академгородок, 50/50, Красноярск, 660036 Россия<sup>3</sup>Федеральный исследовательский центр “Красноярский научный центр СО РАН”  
Академгородок, 50, Красноярск, 660036 Россия

\*E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.06.2022 г.

После доработки 07.07.2022 г.

Принята к публикации 11.07.2022 г.

В работе предложен новый подход к построению модели популяции жертвы в системе “хищник–жертва” без использования данных по динамике численности хищников. Для замещения этих данных рассмотрены авторегрессионные модели с набором линейных положительных и отрицательных обратных связей, которые заменяют данные по влиянию популяций хищника. В работе использовались сопряженные ряды динамики численности популяций жертв и хищников: “классические” данные по числу закупленных Компанией Гудзонова залива шкурок рыси и зайцев, а также ежегодные данные о численности лосей и волков на о. Айл-Ройал на оз. Верхнее в Северной Америке. Изученные популяции рассматривались как авторегрессионные (AR) системы с обратными связями. Для регуляции численности популяций жертв (зайцев и лосей) характерно наличие двух контуров обратной связи: положительной обратной связи между текущей плотностью популяции и плотностью популяции в предыдущий сезон и отрицательной обратной связи между текущей плотностью популяции и плотностью популяции за два года до этого. Показано, что для построения модели популяций жертв нет необходимости знать, сколько видов хищников (включая человека) воздействуют на эту популяцию. По данным о временной динамике исследуемых популяций дана оценка коэффициентов обратных связей AR-уравнений, их устойчивость и запас по устойчивости. Коэффициент детерминации  $R^2$  для рассмотренных моделей доходит до значения 0.978. Предложенный подход может быть использован для моделирования локальных популяций животных, для которых нет полных данных об их взаимодействиях с другими видами в экосистеме.

DOI: 10.31857/S0044459622040078

Один из основополагающих принципов в экологии – системный подход к анализу процессов динамики численности видов в экосистеме. Согласно этому подходу, для описания популяционной динамики отдельного вида необходимо учесть взаимодействия особей этой популяции с комплексом других видов – хищников, паразитов, видов, используемых как кормовой ресурс, и т.п. Для описания взаимодействий в экосистеме достаточно давно были предложены модели “хищник–жертва”, “паразит–хозяин”, модель конкуренции видов (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Свирижев, Логофет, 1978; Базыкин, 1985, 2003; Недорезов, Утюпин, 2011). Наряду с моделью “хищник–жертва” для описания динамики временных рядов рысей и зайцев предлагаются и другие модели, в частности модель, в которую до-

полнительно в качестве хищника вводятся трапперы (охотники) (Deng, 2018).

Верификация моделей взаимодействующих популяций (начиная с работы Гаузе (Gause, 1934)) связана с необходимостью наличия данных по динамике численности взаимодействующих видов. Трудности моделирования численности взаимодействующих видов в экосистеме можно разделить на системные и процессные. Системные ограничения связаны с тем, что в связи с техническими трудностями учетов всех взаимодействующих популяций в изучаемой системе ведутся учеты лишь части этих видов. Процессное ограничение возникает вследствие того, что по техническим и экономическим причинам наблюдения за популяциями в экосистеме имеются лишь в короткий

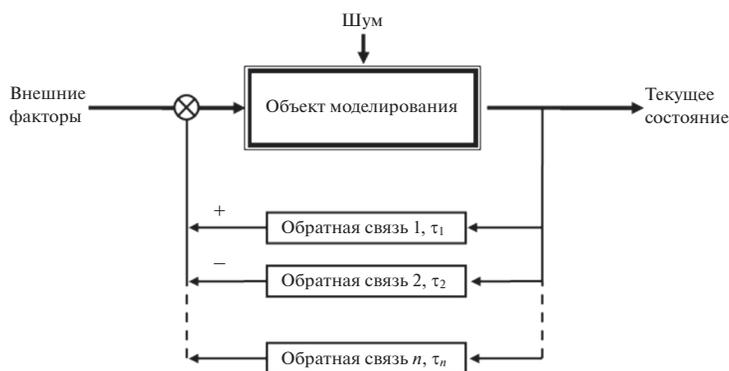


Рис. 1. Концептуальная схема авторегуляторной модели динамики численности животных.

интервал времени. В частности, системные и процессные ограничения приводят к тому, что, несмотря на более чем 100-летние наблюдения за динамикой численности такого хозяйственно значимого вида, как сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.), в литературе имеется информация только о двух (!) достаточно длительных рядах динамики численности вредителя (Кондаков, 1974; Юрченко, Турова, 2007). При этом системные ограничения выражаются в том, что даже при известных данных о популяционной динамике этого вида нет информации о динамике численности популяций паразитоидов, физиологическом состоянии кормовых древесных растений.

В связи с этими трудностями для построения моделей взаимодействующих популяций используется ограниченное число длительных сопряженных рядов популяций хищников и жертв, в частности, очень популярные при построении моделей “хищник–жертва” многолетние данные по закупке шкурок зайцев (*Lepus americanus*) и рысей (*Lynx lynx*) Компанией Гудзонова залива (Hewitt, 1921; Gomatam, 1974).

В связи с этим возникает вопрос о преодолении системных и процессных ограничений при анализе и моделировании динамики численности определенного вида в экосистеме.

Популяцию любого вида животных можно рассматривать как авторегулируемую систему с обратными связями (в частности, для лесных насекомых такой подход успешно рассматривался в работах: Исаев, Хлебопрос, 1973; Berryman, 1981; Исаев и др., 2001; Isaev et al., 2017). Такая общая модель может быть описана через так называемую передаточную функцию с обратными связями разной силы и направленности и с разным запаздыванием во времени (Дорф, Бишоп, 2004). При этом при анализе общих свойств временной

динамики популяций животных факторы, оказывающие влияние на конкретную популяцию, можно не рассматривать и достаточно оценить восприимчивость популяции к влиянию обратных связей и запаздывание отклика системы на ее состояние на входе (Royama, 1992; Turchin, 2003). На рис. 1 представлена концептуальная схема авторегулирования численности популяции животных.

Как видно из схемы на рис. 1, если задача состоит в построении модели вида-жертвы, для ее верификации не требуются данные о численности хищников (сколько бы видов хищников ни воздействовало на популяцию жертвы – рысь, трапперы, волк, росомаха, рыжая лисица, большая рогатая сова, обыкновенная сова и др. (Rohner, 1996; Stenseth et al., 1997)).

Для построения авторегуляторной модели динамики численности конкретных видов животных необходимо оценить знак и чувствительность обратных связей. Если эти характеристики найдены, то далее можно рассмотреть различия в регуляторных характеристиках для разных видов, оценить устойчивость и запас по устойчивости системы (Гайдук и др., 2011).

Настоящая работа посвящена изучению возможностей построения авторегулируемой системы с набором обратных связей для моделирования динамики популяций.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

### Объекты моделирования

В работе использовались сопряженные ряды динамики численности популяций жертв и хищников: “классические” данные по числу закупленных Компанией Гудзонова залива шкурок рыси и зайцев (Odum, Barrett, 1971) и данные по уче-

там численности волков и лосей на о. Айл-Ройал (Мичиган, США).

Данные Компании Гудзонова залива о торговле мехом (Hewitt, 1921; Elton, Nicholson, 1942; Leigh, 1968; Odum, Barrett, 1971) по канадской рыси и зайцам-белякам — это самый старый, самый длинный и самый известный набор популяционных данных. В каждом учебнике по экологии он цитируется в качестве примера в поддержку классической модели “хищник—жертва” (Lotka, 1925; Volterra, 1926), но лишь немногие (например, Britton, 2003) правильно указывают различие между полевыми данными и моделью “хищник—жертва”. В отличие от классической теории, которая предсказывает, что пиковая численность хищника будет следовать за численностью добычи, пиковый объем заячьих шкурок в среднем соответствует пиковому объему шкурок рысей в течение некоторых лет. Суммарная разница фаз рядов динамики хищника и жертвы составляет более двух лет, причем данные о шкурках рыси опережают фазу в среднем на один год по сравнению с количеством шкурок зайца (Leigh, 1968; Gilpin, 1973; Bulmer, 1974). При этом полевая популяция рысей отстает по фазе на один год от полевой популяции зайцев (Keith, 1963; O’Donoghue et al., 1998). Расхождение фаз в противоположных направлениях настолько “загадочно” (Leigh, 1968), что побудило предположить, что эти свойства рядов данных являются результатом “внутренней саморегуляции” как зайца, так и рыси (Zhang et al., 2007).

Второй набор данных по популяционной динамике хищника и жертвы был взят из ежегодных данных о численности лосей (*Alces alces*) и волков (*Canis lupus*) на о. Айл-Ройал. Айл-Ройал (Isle Royale, 48°06′00″ с.ш., 88°33′00″ з.д.) — отдаленный дикий остров площадью 544 км<sup>2</sup> на оз. Верхнее в Северной Америке, где обитают волки и лоси. В настоящее время здесь организован Национальный парк Айл-Ройал (<https://isleroyalewolf.org/>). Исследователи начали ежегодные наблюдения за волками и лосями на о. Айл-Ройал в 1958 г., и животные изучаются уже более пяти десятилетий. Имеется много публикаций, посвященных анализу собранных данных (Vucetich et al., 2011; Montgomery et al., 2014; Hedrick et al., 2019; Hoy et al., 2019, и др.). Это исследование представляет собой одно из самых продолжительных непрерывных исследований системы “хищник—жертва” в экологии. Изучаемые популяции лосей и волков взаимодействуют, по существу, как изолированная система “один вид-хищник — один вид-жертва” (Peterson et al., 1998). Волки являются единственным хищником, охотящимся на лосей, и лоси со-

ставляют более 90% биомассы в рационе волков (Peterson, Page, 1988). Наиболее важные события в динамике популяций были непредсказуемы. В 1980 г. популяция волков резко сократилась, когда люди случайно занесли на территорию Национального парка собачье вирусное заболевание. В 1996 г. популяция лосей резко сократилась во время самой суровой зимы за всю историю наблюдений и неожиданного нашествия лосиногубящего клеща. В конце 1990-х интенсивный уровень инбридинга среди волков был смягчен, когда волки иммигрировали из Канады. В ответ популяция волков в начале XXI в. в целом увеличилась, несмотря на сокращение численности лосей.

#### *Методы моделирования динамики численности популяций*

При моделировании возникает проблема выбора адекватной модели, которая, в частности, учитывала бы запаздывание во времени между изменением состояния моделируемой популяции жертв и запаздыванием воздействия хищников на популяцию жертвы.

Большинство исследователей полагают, что запаздывание — это наличие зависимости скорости изменения численности популяции от значений ее же численности в некоторые предыдущие моменты времени (Вольтерра, 1976; Колесов, 1981; Марри, 1983; Дьери, Перцев, 1987; Перцев, 1997; Bergman, 2003). Существуют и другие мнения, например, когда запаздывание определяется как время, необходимое для того, чтобы регуляторные механизмы вернули систему в исходное состояние (Исаев и др., 2001). И те и другие авторы считают, что именно запаздывание в действии различных популяционных регуляторных механизмов играет наиболее существенную роль в динамике численности. И если в первом случае в качестве моделей популяционной динамики рассматриваются обыкновенные дифференциальные уравнения с распределенным или сосредоточенным запаздыванием (Hutchinson, 1947; Колесов, 1981; Марри, 1983), а также рекуррентные уравнения с запаздыванием (Bjornstad et al., 1999; Gonzales-Andujar, Hughes, 2000; Benton et al., 2001; Fromentin et al., 2001), то во втором случае можно использовать эти же дифференциальные уравнения без запаздывающего аргумента. Если система находилась в состоянии равновесия и была выведена из нее, например, под воздействием модифицирующих факторов (и при этом ее динамика описывалась обыкновенными дифференциальными уравнениями), то потребуется определенное время, чтобы она вернулась в некоторую  $\epsilon$ -окрест-

ность стационарного состояния, из которого она была выведена. Время возвращения системы будет зависеть от величины  $\epsilon$  отклонения и не будет постоянной.

Впрочем, эти два различных определения запаздывания вовсе не исключают друг друга: и то и другое запаздывание может присутствовать в одной и той же системе. Однако это приводит к путанице в понимании сути популяционных процессов. Эта путаница начинается с самых простых вопросов: о каком конкретно запаздывании идет речь в том или ином случае, и как именно корректно учесть это запаздывание в математической модели? В литературе встречаются также математические модели, в которых вводится непрерывное (распределенное) запаздывание (Вольterra, 1976; Перцев и др., 2003).

В настоящей работе в качестве объектов моделирования отдельно выступали популяции хищников и жертв, для которых рассматривались авторегрессионные модели. В таких моделях обратные связи и запаздывание характеризуют влияние прошлых состояний объекта на его текущее состояние. Для анализируемых систем было предположено, что обратные связи линейны и имеют следующий вид  $w(t) = ax(t - \tau)$  с запаздыванием  $\tau$  и амплитудой обратной связи  $a > 0$  для положительной обратной связи и  $a < 0$  для отрицательной обратной связи. Количество обратных связей разного знака и с разным запаздыванием для конкретных видов неизвестно, но в общем случае, с учетом обратных связей для стационарной во времени авторегрессионной (AR) системы, можно записать следующее уравнение:

$$y(t) = \sum_{j=1}^k a_j y(t - j) + \mu, \quad (1)$$

где  $k$  – порядок авторегрессии;  $\mu$  – ошибка измерений;  $a_0, \dots, a_j, \dots, a_k$  – коэффициенты, характеризующие интенсивность обратных связей с запаздыванием  $j$ .

Величина  $a_j = \frac{\partial y(t)}{\partial y(t - j)}$  в (1) характеризует восприимчивость популяции в год  $t$  к изменению ее численности в год  $(t - j)$ . При этом влияние обратных связей в момент времени  $t$  пропорционально величине переменной  $y(t - j)$ , а тип обратной связи (положительной или отрицательной) определяется знаком  $a_j$ . Если значение  $a_j$  положительно, то этот показатель характеризует линейную положительную обратную связь между годами  $t$  и  $(t - j)$ . Если значение  $a_j$  отрицательно, то  $a_j$  характеризует линейную отрицательную обратную связь между численностями в годы  $t$  и  $(t - j)$ .

Таким образом, для построения модели необходимо оценить порядок авторегрессии  $k$ , характеризующий число обратных связей в системе, величину и знаки коэффициентов (1). Для оценки порядка авторегрессии и времени запаздывания в системе обратной связи обычно рассматривается парциальная автокорреляционная функция (ПАКФ). Порядок  $k$  авторегрессии в системе оценивается по максимальному сдвигу значимой ПАКФ (Дженкинс, Ваттс, 1971). Если известен временной ряд  $\{y(t)\}$  и порядок  $k$  авторегрессии уравнения (1), то уравнение можно рассматривать как линейное регрессионное уравнение относительно неизвестных параметров  $a_0, \dots, a_j, \dots, a_k$ . В этом случае значения коэффициентов обратной связи в AR-уравнении можно найти, рассматривая (1) как линейное регрессионное уравнение с неизвестными переменными, для решения которого можно использовать традиционные методы наименьших квадратов (Андерсон, 1976).

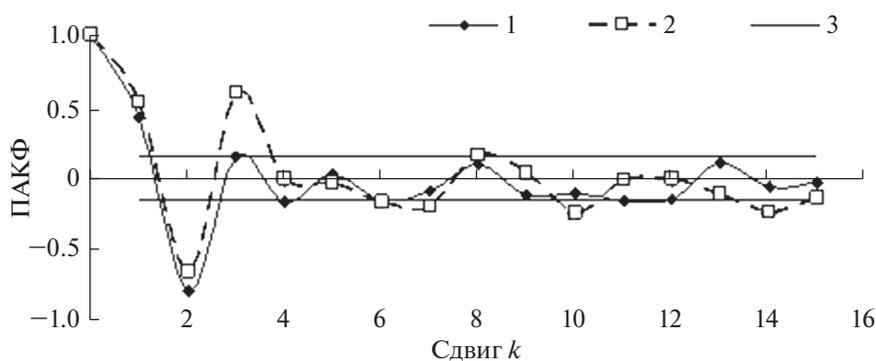
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе временных рядов популяции зайцев в зоне Гудзонова залива для уменьшения дисперсии значений временных рядов  $\{x(i)\}$  был осуществлен переход к логарифмической шкале. Так как характеристики ПАКФ вычисляются для стационарных временных рядов, а временной ряд численности зайцев характеризуется трендом  $\ln \hat{x}(t) = 28.38 - 0.0132t$  (где  $t$  – год учетов), то после логарифмирования убирался линейный тренд, и начальный логарифмированный ряд трансформировался в ряд  $u(t) = \ln x(t) - \ln \hat{x}(t)$ . На последнем этапе трансформации для уменьшения шума временного ряда проводилась его фильтрация с помощью фильтра Ганна, отсекающего высокочастотную (свыше 0.25 Гц) составляющую ряда (Хемминг, 1987):

$$y(t) = 0.24u(t - 1) + 0.52u(t) + 0.24u(t + 1). \quad (2)$$

Аналогичным образом, но без снятия линейного тренда, трансформировался ряд динамики рыси.

Для сглаженного детрендированного логарифмированного временного ряда динамики численности популяции жертв – зайцев – и аналогичным образом сглаженного логарифмированного ряда динамики численности популяции хищника – рыси (временной тренд для ряда рысей не проявлялся) – по данным Компании Гудзонова залива производилась оценка порядка авторегрессии по характеристикам ПАКФ (Дженкинс, Ваттс, 1971) (рис. 2).



**Рис. 2.** ПАКФ сглаженного детрендированного логарифмированного временного ряда динамики численности зайцев и сглаженного логарифмированного ряда динамики рыси в зоне Гудзонова залива. 1 — ПАКФ ряда зайцев, 2 — ПАКФ ряда рыси; 3 — стандартная ошибка ПАКФ.

Так как порядок авторегрессии ряда зайцев, согласно рис. 2, равен двум годам, то уравнение, описывающее динамику их популяции, можно записать следующим образом:

$$y(t) = a_0 + a_1y(t-1) + a_2y(t-2), \quad (3)$$

где  $a_0$ – $a_2$  — коэффициенты AR-уравнения.

Для популяции рыси порядок авторегрессии, согласно рис. 2, равен трем годам, и уравнение, описывающее трансформированную динамику  $z(t)$  популяции, можно записать следующим образом:

$$z(t) = b_0 + b_1z(t-1) + b_2z(t-2) + b_3z(t-3). \quad (4)$$

В табл. 1 приведены расчетные значения коэффициентов уравнений (3) и (4) для популяций зайцев и рыси и их достоверности.

Как видно из табл. 1, для регуляции численности популяции зайцев характерно наличие двух контуров обратной связи: положительной обратной связи между текущей плотностью популяции и плотностью популяции в предыдущий сезон и отрицательной обратной связи между текущей плотностью популяции и плотностью популяции за два года до этого. Положительная обратная связь, по всей видимости, характеризует процесс размножения: чем больше плотность особей-родителей, тем больше и плотность особей-потомков. Что касается отрицательной обратной связи, то можно предположить, что отрицательная обратная связь, проявляющаяся через два поколения, характеризует (с запаздыванием на два года) влияние хищников и (или) изменение состояния кормовых ресурсов.

Корректность модели оценивалась, во-первых, по значению коэффициента детерминации  $\text{adj}R^2$  уравнения (3): чем ближе к 1 значение  $\text{adj}R^2$ , тем большую долю дисперсии переменной  $y(i)$

описывает модель. С помощью  $F$ -теста Фишера и  $t$ -критерия оценивалась значимость коэффициентов модели (Поллард, 1982).

На рис. 3 приведены графики временных рядов трансформированных данных учетов зайцев (тысяч шкурок) и модельных данных. По данным табл. 1 коэффициент детерминации модели  $\text{adj}R^2 = 0.75$ , т.е. предложенная модель учитывает 75% дисперсии данных, что, конечно, достаточно много. Следует отметить, что предложенная модель не только хорошо описывает динамику амплитуды временного ряда данных, но и согласуется с ним по фазе, на что указывают значения кросс-корреляционной функции (ККФ) ряда данных зайцев и модельного ряда (рис. 4).

Таким образом, для построения модели популяции жертвы нет необходимости знать, сколько видов хищников (включая человека) воздействуют на эту популяцию.

Аналогично анализу временного ряда зайцев, можно провести анализ временного ряда рысей. В табл. 1 приведены коэффициенты уравнения (4). Как видно, все коэффициенты уравнения (4) значимы, и модель (4) описывает динамику трансформированного ряда рысей с коэффициентом детерминации  $\text{adj}R^2 = 0.82$ . На рис. 5 представлены графики трансформированного ряда данных по динамике рыси и модельного ряда (4).

Точно так же, как для временного ряда зайцев, для оценки синхронности трансформированного временного ряда данных рыси и модельного ряда вычислялась кросс-корреляционная функция для этих рядов (рис. 6).

В том, что касается популяции рыси, можно полагать, что кормом для нее служат зайцы, а прочие хищники, включая трапперов, выступают в качестве конкурентов. Тем не менее всю информацию о динамике численности популяции ры-

си, точно так же, как и популяции зайцев, можно получить из данных только по ряду динамики этого хищника, не пользуясь данными (впрочем, неизвестными) по динамике видов-конкурентов.

Аналогично рядам “заяц–рысь” были рассмотрены результаты учетов сопряженной динамики популяции жертвы (лосей) и популяции хищников (волков) на о. Айл-Ройал. Для этой системы воздействие других видов хищников на популяцию жертв было исключено. Точно так же, как для системы “заяц–рысь”, для популяций лосей и волков были рассмотрены авторегрессионные уравнения типа (3) и (4). После трансформации данных, аналогичной трансформациям, выполненным для зайцев и рыси, были выполнены расчеты ПАКФ для этих видов и найдено, что для популяции лосей порядок авторегрессии равен 2, а для популяции волков порядок авторегрессии равен 3. Далее были вычислены коэффициенты AR(2)-уравнения для популяции лосей и коэф-

фициенты AR(3)-уравнения для популяции волков (табл. 2).

Как следует из табл. 2, модель для популяции лосей с очень высокой точностью описывает временной ряд данных наблюдений ( $adjR^2 = 0.978$ ) (рис. 7).

Коэффициент детерминации  $adjR^2 = 0.875$  модели для популяции волков описывает временной ряд данных наблюдений с меньшей, но все равно достаточно высокой точностью (рис. 8).

Таким образом, порядок авторегрессии для популяций жертв – зайцев и лосей – составляет два года. При этом одна из обратных связей – положительная, а вторая – отрицательная. Для популяций хищников – рысей и волков – порядок модельной авторегрессии равен 3, и динамика этих популяций определяется тремя обратными связями: двумя положительными и одной отрицательной. Положительную обратную связь между численностями популяций жертв в смежные годы можно трактовать как связанную с

**Таблица 1.** Расчетные значения коэффициентов уравнений (3) и (4) и их достоверности

Переменная	Коэффициент	Ст. ошибка	t-критерий	p-уровень
Зайцы				
$a_0$	0.065	0.047	1.38	0.175457
$y(t - 2)$	-0.836	0.085	-9.80	0.000000
$y(t - 1)$	0.808	0.087	9.28	0.000000
$adjR^2$	0.75			
F-тест	63.6			
$\eta$	0.147			
Рыси				
$b_0$	0.614	0.349	1.76	0.086400
$z(t - 3)$	0.741	0.107	6.96	0.000000
$z(t - 2)$	-1.373	0.126	-10.91	0.000000
$z(t - 1)$	1.439	0.109	13.25	0.000000
$adjR^2$	0.82			
F-критерий	64.7			
$\eta$	0.132			

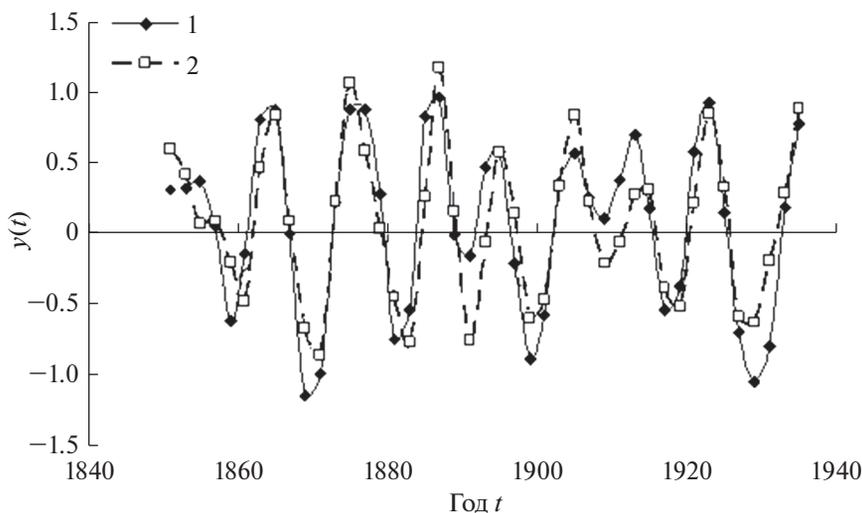


Рис. 3. Временные ряды трансформированных данных числа закупленных шкурок зайцев (кривая 1) и модельные данные (кривая 2).

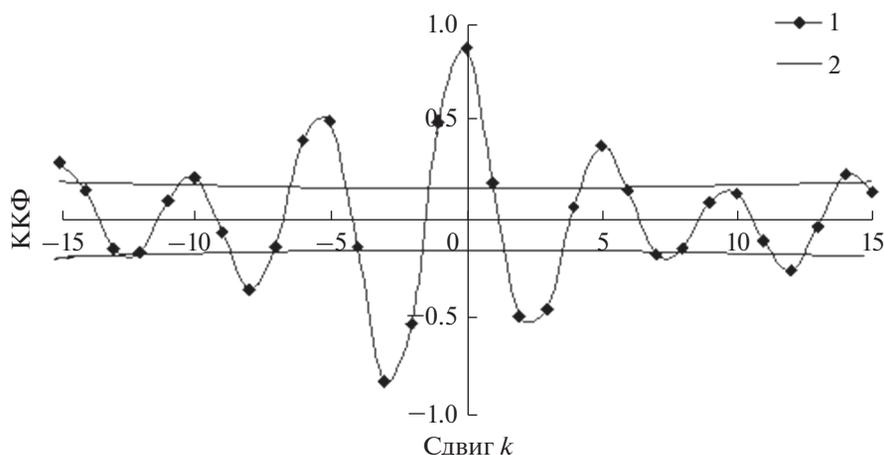


Рис. 4. Кросскорреляционная функция (ККФ) трансформированного ряда численности зайцев и модельного ряда: 1 – ККФ, 2 – стандартная ошибка ККФ.

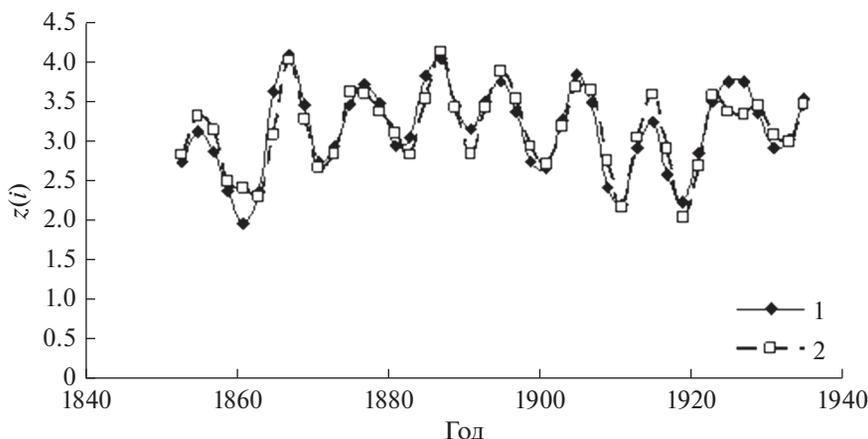
рождаемостью, отрицательную обратную связь для популяций жертв между данным  $i$ -го и  $(i-2)$ -го годов можно рассматривать как запаздывание воздействия хищников на жертв. Можно предположить, что для популяций хищников положительная обратная связь между данными  $i$ -го и  $(i-3)$ -го годов связана с наличием времени взросления особей и достижения ими возраста активной охоты.

Насколько стационарны ряды динамики численности популяций жертв? Для AR(2)-моделей критерий устойчивости характеризуется выполнением следующих условий (Wei, 2006):

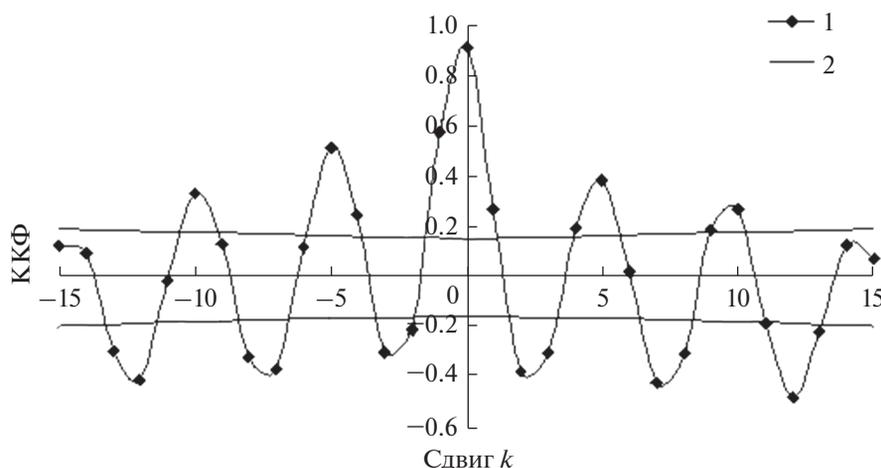
$$\begin{cases} a_2 + a_1 < 1 \\ a_2 - a_1 < 1 \\ -1 < a_2 < 1 \end{cases} \quad (5)$$

Из данных по моделям зайцев и лосей в табл. 1 и 2 следует, что для этих популяций условия (5) удовлетворяются, и динамику численности этих видов можно считать стационарной.

Методы анализа динамики численности животных и построения AR-моделей предполагают, что тип модели известен и ее параметры не изменяются во времени. Однако реальные популяции



**Рис. 5.** Трансформированный временной ряд динамики численности рыси (1) по данным Компании Гудзонова залива и модельный ряд (2).



**Рис. 6.** Кросскорреляционная функция (ККФ) трансформированного и модельного рядов динамики численности рыси: 1 – ККФ, 2 – стандартная ошибка ККФ на уровне значимости  $p = 0.05$ .

и окружающая среда, в которой эта популяция существует, не могут быть смоделированы абсолютно точно, они могут изменяться непредсказуемым образом и подвергаться воздействию различных возмущающих факторов.

В системах всегда будут возникать отклонения от идеальной модели, вызываемые различными причинами:

- изменениями параметров популяции и природной среды в силу различных обстоятельств;
- свойствами популяций и природной среды, не учтенными в модели;

- не учтенным в модели запаздыванием во времени при взаимодействии популяции со средой;
- изменением устойчивого состояния популяции;
- ошибками при учетах численности популяции;
- непредсказуемыми внешними воздействиями.

Для AR-моделей популяционной динамики важной характеристикой, позволяющей оценить изменение состояния популяции при различного рода трансформациях внешней среды и собственно характеристик популяции, является запас модели по устойчивости. Запас по устойчивости ха-

**Таблица 2.** Коэффициенты авторегрессионных уравнений для популяций лосей и волков на о. Айл-Ройал

Переменная	Коэффициент	Ст. ошибка	<i>t</i> -критерий	<i>p</i> -уровень
Лоси				
$a_0$	0.623	0.228	2.73	0.008844
$y(t-2)$	-0.711	0.104	-6.81	0.000000
$y(t-1)$	1.620	0.104	15.62	0.000000
adjR <sup>2</sup>	0.978			
<i>F</i> -тест	443.2			
$\eta$	0.080			
Волки				
$b_0$	0.244	0.179	1.36	0.180165
$z(t-3)$	0.476	0.138	3.44	0.001271
$z(t-2)$	-1.211	0.222	-5.46	0.000002
$z(t-1)$	1.655	0.137	12.09	0.000000
adjR <sup>2</sup>	0.875			
<i>F</i> -тест	112.8			
$\eta$	0.080			

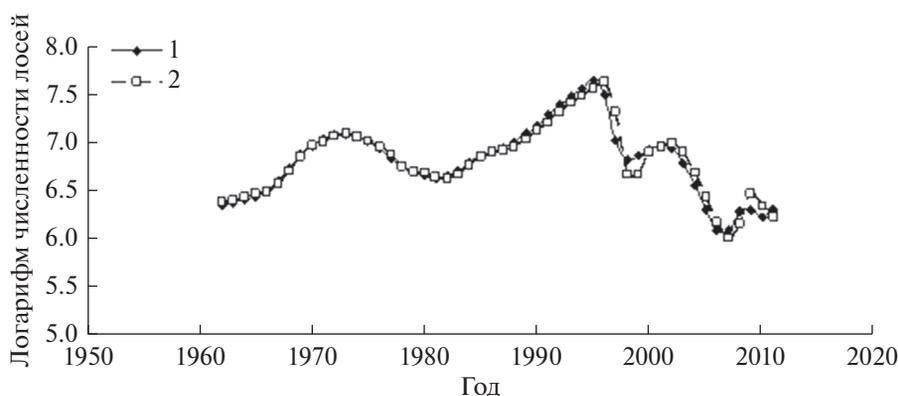
рактически характеризует близость этой точки к границам зоны устойчивости. Для оценки запаса устойчивости дискретных систем используется критерий Михайлова и годограф Михайлова (Ким, 2007):

$$D(j\nu) = \bar{D}(q)|_{q=\exp(j\nu)}, \quad \nu \in [-\pi, \pi], \quad (6)$$

где  $\bar{D}(q)$  – нормированный по старшей степени  $q$  характеристический многочлен исследуемой системы.

Система с некоторым характеристическим полиномом является устойчивой, если годограф Михайлова (6) при изменении переменной  $\nu$  от  $-\pi$  до  $\pi$ , начинаясь на вещественной оси, обходит последовательно вокруг точки  $q = 0$  против часовой стрелки  $4n$  квадрантов (Гайдук и др., 2011). Рассмотрим авторегрессионное уравнение для модели лосей:

$$y(i) = 1.620y(i-1) - 0.711y(i-2) + 0.623. \quad (7)$$

**Рис. 7.** Трансформированный временной ряд динамики численности лосей (1) на о. Айл-Ройал и модельный ряд (2).

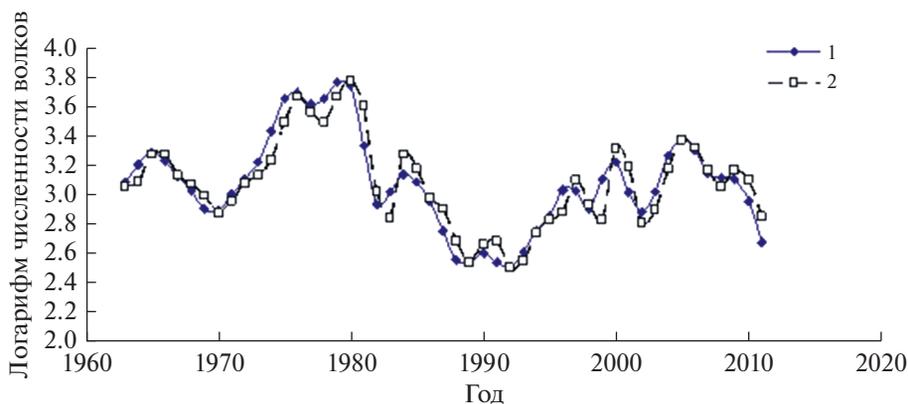


Рис. 8. Трансформированный временной ряд динамики численности волков (1) на о. Айл-Ройал и модельный ряд (2).

Характеристический многочлен  $\bar{D}(q)$  для уравнения (7) имеет следующий вид:

$$\bar{D}(q) = q^2 - 1.620q + 0.711 = 0. \quad (8)$$

После перехода от переменной  $q$  к новой комплексной переменной  $v$ :  $q = \frac{1+v}{1-v}$  получим характеристическое уравнение относительно  $v$ :

$$\bar{D}(jv) = e^{j2v} - 1.62e^{jv} + 0.711. \quad (9)$$

Для построения годографа Михайлова в выражении (9) выделяются действительная  $P(v)$  и мнимая  $Q(v)$  составляющие:

$$\begin{aligned} P(v) &= \cos 2v - 1.62 \cos v + 0.711 \\ Q(v) &= \sin 2v - 1.62 \sin v. \end{aligned} \quad (10)$$

Далее в плоскости  $\{P(v), Q(v)\}$  для значений переменной  $v$  от  $-\pi$  до  $\pi$  строится кривая годографа, каждая точка которого на плоскости есть значения  $P(v_0)$  и  $Q(v_0)$  на некотором значении  $v = v_0$ . Запас по устойчивости  $\eta$  по критерию Михайлова есть радиус окружности с центром в точке  $q = 0$ , которую можно вписать в нуль годографа Михайлова.

Несмотря на внешне сложную процедуру расчета, расчет запаса по устойчивости выполняется с помощью простой программы (табл. 3) в пакете MATLAB.

Для расчета запаса по устойчивости в пакете MATLAB необходимо загрузить данные из табл. 3 и выполнить лишь одну операцию: ввести в строку 1 значения коэффициентов авторегрессионной модели. По определению величина запаса по устойчивости  $\eta \geq 0$ , и чем меньше значение  $\eta$ , тем больше вероятность “срыва” и потери устойчивости системы при внешних воздействиях.

Показатели запаса по устойчивости для рассмотренных популяций хищников и жертв при-

ведены в табл. 1 и 2. Как видно, запас по устойчивости для компонентов системы “рысь–заяц” практически одинаков (0.147 для зайца и 0.132 для рыси). Одинаковы ( $\eta = 0.08$ ) и запасы по устойчивости для популяций системы “волк–лось”. Запас по устойчивости для системы “рысь–заяц” несколько больше запаса по устойчивости компонентов системы “волк–лось”. Заметим, что запасы по устойчивости для хищников значимо не отличаются от таковых для жертв, так что значение запаса по устойчивости не зависит от функциональной роли вида в экосистеме и порядка AR-модели. При меньшем запасе по устойчивости именно в системе “волк–лось” наблюдались сильные колебания численности этих видов.

В предложенных AR-моделях (кстати, точно так же, как и в классических моделях “хищник–жертва”) не учитывается влияние модифицирую-

Таблица 3. Листинг программы в пакете MATLAB для расчета запаса по устойчивости авторегрессионной модели (Гайдук и др., 2011)

```
Dq = [1 a[1] a[2];
Dq = Dq/Dq(1);
nu = (-pi: pi/(100*length(Dq)):pi);
j = sqrt(-1);
z = exp(j*nu);
GM = polyval (Dq, q);
eta = min (abs(GM));
disp ([‘запас устойчивости eta =’ num2str(eta)])
```

щих факторов (например, погодных) на динамику численности популяций. Для учета модифицирующих факторов в модель “хищник–жертва” можно было бы ввести дополнительные уравнения, связывающие коэффициенты модели и влияние погодных факторов. Однако такое преобразование модели “хищник–жертва” ведет к необходимости верификации дополнительных коэффициентов и появлению большого числа режимов динамики видов, а следовательно, к трудностям анализа таких моделей. Но влияние модифицирующих факторов достаточно просто учесть, перейдя от логарифмических AR-моделей к логарифмическим ADL-моделям (autoregressive distributed lag model), в которых влияние внешних факторов учитывается введением дополнительного аддитивного члена с коэффициентом, характеризующим восприимчивость динамики численности к погодным характеристикам (Soukhovolsky et al., 2022). В такой модели при известных данных о численности популяции и погодных условиях коэффициенты модели находятся точно так же, как и для AR-модели, расчетом регрессионной модели с неизвестными коэффициентами восприимчивости.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрена возможность построения модели популяции жертвы в системе “хищник–жертва” без использования данных по динамике численности хищников. Проведенные расчеты показали, что для моделирования популяций жертв нет необходимости иметь какую-либо информацию о популяции хищника. Авторегрессионные модели с набором линейных положительных и отрицательных обратных связей фактически заменяют данные по динамике популяции хищника. Предложенный подход может быть использован для моделирования локальных популяций животных, для которых нет полных данных об их взаимодействиях с другими видами в экосистеме.

И модель популяции зайцев в зоне Гудзонова залива, и модель популяции лосей на о. Айл-Ройал можно с достаточно высокой точностью построить без знания динамики численности хищников – рыси и волка. При этом, в частности, для популяции лосей коэффициент детерминации  $\text{adj}R^2 = 0.975$ , т.е. модель практически по точкам повторяет ряд натуральных данных.

В качестве характеристики качества модели можно использовать не только невязку наборов модельных и натуральных данных, но и в числе переменных в модели. Для AR(2)-модели число свободных переменных равно 3, тогда как для модели Лотки–Вольтерра оно равно 6, а для HLT-мо-

дели (hare-lynx-trapper model; Deng, 2018) число переменных равно 20. Понятно, что чем больше переменных в модели, тем длиннее должен быть ряд данных, требуемых для ее верификации и тем меньше (при одной и той же длине ряда данных) надежность расчета коэффициентов модели.

При объяснении моделируемых процессов, безусловно, нельзя говорить о том, что такой хищник, как рысь, однозначно регулирует численность своей жертвы – зайца. Видимо, в данном случае необходимо принимать во внимание характер активности еще одного “хищника” – траппера, о поведении которого, к сожалению, нет каких-либо данных. Более проста ситуация с описанием взаимодействия “волк–лось” на территории заповедника, в котором запрещена охота. Там, судя по цитированным выше работам, происходит простое взаимодействие “один вид хищников – один вид жертв”. Но во всех случаях хищничество, безусловно, влияет на динамику численности жертв, и во всех случаях запаздывание во времени в авторегрессионной модели можно трактовать как показатель влияния хищника. Хотя ряды данных по сопряженной динамике численности хищников и жертв у млекопитающих немногочисленны, в нашем распоряжении имеются многочисленные данные по динамике численности лесных насекомых – филофагов. Хотя данные по динамике паразитов и хищников различных видов филофагов практически всегда отсутствуют, никто не сомневается, что воздействие паразитов и хищников на популяции насекомых существует. Ранее мы описали авторегрессионные модели (чаще всего второго порядка), которые с высокой степенью точности позволили описать динамику филофагов (Исаев и др., 2015; Isaev et al., 2017; Суховольский и др., 2020). Так что можно полагать, что использование авторегрессионных моделей (логарифмически линейных) может описать достаточно широкий “спектр” динамики разных видов. По-видимому, общность и эффективность авторегрессионных моделей для разных видов животных объясняется тем, что в их основе лежит учет влияния обратных связей (как положительных, так и отрицательных). Фактически авторегрессионная модель выступает и как инструмент описания натуральных данных, и как инструмент объяснения процессов в экосистеме. Сочетание положительных и отрицательных обратных связей в системе позволяет поддерживать устойчивость динамики изучаемых популяций в течение длительного времени, ибо все изученные виды существуют в течение длительного времени – от 50 до 120 лет, как это наблюдается для серой лиственничной листовертки

*Zeiraphera griseana* (Baltensweiler, Fischlin, 1988). Кроме того, авторегрессионные модели характеризуются спектром временных рядов, в котором присутствуют предельные циклы с разными характерными временами в зависимости от порядка авторегрессии, что позволяет учесть колебания в моделируемой системе.

Границы применения авторегрессионной модели определяются техническими причинами: длиной анализируемых рядов (не менее 20–25 членов с учетом того, что при расчетах парциальной автокорреляционной функции, необходимой для оценки порядка авторегрессии, число значимых членов этой функции не превосходит четверти длины изучаемого ряда), и стационарностью процессов в экосистеме. Однако обычно можно провести фильтрацию нестационарного ряда и выделить стационарную составляющую, для которой удается построить AR-модель.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана РНФ (грант № 22-24-00148).

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андерсон Т.*, 1976. Статистический анализ временных рядов. М.: Мир. 755 с.
- Базыкин А.Д.*, 1985. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука. 181 с.
- Базыкин А.Д.*, 2003. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Ин-т комп. технологий. 368 с.
- Вольтерра В.*, 1976. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука. 288 с.
- Гайдук А.Р., Беляев В.Е., Пьявченко Т.А.*, 2011. Теория автоматического управления в примерах и задачах. СПб.: Лань. 464 с.
- Дженкинс Г., Ваттс Д.*, 1971. Спектральный анализ и его приложения. М.: Мир. Вып. 1. 316 с.; Вып. 2. 287 с.
- Дорф Р.К., Бишон Р.Х.*, 2004. Современные системы управления. М.: Лаборатория Базовых Знаний. 832 с.
- Дьери И., Перцев Н.В.*, 1987. Об устойчивости положений равновесия функционально с дифференциальных уравнений запаздывающего типа, обладающих свойством смешанной монотонности // ДАН СССР. Т. 297. № 1. С. 23–25.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г.*, 1973. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых // ДАН СССР. Т. 208. Вып. 1. С. 225–228.
- Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В.*, 2015. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Т-во науч. изд. КМК. 276 с.
- Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П., Киселев В.В., Суховольский В.Г.*, 2001. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука. 347 с.
- Ким Д.П.*, 2007. Теория автоматического управления. Т. 1. М.: Физматлит. 312 с.
- Колесов Ю.С.*, 1981. Некоторые задачи математической экологии // Дифференциальные уравнения и их применение. № 29. Вильнюс: Мокслас. С. 27–35.
- Кондаков Ю.П.*, 1974. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 206–265.
- Марри Дж.*, 1983. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях. М.: Мир. 397 с.
- Недорезов Л.В., Утюпин Ю.В.*, 2011. Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций: аналитический обзор. Новосибирск: ГПНТБ СО РАН. 234 с.
- Перцев Н.В.*, 1997. Об одном обобщении логистической модели динамики популяций с ограниченным временем жизни особей // Вестн. ОмГУ. № 1. С. 14–16.
- Перцев Н.В., Пичугина А.Н., Пичугин Б.Ю.*, 2003. Поведение решений диссипативной интегральной модели Лотки–Вольтерра // Сиб. журн. индустр. математики. Т. 6. № 2 (14). С. 95–106.
- Поллард Дж.*, 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.*, 1978. Устойчивость биологических систем. М.: Наука. 352 с.
- Суховольский В.Г., Тарасова О.В., Ковалев А.В.*, 2020. Моделирование критических явлений в популяциях лесных насекомых // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 5. С. 374–386.
- Хемминг Р.В.*, 1987. Цифровые фильтры. М.: Недра. 221 с.
- Юрченко Г.И., Турова Г.И.*, 2007. Сибирский и белополюсый шелкопряды на Дальнем Востоке. Хабаровск: Изд-во ФГУ ДальНИИЛХ. 98 с.
- Baltensweiler W., Fischlin A.*, 1988. The larch budmoth in the Alps // Dynamics of Forest Insect Populations. Boston: Springer. P. 331–352.
- Benton T.G., Ranta E., Kaitala V., Beckerman A.P.*, 2001. Maternal effects and the stability of population dynam-

- ics in noisy environments // *J. Anim. Ecol.* V. 70. P. 590–599.
- Berryman A.A., 1981. Population Systems: A General Introduction. N.-Y.: Plenum Press. 222 p.
- Berryman A.A., 2003. On principles, laws and theory in population ecology // *Oikos*. V. 103. № 3. P. 695–701.
- Bjornstad O.N., Fromentin J.M., Stenseth N.C., Gjosaeter J., 1999. Cycles and trends in cod populations // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 96. P. 5066–5071.
- Britton N.F., 2003. Essential Mathematical Biology. L.: Springer. 335 p.
- Bulmer M.G., 1974. A statistical analysis of the 10-year cycle in Canada // *J. Anim. Ecol.* V. 43. P. 701–718.
- Deng B., 2018. An inverse problem: Trappers drove hares to eat lynx // *Acta Biotheor.* V. 66. P. 213–242.
- Elton C., Nicholson M., 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada // *J. Anim. Ecol.* V. 11. P. 215–244.
- Fromentin J.M., Myers R.A., Bjornstad O.N., Stenseth N., Gjosaeter J., Christie H., 2001. Effects of density-dependence and stochastic processes on the regulation of cod populations // *Ecology*. V. 82. № 2. P. 567–579.
- Gause G.F., 1934. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Gilpin M.E., 1973. Do hares eat lynx? // *Am. Nat.* V. 107. № 957. P. 727–730.
- Gomatam J., 1974. A new model for interacting populations two species systems // *Bull. Math. Biol.* V. 36. P. 347–353.
- Gonzales-Andujar J.L., Hughes G., 2000. Complex dynamics in weed populations // *Funct. Ecol.* V. 14. P. 524–526.
- Hedrick P., Robinson J., Peterson R.O., Vucetich J.A., 2019. Genetics and extinction and the example of Isle Royale wolves // *Anim. Conserv.* V. 22. № 3. P. 302–309.
- Hewitt C.G., 1921. The Conservation of the Wild Life of Canada. N.-Y.: Charles Scribner's Sons. 344 p.
- Hoy S.R., Vucetich J.A., Liu R., DeAngelis D.L., Peterson R.O., et al., 2019. Negative frequency-dependent foraging behavior in a generalist herbivore (*Alces alces*) and its stabilizing influence on food-web dynamics // *J. Anim. Ecol.* V. 88. P. 1291–1304.
- Hutchinson G.E., 1947. Theory of competition between two social species // *Ecology*. V. 28. P. 319–321.
- Isaev A.S., Soukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V., 2017. Forest Insect Population Dynamics, Outbreaks and Global Warming Effects. N.-Y.: Wiley. 298 p.
- Keith L.B., 1963. Wildlife's Ten-Year Cycle. Madison: Univ. Wisconsin Press. 221 p.
- Leigh G., 1968. The ecological role of Volterra's equations // Some of Mathematical Problems of Biology. Providence: American Mathematical Society. P. 1–61.
- Lotka A.J., 1925. Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams and Wilkins. 460 p.
- Montgomery R.A., Vucetich J.A., Roloff G.J., Bump J.K., Peterson R.O., 2014. Where wolves kill moose: The influence of prey life history dynamics on the landscape ecology of predation // *PLoS One*. V. 9. № 3. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091414>
- O'Donoghue M., Boutin S., Krebs C.J., Zuleta G., Murray D.L., Hofer E.J., 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle // *Ecology*. V. 79. P. 1193–1208.
- Odum E.P., Barrett G.W., 1971. Fundamentals of Ecology. Philadelphia: Saunders. 574 p.
- Peterson R.O., Page R.E., 1988. The rise and fall of Isle Royale wolves, 1975–1986 // *J. Mammal.* V. 69. P. 89–99.
- Peterson R.O., Thomas N.J., Thurber J.M., Vucetich J.A., Waite T.A., 1998. Population limitation and the wolves of Isle Royale // *J. Mammal.* V. 79. № 3. P. 828–841.
- Rohner C., 1996. The numerical response of great horned owls to the snowshoe hare cycle: Consequences of non-territorial 'floaters' on demography // *J. Anim. Ecol.* V. 65. P. 359–370.
- Royama T., 1992. Analytical Population Dynamics. L.: Chapman and Hall. 371 p.
- Soukhovolsky V., Kovalev A., Tarasova O., Modlinger R., Křenová Z. et al., 2022. Wind damage and temperature effect on tree mortality caused by *Ips typographus* L.: Phase transition model // *Forests*. V. 13. <https://doi.org/10.3390/f13020180>
- Stenseth N.C., Falck W., Bjørnstad O.N., Krebs C.J., 1997. Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: Asymmetric food web configurations between hare and lynx // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 94. P. 5147–5152.
- Turchin P., 2003. Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis. Princeton: Princeton Univ. Press. 472 p.
- Volterra V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // *Nature*. V. 188. P. 558–560.
- Vucetich J.A., Hebblewhite M., Smith D.W., Peterson R.O., 2011. Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator-prey ratios in three wolf-ungulate systems // *J. Anim. Ecol.* V. 80. P. 1236–1245.
- Wei W.W.S., 2006. Time Series Analysis. Boston: Addison Wesley. 614 p.
- Zhang Z.B., Tao Y., Li Z.Q., 2007. Factors affecting hare-lynx dynamics in the classic time series of the Hudson Bay Company, Canada // *Clim. Res.* V. 34. P. 83–89.

**Are data on predators necessary when modeling prey population dynamics?****V. G. Soukhovolsky<sup>a, \*</sup>, Y. D. Ivanova<sup>b</sup>, and A. V. Kovalev<sup>c</sup>***<sup>a</sup>Sukachev Institute of Forest SB RAS  
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia**<sup>b</sup>Institute of Biophysics SB RAS  
Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036 Russia**<sup>c</sup>Federal Research Center KSC SB RAS  
Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russia**\*e-mail: soukhovolsky@yandex.ru*

A new approach is proposed for building a model of the prey population in the “predator–prey” system without using data on the dynamics of the predator numbers. To replace these data, autoregressive models with a set of linear positive and negative feedbacks are considered, which replace data on the influence of predator populations. The proposed approach can be used to model local populations of animals, for which there are no complete data on their interactions with other species in the ecosystem.

УДК 591.9(4-013)

## ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И СТРУКТУРА ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

© 2022 г. Ю. С. Равкин<sup>1</sup>, \*, С. М. Цыбулин<sup>1</sup>, А. А. Ананин<sup>2, 3</sup>, **В. Г. Ивлиев**<sup>4</sup>, Т. К. Железнова<sup>5</sup>, Л. Г. Вартапетов<sup>1</sup>, В. А. Юдкин<sup>1, 6</sup>, В. С. Жуков<sup>1</sup>, Е. С. Преображенская<sup>7</sup>, М. С. Стишов<sup>7</sup>, К. В. Торопов<sup>1</sup>, Е. С. Равкин<sup>8</sup>, И. Н. Богомолова<sup>1</sup>, С. В. Чеснокова<sup>1</sup>, М. И. Лялина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН

ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

<sup>2</sup>ООПТ “Заповедное Подлесье”

ул. Ленина, 71, п. Усть-Баргузин, Республика Бурятия, 671623 Россия

<sup>3</sup>Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН

ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, Республика Бурятия, 670047 Россия

<sup>4</sup>Институт проблем экологии и недропользования АН РТ

ул. Даурская, 28, Казань, Республика Татарстан, 420087 Россия

<sup>5</sup>Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева

ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127434 Россия

<sup>6</sup>Новосибирский государственный университет

ул. Пирогова, 1, Новосибирск, 630090 Россия

<sup>7</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН

Ленинский пр-т, 33, Москва, 119071 Россия

<sup>8</sup>Российский государственный аграрный заочный университет

ш. Энтузиастов, 50, Балашиха, Московская обл., 143907 Россия

\*E-mail: [zm.nsc@yandex.ru](mailto:zm.nsc@yandex.ru)

Поступила в редакцию 21.02.2022 г.

После доработки 06.04.2022 г.

Принята к публикации 28.04.2022 г.

Для выявления пространственно-типологической структуры и организации орнитокомплексов Северной Евразии проанализированы усредненные за первую половину лета (16.05–15.07) результаты учетов птиц, проведенных в период с 1880 по 2019 г. (с перерывами и преимущественно с 1960 г.). В сборе материала участвовали 354 исследователя (в течение 110 лет). Обработка данных проведена с использованием методов многомерной статистики, включая кластерный анализ и линейную качественную аппроксимацию матриц связи. В результате выявлены основные территориальные тренды в сообществах птиц и коррелирующие с ними факторы среды, оценена связь пространственной изменчивости орнитокомплексов с неоднородностью местообитаний. Показана фрактальность пространственной дифференциации населения птиц.

DOI: 10.31857/S0044459622040066

Исследование, послужившее основой для написания статьи, предлагаемой вниманию читателей, выполнено в рамках факторной зоогеографии (Равкин, Ливанов, 2008). Особенность этого направления заключается не только в обязательном выявлении факторов среды, определяющих или объясняющих географическую изменчивость животного населения, но и в переходе при анализе и описании в виртуальное типологическое многомерное факторное пространство из реального хорологического. Методической особенностью работ, выполняемых в рамках факторной зоогеографии, служат факторный (в математическом понимании) и кластерный анализы (послед-

ний ранее называли автоматической классификацией). После этого оценивают силу и общность связи изменчивости населения и основных структурообразующих факторов из числа выявленных в процессе анализа и предметной интерпретации его результатов. Эти показатели рассчитывают с помощью линейной качественной аппроксимации – одного из методов регрессионного анализа. Классификацию и оценку связи выполняют на основе матрицы коэффициентов сходства, обычно для количественных признаков.

Подобные исследования, помимо чисто познавательного, теоретического смысла, имеют и

важное прикладное значение. Оно сводится к возможности вторичного использования собранных для анализа данных, составления прогнозов в пространстве для заполнения “белых пятен” на необследованных территориях по известным для них факторам среды и во времени для предсказаний грядущих изменений в составе животного населения. Для этого используют прогнозные сведения об изменении площадей местообитаний животных и отличий в основных факторах среды – антропогенных и природно-географических.

Наша статья впервые дает представление об изменчивости орнитокомплексов по всей территории Северной Евразии в границах СССР на 1990 г. Предшествующие обобщения были проведены лишь по отдельным регионам в пределах этой территории или выполнены по орнитофауне, т.е. без использования информации по обилию птиц в местообитаниях ранга ландшафтного урочища. Показана фрактальность населения птиц, в первую очередь самоподобие в его неоднородности как по отдельным регионам, так и в целом по обследованной территории.

От зарубежных аналогов (Diamond, 1975; Connor, Simberloff, 1983, 2014; Gotelli, Graves, 1996; Götzenberger et al., 2012; Gao et al., 2016, и др.) наши исследования отличаются, во-первых, анализом не отдельных параметров животного населения (плотность, разнообразие, видовое богатство), а рассмотрением интегральных показателей сообществ в целом, их облика. Облик населения измеряют коэффициентами сходства для количественных признаков. Во-вторых, за рубежом исследования чаще ведут на островах или ограниченных территориях. Наша работа выполнена на огромной территории, как материковой, так и на прилегающих морских акваториях и островах. В статьях, опубликованных в иностранных журналах, приводятся результаты анализа, проведенного в ограниченных рамках выдвинутых гипотез, которые касаются простых факторов среды и взаимоотношений отдельных групп видов животных. Наши подходы и методы – факторные, компонентные и кластерные, традиционные, но хорошо зарекомендовавшие себя, позволяют целенаправленно выявлять не только основные структурообразующие факторы, но и их неразделимые сочетания – природно-антропогенные режимы. Это не только увеличивает информативность получаемых представлений, что улучшает качество прогнозов, но и сокращает время, затрачиваемое на расчеты и анализ. За рубежом работы не редко проводят по квадратам местности, что позволяет говорить лишь о наименее изменчивых во времени факторах (зональность, континентальность, высотная поясность). В наших исследованиях наименьшей ранговой (масштабной) единицей рассмотрения принято ландшафтное урочище. Это делает возможным проводить более детальное рассмотре-

ние, включая влияние состава растительности и почв, степени антропогенной трансформации среды, кормности угодий, их заболоченности, минерального питания болот, водности и значимые сочетания этих факторов. В свою очередь, это позволяет расширить анализ отдельных факторов до целесообразного уровня рассмотрения с максимально возможной полнотой объяснения.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для расчетов и анализа взяты материалы из банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН (Равкин, Ефимов, 2009). Значительная часть их опубликована. Всего использованы оценки обилия 649 видов птиц по 8202 орнитокомплексам, часть которых обследована в течение более чем одного года. В сборе материала участвовали 354 орнитолога. Все учеты проведены на территории Советского Союза в границах 1990 г. и на островах архипелага Шпицбергена (Норвегия). Последние обследованы И.В. Покровской и Г.М. Тертицким. Эти материалы включены в анализ в связи с недостатком сведений по островным арктическим тундрам.

Проведение кластерного анализа больших массивов данных сопряжено с рядом серьезных затруднений. В предыдущих работах мы “избавлялись” от обилия материалов, усредняя их по выделам карт растительности после предварительного расчета средних по данным, собранным в одних и тех же местообитаниях в разные годы, поскольку анализ межгодовых отличий в сообществах птиц представляет собой отдельную задачу. Ее можно решать по территориям, обследованным в течение многих лет. Большинство использованных нами данных собрано в один из сезонов.

В исследованиях, послуживших основой для написания настоящей статьи, мы попытались ничего не усреднять, за исключением материалов, собранных за один летний сезон с недельной, двухнедельной или подекадной повторяемостью на одних и тех же маршрутах. Для анализа использованы результаты учетов птиц с 16 мая по 15 июля в периоды с 1880 по 1907, с 1935 по 1941 и с 1945 по 2019 гг. При этом большая часть материалов собрана после 1960 г. В список соавторов включены орнитологи, доля материалов которых в общей выборке составила не менее 2% по числу обследованных местообитаний, и специалисты, проводившие обработку и анализ данных. Большая часть остальных участников работ упомянута в наших предыдущих публикациях. В этой статье мы упоминаем только часть обобщающих монографий и статей: Е. Равкин, Ю. Равкин, 2005; Жуков, 2006; Цыбулин, 2009; Торопов, Бочкарева, 2014; Железнова, Леппа, 2016; Равкин и др., 2016, 2020; Железнова, 2017; Железнова, Вартапетов, 2018; Железнова, Костылева, 2018; Климова, Го-



Рис. 1. Районы работ. Картографическая основа – по Атласу СССР, 1983.

ропов, 2018; Железнова и др., 2021; Ливанов, 2021. В этих публикациях приведен почти полный список участников исследований и библиографическое описание использованных публикаций, откуда взяты сведения по обилию птиц. Места проведения работ показаны на рис. 1. На нем, с одной стороны, четко видна сравнительно высокая “густота” мест проведения учетов на исследуемой территории. С другой стороны, нельзя не отметить некоторую неоднородность их распределения. Так, в окрестностях ряда городов, где больше орнитологов (Москва, Казань, Екатеринбург, Новосибирск, Томск, Владивосток), собран материал, больший по числу мест проведения учетов. В ряде регионов, наоборот, количество таких участков явно недостаточно (часть Средней Азии, а также Средней, Северо-Восточной и Северо-Притихоокеанской Сибири). Однако в целом материала уже достаточно для первого варианта районирования столь обширной и разнородной территории, как Северная Евразия.

Методы подсчета птиц на маршрутах и пересчета результатов относительных учетов на площадь, в том числе в водно-околоводных местообитаниях, описаны ранее (Науне, 1949; Равкин, 1967; Равкин, Челинцев, 1999; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин и др., 2020). При обработке данных

для настоящего сообщения применены в основном программы факторной классификации (для выявления трендов в населении птиц и основных структурообразующих факторов) и линейной качественной аппроксимации (для оценки связи изменчивости орнитокомплексов и неоднородности среды) (Куперштох, Трофимов, 1975; Трофимов, 1976; Равкин и др., 1978; Равкин, Ливанов, 2008). Расчеты по программе “Факторная классификация”, при использовании которой объем анализируемой матрицы коэффициентов сходства не ограничен, по всем данным заняли почти шесть суток непрерывного счета. Но сложности возникли не при проведении агрегации, а при интерпретации результатов. Затруднения связаны с объяснением выделенных кластеров из-за многомерности связей их состава с разными факторами среды, одинаково влияющими на степень сходства различных орнитокомплексов, и невозможности “удержать в голове” все или даже основные сочетания факторов.

Попытка анализировать результаты кластерного анализа на подвыборках по  $1/8$  части не облегчила процесса интерпретации, хотя в целом подтвердила общий характер объяснения пространственной изменчивости орнитокомплекс-

сов. Поэтому трудности в интерпретации связаны не столько с объемом анализируемого материала, сколько с постепенностью изменений сообществ, разнообразии и значительности территории, где собраны данные.

Алгоритм линейной качественной аппроксимации матриц связи с помощью выделенных градаций факторов не предусмотрен для работы со столь большими выборками, поэтому расчеты выполнены нами на подвыборках. Для этого вся совокупность вариантов населения перед проведением расчетов бинарным способом (отбором последовательно каждой второй пробы) или с помощью генератора случайных чисел разделена на подсовокупности объемом примерно от половины до 1/16 части выборки. По ним и проведены оценки (подробнее см. Равкин, Ливанов, 2008). Различия их в зависимости от размеров подвыборки колебались в пределах 1, реже 2% дисперсии, поэтому можно считать, что оценки слабо зависят от размеров подвыборки, если она пропорционально отражает неоднородность всей совокупности.

Названия видов птиц даны по А.И. Иванову (1976), кроме отдельных позднее описанных видов, а типов фауны — по Б.К. Штегману (1938) с некоторыми дополнениями.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### *Итоговая классификация орнитокомплексов первой половины лета*

Население птиц местообитаний:

I — Надтипа естественных и агроландшафтов суши<sup>1</sup>.

1 — Тундрово-стланикового типа (полярных пустынь и тундр, в том числе в сочетании с лугами и болотами, а также участков низкорослой растительности и стлаников, кроме арчовых; лидеры по обилию — лапландский подорожник, доля в населении — 13%, желтая трясогузка, краснозобый конек, камнешарка и пуночка — по 4%; плотность населения, особей/км<sup>2</sup>/фоновых видов — 189/42; доля в населении преобладающих по обилию типов фауны: арктического — 54%, сибирского — 16%, транспалеарктов — 12%<sup>2</sup>),

1.1 — островных и равнинных материковых (лапландский подорожник 17, камнешарка 6, краснозобый конек, пуночка и желтая трясогузка по 5; 208/40; арктического типа фауны 69, сибирского 13, транспалеарктов 11),

1.1.1 — островов Шпицбергена (пуночка 32, морской песочник 28, моевка 12, белошекая ка-

зарка 8, бургомистр 7; 68/7; арктического типа фауны 100),

1.1.2 — прочих островов (лапландский подорожник и камнешарка по 20, пуночка 16, тулес и чернозобик по 8; 154/15; арктического типа фауны 92),

1.1.3 — материковых равнинных от арктических до северотаежных (лапландский подорожник 17, краснозобый конек 8, желтая трясогузка 7, чечетка и овсянка-крошка по 4; 254/47; арктического типа фауны 60, сибирского 16, транспалеарктов 15),

1.2 — горных материковых (горный конек 15, бурая пеночка 8, варакушка 7, луговой конек и полярная овсянка по 4; 149/34; сибирского типа фауны 25, транспалеарктов 17, тибетского типа 21, китайского 15, европейского 10),

1.2.1 — от Фенноскандии до Урала и Кавказа (луговой конек 39, весничка, варакушка и овсянка-крошка по 7, таловка 5; 91/14; европейского типа фауны 51, сибирского 23, транспалеарктов 13, арктического типа 11),

1.2.2 — северо-притихоокеанских, Северо-Восточной и Средней Сибири (желтая трясогузка 11, чечетка 9, бурая пеночка 8, таловка 6, краснозобый конек 5; 155/38; сибирского типа фауны 34, транспалеарктов 22, арктического и китайского типов по 14),

1.2.3 — прибайкальских, забайкальских и амуро-сахалинских (бурая пеночка 22, щур 10, зеленый конек 7, чечевица и соловей-красношейка по 5; 98/22; китайского типа фауны 50, сибирского 31),

1.2.4 — алтае-саянских (горный конек 28, варакушка 11, бурая пеночка 7, зарничка и полярная овсянка по 6; 187/28; тибетского типа фауны 35, сибирского 19, транспалеарктов 17, китайского 14),

1.2.5 — среднеазиатских (гималайский вьюрок 36, горный конек 17, клушица 10, чечевица 9, черногорлая завирушка 8; 196/15; тибетского типа фауны 53, китайского 18, монгольского 10).

2 — Редколесно-лесного типа (редколесий, лесов, мозаичных по облесенности территорий, в том числе полей среди них, облесенных низинных и переходных болот и рослых рямов; зяблик 8, пухляк, лесной конек, теньковка и большая синица по 4; 511/92; европейского типа фауны 50, сибирского 24),

2.1 — северных (от тундровых до северотаежных и гольцово-подгольцовых; овсянка-крошка 11, юрок 8, чечетка 7, весничка 6, таловка 5; 334/60; сибирского типа фауны 56, европейского 20, транспалеарктов 12),

2.1.1 — всех, кроме колымских и камчатских (овсянка-крошка 12, чечетка и юрок по 8, весничка 6, зарничка 5; 336/57; сибирского типа фауны 55, европейского 21, транспалеарктов 12),

<sup>1</sup> I–IV — надтипы, 1–7 — типы, 1.1–7.2 — подтипы, 1.1.1–7.2.5 — классы населения.

<sup>2</sup> Далее эти показатели приведены без их обозначения.

2.1.2 – колымских и камчатских (овсянка-ремез, корольковая пеночка и чечевица по 10, таловка 9, зеленый конек 8; 306/38; сибирского типа фауны 65, китайского 24),

2.2 – срединных (Карпат, Крыма, Кавказа и равнинных от среднетаежных до степных и от западных границ до Забайкалья включительно, кроме передне-, средне- и центральноазиатских; зяблик 11, лесной конек 5, теньковка, большая синица и пухляк по 4; 582/88; европейского типа фауны 60, сибирского 20, транспалеарктов 10),

2.2.1 – хвойных, хвойно-лиственных и мелколиственных лесов и рослых рямов (зяблик 11, пухляк 6, теньковка, лесной конек и большая синица по 5; 560/73; европейского типа фауны 58, сибирского 25),

2.2.2 – широколиственных лесов (зяблик 19, большая синица 7, черноголовая славка, певчий дрозд и садовая славка по 3; 1030/70; европейского типа фауны 85),

2.2.3 – мозаичных по облесенности (лесной конек и зяблик по 5, дубровник, теньковка и чечевица по 4; 514/93; европейского типа фауны 49, транспалеарктов 19, сибирского типа 14, китайского 11),

2.3 – среднеазиатских равнинных (бормотушка 22, бледная пересмешка 20, славка-завирушка и серая синица по 6, скотоцерка 4; 1296/68; средиземноморского типа фауны 65, европейского 23),

2.3.1 – тугаев (бормотушка 24, бледная пересмешка 22, серая синица 7, индийский воробей и славка-завирушка по 4; 1582/66; средиземноморского типа фауны 69, европейского 20),

2.3.2 – зарослей гребенщика (славка-завирушка 26, скотоцерка 17, бормотушка 12, бледная пересмешка 10, тугайный соловей 5; 967/35; средиземноморского типа фауны 60, европейского 35),

2.3.3 – саксаульников (скотоцерка 28, тугайный соловей 24, бормотушка 15, серый жаворонок 11, горлица 4; 259/15; средиземноморского типа фауны 72, монгольского 19),

2.3.4 – садов и парков (черный дрозд 19, большая синица 17, сорока 16, сизый голубь 7, южный соловей 5; 546/30; европейского типа фауны 71, средиземноморского 11),

2.4 – среднеазиатских и переднеазиатских горных (черный дрозд 8, зяблик, зеленая пеночка и серая мухоловка по 5, зарничка 4; 999/84; европейского типа фауны 48, средиземноморского 17, китайского 15),

2.4.1 – пойменных лиственных лесов (скворец, чечевица и зеленая пеночка по 12, князек и зарничка по 7; 884/58; европейского типа фауны 35, китайского 25, средиземноморского 12, транспалеарктов 10),

2.4.2 – хвойных и смешанных лесов (зарничка 14, индийский воробей 11, зеленая пеночка 7, славка-

завирушка 6, чечевица 5; 667/53; европейского типа фауны 34, средиземноморского 20, китайского 15, сибирского 14),

2.4.3 – орехово-плодовых лесов (черный дрозд 18, серая мухоловка 11, желтогрудый князек 9, большая горлица 8, рыжешейная синица 6; 1171/51; европейского типа фауны 52, средиземноморского 20, китайского 16),

2.4.4 – арчовых стлаников (красношапочный выюрок 11, зарничка 10, малая розовая чечевица и чечевица по 9, черногрудая красношейка 8; 608/36; тибетского и китайского типов фауны по 24, средиземноморского и монгольского по 12, сибирского 11, европейского 10),

2.4.5 – арчовых редколесий (горная овсянка 10, рыжешейная синица и серая славка по 9, кеклик 7, плешанка 5; 759/51; европейского типа фауны 34, монгольского 23, китайского 14, средиземноморского 13),

2.4.6 – лугов в сочетании с неарчовыми редколесьями (зарничка и зеленая пеночка по 18, желтоголовый королек 11, московка 9, черногорлая завирушка 8; 696/30; сибирского и европейского типов фауны по 26, китайского 25),

2.4.7 – лесопосадок (индийский воробей 31, черногрудый воробей 11, сорока 7, большая синица 5, большая горлица 3; 524/36; средиземноморского типа фауны 46, европейского 34),

2.4.8 – зарослей облепихи (ополовник 20, южный соловей и широкохвостая камышевка по 12, чечевица и большая горлица по 7; 355/19; европейского типа фауны 37, транспалеарктов 24, китайского типа 18, средиземноморского 12),

2.4.9 – городских парков (большая синица 29, черный дрозд 17, сорока 15, зеленая пеночка 7, городская ласточка 6; 421/21; европейского типа фауны 70, транспалеарктов 10),

2.4.10 – широколиственных лесов (зяблик 18, московка 13, большая синица 12, зеленая пеночка 8, деряба 7; 3372/21; европейского типа фауны 74, средиземноморского 10),

2.5 – прибайкальских, забайкальских, северо-восточносибирских и притихоокеанских (поползень и пухляк по 6, корольковая пеночка и седоголовая овсянка по 5, московка 4; 279/64; сибирского типа фауны 49, китайского 30, европейского 11),

2.5.1 – северо-восточносибирских (овсянка-ремез 17, таловка 9, чечевица 8, горная трясогузка 7, сибирский пепельный улит 6; 382/47; сибирского типа фауны 64, китайского 17, транспалеарктов 14),

2.5.2 – прибайкальских, забайкальских и амуро-сахалинских (поползень и пухляк по 6, корольковая пеночка и седоголовая овсянка по 5, московка 4; 277/64; сибирского типа фауны 46, китайского 34, европейского 10).

3 – Пустынно-луговетепного типа (степей, тундростепей, полупустынь, пустынь, полей,

скал, россыпей и кустарников, а также лугов, кроме тундровых; полевой жаворонок 7, желтая трясогузка 6, индийский воробей, сизый голубь и скворец по 3; 447/95; транспалеарктов 31, европейского типа фауны 25, средиземноморского 14),

3.1 – срединных (равнинных, кроме среднеазиатских; полевой жаворонок 10, желтая трясогузка 9, дубровник и скворец по 4, полевой воробей 3; 423/82; транспалеарктов 41, европейского типа фауны 29, китайского 10),

3.1.1 – кустарников и лугов, кроме выпасов, остепненных лугов и солончаков (желтая трясогузка 9, дубровник 7, полевой жаворонок, барсучок и скворец по 3; 519/90; транспалеарктов 35, европейского типа фауны 28, китайского 13, сибирского 10),

3.1.2 – степей, полупустынь, полей, залежей, остепненных лугов, выпасов, осыпей, отвалов и солончаков (полевой жаворонок 18, желтая трясогузка 8, скворец 6, полевой воробей 5, грач 4; 340/56; транспалеарктов 47, европейского типа фауны 30),

3.2 – южных (горных крымско-кавказских, алтае-саианских, центрально- и переднеазиатских, а также среднеазиатских горных и равнинных; индийский воробей и сизый голубь по 8, хохлатый жаворонок 5, полевой воробей и полевой жаворонок по 3; 491/93; средиземноморского типа фауны 31, европейского 20, транспалеарктов 18, монгольского 12).

4 – Болотного типа (болот, кроме рослых рямов и облесенных низинных и переходных; желтая трясогузка 9, лесной конек 5, желтоголовая трясогузка и дубровник по 4, барсучок 3; 380/74; транспалеарктов 34, европейского типа фауны 29, сибирского 11),

4.1 – верховых (лесной конек 15, зяблик 9, белошапочная овсянка 7, весничка и желтая трясогузка по 6; 229/48; европейского типа фауны 50, транспалеарктов 21, сибирского 19),

4.2 – открытых, кроме верховых и марей (желтая трясогузка 11, желтоголовая трясогузка 6, барсучок 5, дубровник и камышевая овсянка по 4; 530/84; транспалеарктов 40, европейского типа фауны 22, арктического 11),

4.3 – марей (бурая пеночка 19, дубровник 8, зеленоголовая трясогузка 7, певчий и пятнистый сверчки 6 и 5; 168/33; китайского типа фауны 42, сибирского 29, транспалеарктов 16).

II – Надтипа антропогенных территорий, кроме аграрных.

5 – Рекреационно-селитебного типа (селитебных, кроме тундровых поселков, промышленных, животноводческих, рудеральных, не среднеазиатских рекреационных, полос отчуждения и виноградников; домовый и полевой воробьи 33 и 15, сизый голубь 12, скворец 4, белая трясогузка 3;

1431/76; транспалеарктов 59, европейского типа фауны 20, средиземноморского 13),

5.1 – северных (в пределах тундровой и лесотундровой зон, а также гольцов и подгольцовья; домовый воробей и белая трясогузка по 19, серебристая чайка 10, желтоголовая трясогузка 7, береговая ласточка 5; 510/34; транспалеарктов 54, арктического типа фауны 18),

5.2 – южных (южнее лесотундровой зоны; домовый и полевой воробьи 33 и 15, сизый голубь 12, скворец 4, белая трясогузка 3; 1413/78; транспалеарктов 54, европейского типа фауны 20, средиземноморского 15).

III – Надтипа материковых водоемов и водотоков.

6 – Озерно-речного типа (озер, водохранилищ, рек, прудов, очистных водоемов, литоралей, полярных и черноморских заливов; береговая ласточка 10, малый зуек, озерная и серебристая чайки по 6, лысуха 5; 272/42; транспалеарктов 64),

6.1 – северных (в пределах тундровой зоны и лесотундры) и гольцово-подгольцовых, кроме среднеазиатских и переднеазиатских (полярная крачка 18, морянка 16, чернозобая гагара 10, круглоносый плавунчик 6, чирок-свистунок 4; 79/16; арктического типа фауны 53, сибирского 23, транспалеарктов 15),

6.2 – срединных (от северной тайги до подтаежных и широколиственных лесов включительно и в пределах лесных поясов гор, кроме средне- и переднеазиатских; береговая ласточка 20, крякva 9, озерная чайка и горная трясогузка по 7, чирок-трескунок 6; 171/28; транспалеарктов 76, сибирского типа фауны 10),

6.3 – южных (лесостепных и степных зон и поясов, кроме средне-, передне- и центральноазиатских; серебристая и озерная чайки 13 и 7, желтая трясогузка, лысуха и береговая ласточка по 6; 420/41; транспалеарктов 53, европейского 11),

6.4 – среднеазиатских и казахстанских в пределах пустынь и полупустынь (малый зуек 30, горная и маскированная трясогузки по 11, перевозчик 9, черный стриж 6; 1436/34; транспалеарктов 66, европейского 10),

6.5 – переднеазиатских и центральноазиатских (лысуха 77, камышевая овсянка 6, серебристая чайка 3, дроздовидная камышевка и горная ласточка по 2; 473/20; транспалеарктов 89).

IV – Надтипа морских акваторий и птичьих базаров.

7 – Морского типа (северных и восточных морских акваторий и птичьих базаров; люрик 47, толстоклювая кайра 40, моевка 10, чистик 0.7, тупик 0.5; 65<sup>3</sup>/13; арктического типа фауны 100),

7.1 – западных полярных (птичьих базаров Шпицбергена; люрик 48, толстоклювая кайра 41,

<sup>3</sup> Без птичьих базаров Шпицбергена.

моевка 10, чистик 0.7, тупик 0.5; 10785/7; арктического типа фауны 100),

7.2 – восточных полярных и тихоокеанских (акваторий и птичьих базаров; моевка 18, тихоокеанская морская чайка 15, топорок 11, глупыш и тонкоклювая кайра по 7; 65/13; арктического типа фауны 61),

7.2.1 – полярных, Берингова моря и севера Охотского (конюга-крошка 24, моевка 19, тонкоклювая кайра 17, большая конюга 14, толстоклювая кайра 8; 60/7; арктического типа фауны 84),

7.2.2 – камчатских, прикомандорских и курильских (глупыш 33, тонкоклювый буревестник 11, толстоклювая кайра и моевка по 10, топорок 8; 89/13; арктического типа фауны 76),

7.2.3 – средней части Охотского моря, сахалинских и шантарских (тихоокеанская морская чайка 21, моевка 19, топорок 14, большая конюга 7, очковый чистик 6; 61/9; арктического типа фауны 53, китайского 11).

По характеристикам типов и подтипов иерархической классификации составлена обзорная карта, отражающая неоднородность летнего населения птиц Северной Евразии в границах СССР 1990 г. (рис. 2).

### Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов

На уровне типа сообществ структура населения птиц представима в виде ряда таксонов от антропогенного (рекреационно-селитебного) типа населения через редколесно-лесной к болотному и далее к водно-околоводным: озерно-речному и морскому (рис. 3). Этот тренд вначале связан с уменьшением застроенности территорий и увеличением облесенности, а потом с возрастанием заболоченности и водности. От него имеется два отклонения вверх (к северу) – в тундрово-стланиковых местообитаниях – и к югу – в пустынных, степных и луговых сообществах. Эти отклонения обусловлены: к северу снижением теплообеспеченности и, соответственно, облесенности, а к югу – уменьшением влагообеспеченности и вследствие этого – облесенности из-за нарастающей аридности. Следует также отметить некую “треугольность” зональных отличий в орнитокомплексах (типы 1–3). В горах она превращается в “полулунность” за счет сходства населения птиц гольцово-подгольцовых и предгорных открытых или закустаренных местообитаний (Ефимов, Равкин, 1980). Эти “искривления” на схеме связаны со сходством экологических условий в

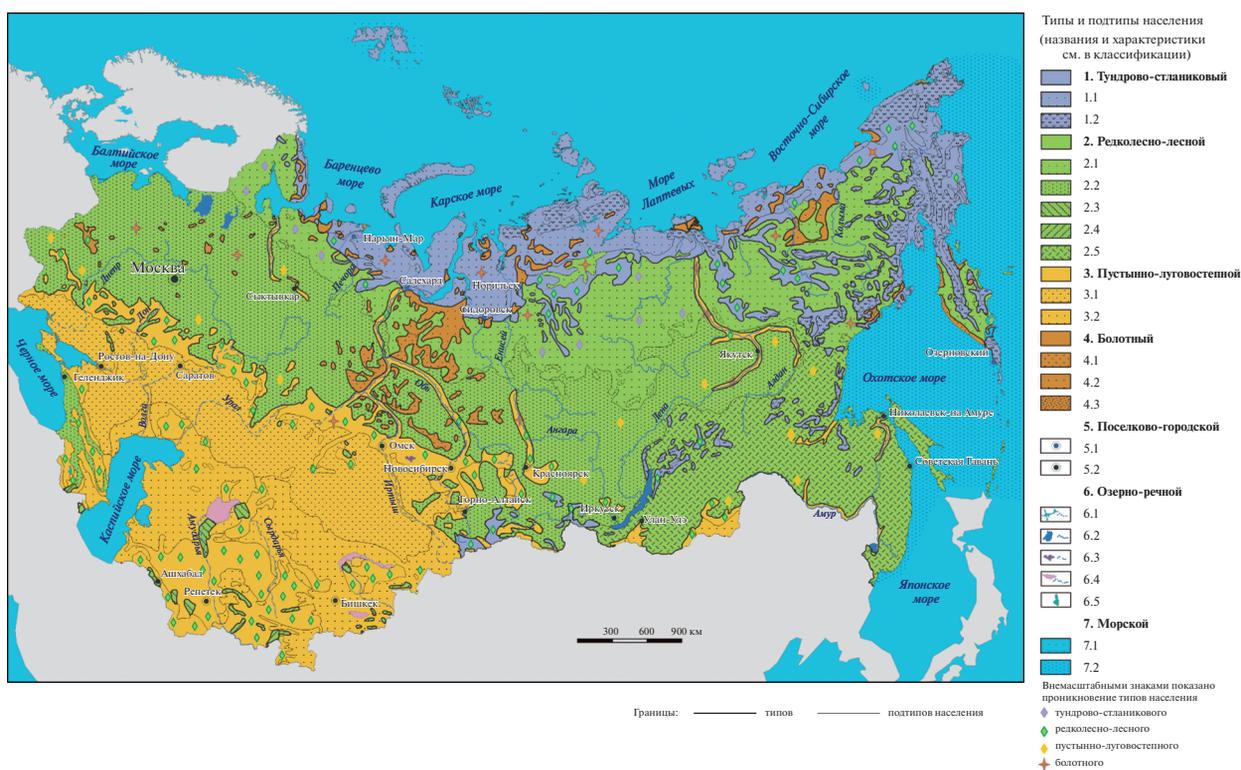
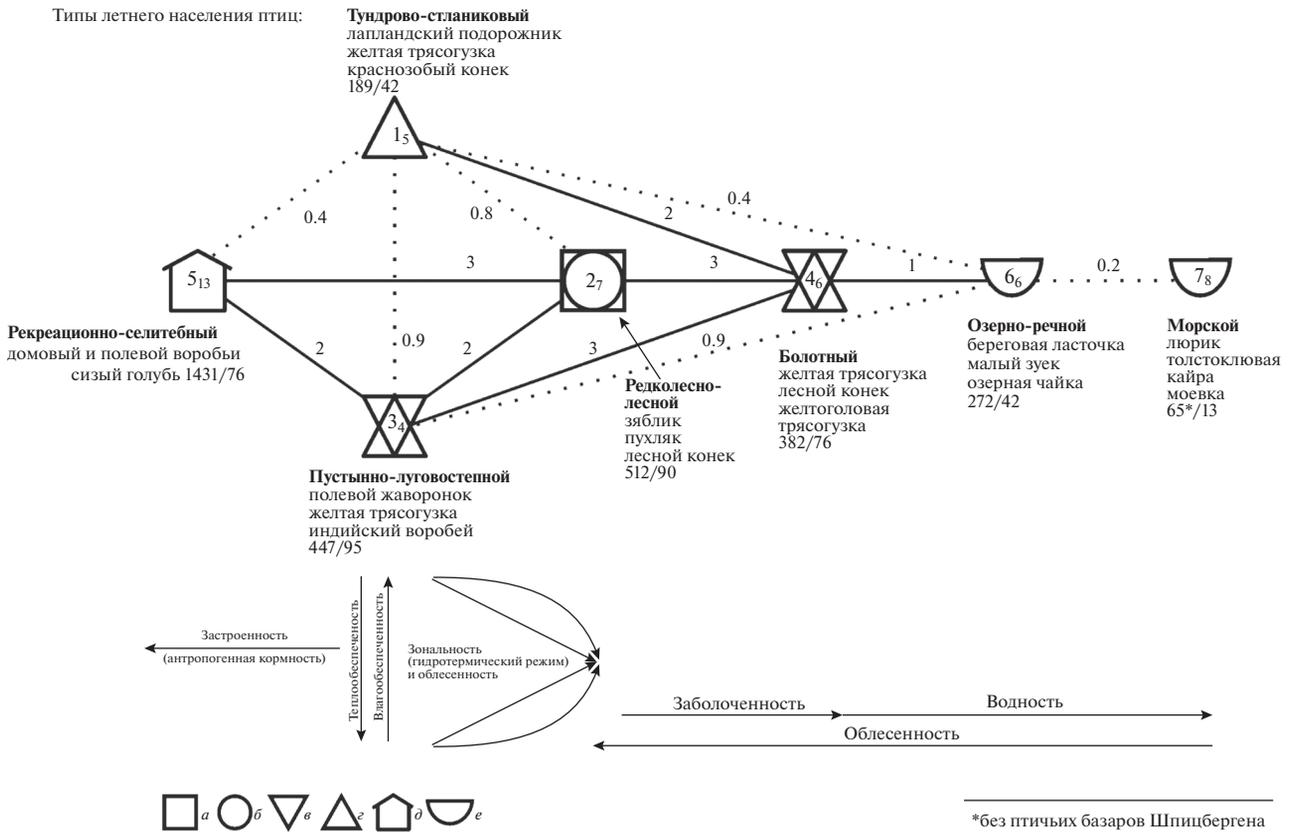


Рис. 2. Пространственно-типологическая неоднородность летнего населения птиц Северной Евразии (в границах СССР 1990 г.).



**Рис. 3.** Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Северной Евразии в первой половине лета (на уровне типа). Орнитокомплексы: *a* – лесов, *b* – полуоблесенных местообитаний, *в* – открытых бедных по продуктивности территорий, *г* – более богатых, *д* – селитебных ландшафтов, *e* – рек, материковых водоемов, морей. Для каждого таксона приведены три лидирующих по обилию вида птиц, плотность населения (особей/км<sup>2</sup>) и число фоновых видов по среднему обилию. Номера типов как в иерархической классификации, индексом у номера типа приведено среднее сходство вошедших в него вариантов. Сходство их по типам показано у связей между типами. Значимое сходство отображено сплошной линией, пунктиром – дополнительная информация; стрелки направлены в сторону усиления влияния фактора среды, коррелирующего с трендом. Нулевым значением обозначено сходство в таксоне, представленном одним вариантом.

открытых и закустаренных местообитаниях как на северных, так и на южных необлесенных территориях для таких видов, как варакушка, бурая пеночка, певчий и пятнистый сверчки и др. По основному (горизонтальному) тренду средняя плотность населения неуклонно уменьшается от застроенных территорий до морских акваторий и птичьих базаров от 1431 до 64<sup>4</sup> особей/км<sup>2</sup>. Почти так же изменяется видовое богатство и число фоновых видов птиц. Исключение составляют сообщества застроенной суши, где видовое богатство ниже, чем в лесных. В вертикальном ряду орнитокомплексов эти показатели убывают к северу, кроме числа фоновых видов, которых в редколесных сообществах больше, чем к северу и югу.

<sup>4</sup> Последний показатель рассчитан только по северо-восточной части, поскольку учеты в акватории вокруг Шпицбергена не проводили.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

### *Информативность классификационных и структурных представлений о неоднородности орнитокомплексов*

Информативность иерархической классификации на уровне надтипа населения птиц равна 10% дисперсии коэффициентов сходства, типа и класса орнитокомплексов примерно вдвое, а подтипа – втрое больше (табл. 1). Вся классификация учитывает 34% дисперсии матрицы сходства (множественный коэффициент корреляции – 0.58, при  $P = 0.9$ ).

После бинарного разделения всей совокупности данных примерно на 8 частей среднее значение информативности классификации и на уровне типа, так же как структуры было таким же, как при однократной оценке на вдвое большем объеме – 34% ± 1 сложный процент и – 25% ± 2 сложных процента ( $P = 0.9$ ). Тот же порядок отличий

**Таблица 1.** Информативность классификационных представлений о территориальной изменчивости летнего населения птиц Северной Евразии, доля учтенной дисперсии матрицы сходства, %

Таксон	Иерархическая классификация по 2051 пробам	Структура по 1028 пробам
Надтип	10	11
Тип	23	26
Подтип	30	34
Класс	24	36
Всего	34	39

**Таблица 2.** Сила и общность связи территориальной изменчивости летнего населения птиц Северной Евразии и факторов среды (доля учтенной дисперсии матрицы сходства, %, по 515 пробам)

Фактор, режим	Оценка связи	
	индивидуальная	с нарастающим итогом
Тип растительности	26	26
Облесенность	21	29
Состав лесобразующих пород	18	33
Провинциальность (континентальность, секторность)	15	43
Тепло- и влагообеспеченность (зональность, подзональность, поясность, подпоясность)	13	46
Застроенность	7	47
Водность	6	47
Проточность	3	47
Островной характер территории	2	47
Макрорельеф (горы—равнина)	1	47
Заболоченность	0.1	47
Минеральное питание болот	0.1	47
Всего	47	47

свойствен оценкам связи с факторами среды и режимами (табл. 2). Таким образом, информативность оценок, полученных по одной восьмой части выборки и всем подвыборкам в среднем очень сходны.

Судя по выполненной классификации, несмотря на наличие в выборке многолетних учетов, проведенных в одних и тех же местообитаниях (в окрестностях Казани и на Байкале соответственно до 44 и 28 лет в разных местообитаниях и наличие повторных учетов в разные годы) нигде годовые отличия орнитокомплексов не были

больше пространственных. Это лишний раз подтверждает правомерность анализа данных, собранных в разные годы для анализа территориальных отличий на больших площадях. Информативность составленной классификации – 34% дисперсии (коэффициент корреляции 0.58). При использовании карты следует учитывать, что взаимопроникновение различных типов на ней иллюстрирует это явление в принципе и не всегда указывает конкретные места нахождения соответствующих включений.

Информативность структурных представлений на уровне надтипа населения птиц составляет 11% дисперсии, а затем, по мере дробления на таксоны меньшего ранга, оценки увеличиваются в 2, 3 и 3.3 раза. В целом информативность деления больше почти в 3.5 раза по сравнению с надтиповым делением (табл. 1). Множественный коэффициент корреляции – 0.62.

Наше разделение населения птиц на типы очень близко к представлениям Е.С. Птушенко и А.А. Иноземцева (1968) о неоднородности орнитокомплексов Московской области, особенно если исключить типы сообществ, не представленные на этой территории (Тундро-стланиковый и Морской). В оставшейся части типов население птиц, как у Е.С. Птушенко и А.А. Иноземцева, так и у нас, представлено пятью типами (орнитологическими формациями). Четыре из них совпадают почти полностью. Это лесная орнитологическая формация (Редколесно-лесной тип населения в нашем понимании), водная (Озерно-речной тип), открытых пространств (Пустынно-луговостепной тип) и поселений человека (рекреационно-селитебный тип населения). Кустарниковая формация как самостоятельный тип в нашей классификации не представлена. Эти орнитокомплексы входят в Редколесно-лесной или Пустынно-луговостепной типы в зависимости от их зональной принадлежности или поемности. Состав формаций и типов иногда существенно отличаются. Так, в Редколесно-лесной тип входят орнитокомплексы редколесий и мозаичных по облесенности территорий (частично и полностью распаханых участков). Е.С. Птушенко и А.А. Иноземцев относят население пашней к сообществам открытых пространств. Их вариант разделения логичнее, что называется в “чистом” виде. Но в нашем случае объединение связано с особенностями первоначального деления территории. Они выделяли пашни как отдельную консоцию, независимо от площади, занимаемой ими. Мы делили эти местообитания на два урочища – поля в сочетании с перелесками и чистые обширные поля. В соответствии с формализованным алгоритмом из-за непрерывности ряда: леса, редколесья, поля-перелески и поля в их пределах, т.е. распаханые в разной степени местообитания вошли в единый тип населения с лесными орнитокомплексами.

Еще одно отличие касается Болотного типа населения. Е.С. Птушенко и А.А. Иноземцев объединяют их орнитокомплексы с водными сообществами. Дело, видимо, в том, что в Московской области очень мало таких обширных болот как в Западной Сибири, поэтому население этих, как

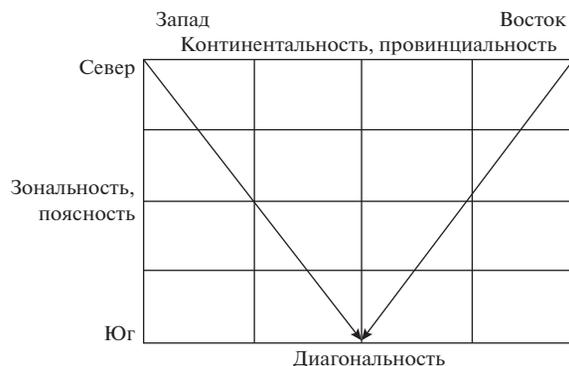
правило, бордюрных биотопов, чаще всего приречных и приозерных, носит переходный (экотонный) характер. Деление населения птиц Московской области на консоции и подтипы по территории СССР в границах 1990 г. не совпадают, поскольку на более обширной территории более значимы широтные (зонально-подзональные) и провинциальные (секторные) отличия, которые не представлены в Московской области.

#### *Пространственная организация орнитокомплексов*

Судя по иерархической классификации и структурным графам, территориальная изменчивость летнего населения птиц Северной Евразии коррелирует со следующими факторами среды и природно-антропогенными режимами. В первую очередь это сочетания типов растительного покрова: тундрового, стланикового, редколесного, лесного, пустынного, лугового, степного, болотного и специфика рудерально-рекреационных и водно-околоводных местообитаний – материковых и морских. Фактор – тип растительного покрова, близок к зональности и поясности, но отличается несовпадением границ, объединением части зон и подзон как между собой, так и с горными аналогами по растительности, а также тем, что азональные, интразональные и экстразональные аналоги при зонально-поясном делении входят в соответствующие зоны, подзоны, пояса и подпояса (хорологически), а по населению птиц – в соответствующие таксоны классификации по сходству орнитокомплексов (типологически).

Тепло- и влагообеспеченность определяет распределение типов растительности. Отличия гидротермических условий можно отразить через зональность и подзональность на равнинных участках, поясность и подпоясность в горах, а также провинциальность (континентальность) по удаленности от океанов вглубь материка (на уровне физико-географических стран). Кроме того, в список основных структурообразующих факторов и режимов следует включить антропогенное влияние, в основном через застроенность (антропогенную кормность и промышленную трансформацию местообитаний), а также заболоченность. На уровне подтипа проявляются менее значимые зависимости от зонально-подзональной и физико-географической специфики стран (раздельно), макрорельефа (горы–равнины), трофности и степени облесенности болот.

На уровне класса может быть прослежена связь со спецификой растительности Камчатки, с мозаичностью местообитаний по облесенности,



**Рис. 4.** Зонально-подзональные, высотно-поясные (подпоясные) и диагональные тренды в неоднородности летнего населения птиц Северной Евразии.

составом зарослей в Средней Азии, заливанием в половодье, степенью аридности, засоленности и распаханности открытых местообитаний, а в населении птиц морских акваторий и птичьих базаров — с особенностями рельефа приморской суши и продуктивностью (кормностью) акваторий.

Обширность исследуемой территории, взаимопроникновение зональных типов растительного покрова в “чуждые” по отношению к преобладающей по зонам растительности, а также плавность и многомерность отличий, в том числе частично связанных с нюансами использованных методик учета птиц, индивидуальными особенностями учетчиков, отличиями в дробности подразделения ими местообитаний и годовых колебаний населения птиц затрудняют интерпретацию результатов кластерного анализа и снижают оценку информативности классификационных представлений после их идеализации.

В целом по территории наиболее велика оценка связи неоднородности населения птиц с типом растительности (26% дисперсии; табл. 2). Несколько меньше связь с различиями в облесенности и с составом лесобразующих пород (21 и 18%), а также с природными особенностями физико-географических стран и тепло- и влагообеспеченностью, которые определяют отличия в изменчивости первых четырех факторов (режимов). Еще почти вдвое меньше сила и общность связи с застроенностью местообитаний и водностью из-за их локальности или линейности и меньшей площади, которую они занимают по сравнению с естественными ландшафтами суши и, соответственно, меньшим числом обследованных местообитаний (7 и 6%). Значимость остальных факторов еще меньше (от 3 до 0.1%). Все факторы и их сочетания учитывают 47% дисперсии матрицы сходства населения птиц (множественный коэффициент корреляции — 0.69). Скоррелирован-

ность выявленных факторов существенна. При расчетах нарастающим итогом у шести первых из них она колеблется в пределах от 1 до 10% дисперсии, а начиная с водности, приращение составляет меньше 1%. Последнее в значительной степени связано с невысокой долей в выборке проб, испытывающих влияние этих факторов.

#### *Основные тренды изменчивости летнего населения птиц*

Основные тренды территориальных изменений населения птиц, несомненно, связаны с зонально-провинциальной изменчивостью ландшафтов и в самом обобщенном виде могут быть отображены горизонтальными и вертикальными полосами в направлениях север—юг и запад—восток (рис. 4.). Их интегральное взаимовлияние порождает диагональность отличий с северо-запада и северо-востока к центру региона в южной части его. Диагональность (дифференциальность) объясняется соответствующим уменьшением отепляющего влияния течений — Северо-Атлантического, Норвежского, Куроисио и Северо-Тихоокеанского в северном направлении. Конечно, это очень грубая схема. Тренды в населении птиц, коррелирующие и несомненно определяемые застроенностью, тепло- и влагообеспеченностью (широтным, долготным и высотным гидротермическим режимом) были показаны на рис. 3 и проанализированы ранее. В гораздо большей степени значима связь с типом растительности (тундровым, лесным, пустынным, луговым и степным), что тоже определяется зонально-провинциальными изменениями среды, но не абсолютно совпадает с ними. Так, распространение лесов достигает тундровой зоны и южных границ пустынной зоны, особенно в горах (рис. 5). Тем не менее по населению птиц целесообразно выделить не пять

Орнитокомплексы

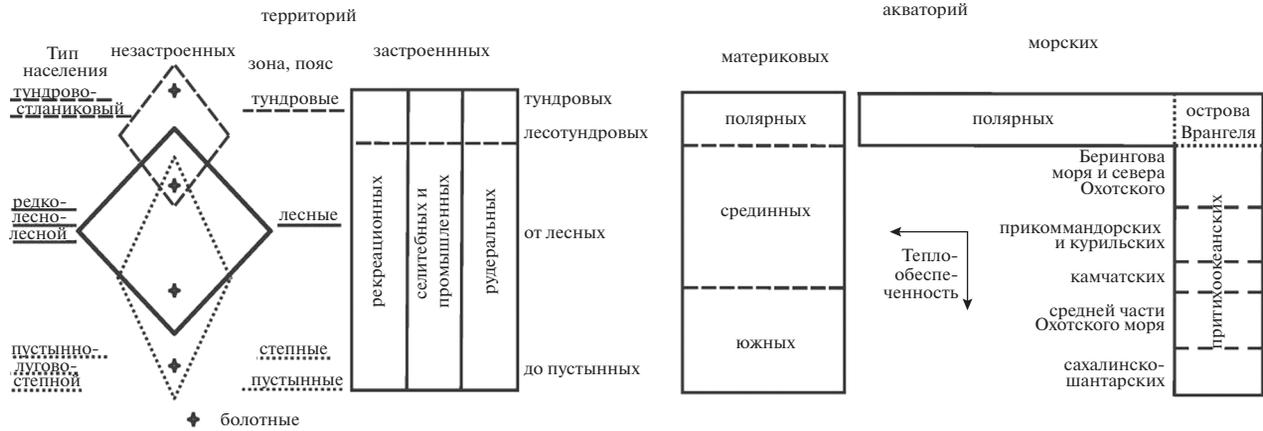


Рис. 5. Тренды, связанные с типом растительности, застроенностью, водностью, тепло- и влагообеспеченностью, облесенностью и заболоченностью.

зон, как по растительности, а три, как на схеме, в виде взаимно пересекающихся ромбовидных фигур. При этом открытые местообитания южных зон (лесостепной, степной и пустынной) заняты единым, хотя и не однородным по сходству типом населения птиц. Формирование иного населения птиц на территории чуждых типов отражают представления об интразональности, экстразональности и аazonальности (Энциклопедический словарь..., 1968). В ландшафтоведении и геоботанике эти понятия используют при описаниях в хорологическом пространстве, а при формализованной классификации растительности и животного населения – в типологическом.

На застроенной территории можно выделить три вертикальных полосы: орнитокомплексов рекреационных, селитебно-промышленных и рудеральных участков, разделенных на две широтных части – северную (тундрово-лесотундровую) и южную (от лесных до пустынных территорий). Население птиц материковых водно-околоводных комплексов разделены на три полосы – полярную, срединную и южную, а морских – на шесть. Эти отличия в целом коррелируют с широтной теплообеспеченностью и, соответственно, с кормностью водоемов.

*Аппроксимация неоднородности летнего населения птиц результатами природно-географического районирования*

До настоящего времени широко распространено представление о совпадении изменчивости животного населения в целом (и птиц в частности) с зонально-провинциальным изменением тепло- и влагообеспеченности, т.е. с зонально-

стью и континентальностью, иными словами, с отличием в климате с севера на юг и с запада на восток, вплоть до утверждения о полном совпадении границ зон (подзон), провинций, ландшафтов и населения птиц (Кузякин, 1962). Аппроксимация матрицы сходства летнего населения птиц Северной Евразии результатами районирования показала невысокую долю учтенной ими дисперсии. Максимальная оценка свойственна орнито-фаунистическому районированию (Блинова, Равкин, 2008) и по фауне всех наземных позвоночных (Равкин и др., 2015) по 12%, а также по ландшафтному (Кузякин, 1962), геоботаническому, климатическому и физико-географическому районированию (Атлас СССР, 1983) – 11, 10, 9 и 8%. Значительно меньшую долю дисперсии матрицы сходства летнего населения птиц учитывает биотическое районирование (Воронин, Кучерук, 1977) – 5%. По сравнению с классификацией населения птиц, составленной по результатам кластерного анализа, доля учтенной дисперсии в среднем в 10 раз меньше, т.е. степень совпадения изменчивости орнитокомплексов и указанных вариантов районирования очень невелика.

На составленных картах, как по летнему населению птиц Северной Евразии, так и по ее орнитофауне (Блинова, Равкин, 2008), четко видны три зональных полосы: северная (тундровая), срединная (преимущественно лесная) и южная (по фауне среднеазиатская пустынная, а по орнитокомплексам лугово-пустынно-степная европейско-азиатская). Однако их границы не совпадают так же, как состав таксонов. Так, по орнитофауне полярные острова и гольцовые участки выделены в отдельные подобласти или провинции, а по на-

селению птиц они входят в единый тундрово-стланниковый тип сообществ. Лесная подобласть по орнитофауне большей частью включает, кроме лесной зоны, лесотундровые, лесостепные и степные территории, а по населению птиц открытые участки лесостепи и степной зоны входят в единый лугово-пустынно-степной тип сообществ. Границы территорий провинций и в меньшей степени округов по фауне перекрываются с подтипами и классами орнитокомплексов, хотя тенденции их изменений имеют общую направленность. Естественно, что орнитофаунистическая классификация имеет меньшую дробность, поскольку исходные участки первичного разделения территории взяты в меньшем масштабе, они больше по площади и выполненные по ним усреднения сглаживают (элиминируют) внутренние отличия, например по облесенности и заболоченности. Однако иногда (локально) дробность разделения по фауне выше, чем по населению (например, муссонная провинция, или котловинно-степной округ).

Сопоставление карт, составленных по результатам флоро-фаунистического районирования Северной Евразии (Равкин и др., 2017) и выполненного по летнему населению птиц той же территории, показало, что первое из них больше соответствует зональным представлениям, т.е. совпадение с зональными рубежами выше, чем по населению птиц. В частности, прослежены самостоятельность предтундровых редколесий, а также особенности кавказских и муссонных территорий. По населению птиц эти отличия проявляются на уровне подтипов, степные сообщества более похожи на пустынно-луговые, а по флоре и фауне в целом входят в таежно-степную подобласть. Последнее объединение связано с постепенными изменениями населения птиц внутри этой подсовкупности. При этом уссурийско-сахалинские орнитокомплексы входят в редколесно-лесной тип населения птиц. В принципе, значительное перекрывание таксонов районирования разных групп объектов классификации вполне понятно, так как главным структурообразующим фактором во всех случаях является гидротермический режим, хотя реакция различных животных и растений на него неоднозначна. Кроме того, при комплексном районировании влияют и различия в соотношении разных групп и степень формализации при классифицировании. Сходство и различие выполненных вариантов районирования иллюстрирует многомерность различий биотических групп и «сплетение» тенденций изменений, а также их частичную фрактальность.

### *Фрактальность орнитокомплексов*

Сравнение факторов среды, выявленных на локальных территориях (Е. Равкин, Ю. Равкин, 2005; Цыбулин, 2009; Равкин и др., 2016) и в целом по Северной Евразии, показало значительное сходство факторов и режимов, определяющих территориальную неоднородность орнитокомплексов или коррелирующих с их изменчивостью. В изменениях водно-околоводных и рекреационно-селительных сообществ тоже прослежено сходство не только отдельных факторов среды, но и их неразделимых сочетаний (природно-антропогенных режимов), а также повторяемость пространственных трендов в населении птиц. Поэтому можно говорить о его географической фрактальности, как значительном сходстве (повторяемости) влияния основных факторов среды независимо от масштаба и ранга рассмотрения. Например, это гидротермический режим, который определяет ландшафтно-зональную неоднородность фитоценозов и, соответственно, населения птиц через кормность, в том числе антропогенную, и растительность в выделенных надтипах населения (застроенной и незастроенной суши, а также водно-околоводных местообитаний). Мандельброт (2002), который ввел понятие «фрактал», считал подобное масштабной инвариантностью — степенью неправильности, неизменной при всех масштабах рассмотрения. Дело не только в масштабной инвариантности (как в случае в береговой линии на разных картах), но и в ранговой (лист, ветка, дерево или в нашем случае — подзона, зона, регион), причем не только неправильности, но и правильности в повторяемости, по крайней мере, после идеализации, которую проводят для облегчения восприятия (визуализации). Основными признаками фрактальности считают самоподобие частей и целого, вложенность (из-за различий в масштабах) таксонов классификаций друг в друга и почти бесконечную возможность расчленения анализируемых совокупностей (Маврикиди, 2000). В.В. Исаева (2003, с. 40) считает, что «Природные, в частности, биологические структуры — стохастические, хаотические фракталы, или квазифракталы; повторяемость их структуры в разном масштабе неполна и неточна — это «обрубленные» фракталы. Некоторые исследователи, например, С.Д. Хайтун (1996), приходят к заключению, что фракталы не являются реально существующими объектами, а реальные системы могут быть только фракталоподобными». Географическую квазифрактальность населения птиц образуют сходные тренды на различных территориях: провинциях, регио-

нах, физико-географических странах и при анализе их совокупностей по частям и в целом.

С.М. Цыбулин (2009) отмечал фрактальность населения птиц Алтая, где орнитокомплексы южной провинции представляют собой уменьшенную копию таковых на территории всего Алтая. В остальных провинциях наборы местообитаний и, соответственно, вариантов населения птиц неполны. Так, в Северо-Восточном Алтае, в частности, нет степей, в Юго-Восточном — черневой тайги, в Северо-Предалтайской провинции — темнохвойных лесов. Однако в целом провинции, даже без Южного Алтая, фрактальны по отношению ко всей территории Алтайской горной области. Фрактальность в населении птиц проявляется и в других провинциях Алтая и иных горных системах в общем характере высотно-поясных трендов (полулунности) и параллельности рядов по увлажнению (аридного и гумидного).

Возможность чуть ли не бесконечного дробления анализируемых совокупностей подтверждает иерархия всех классификаций (надтипы, типы, подтипы, классы, подклассы с допустимостью дальнейшего деления), а также возможность сбора и анализа данных с любого уровня ландшафтной или геоботанической классификаций и даже с большей дробностью, чем по их минимальным таксонам (Харвей, 1974). Кроме того, этот признак фрактальности подтверждает возможность анализа животного населения не только на видовом и популяционном уровнях, но и при делении по полу, возрасту, доминированию в популяциях, а также по сезонам года, “историческим” отрезкам времени и т.д., почти до бесконечности.

Фрактальность (квазифрактальность) изменений орнитокомплексов четко видна на графах по притихоокеанской части России (Равкин и др., 2020). Фрактальностью здесь можно считать параллельность широтных и высотных изменений сообществ во всех надтипах населения — на незастроенной и застроенной суши, а также в водно-околоводных материковых и морских сообществах. То же самое прослежено и по всей Северной Евразии. Все типы населения птиц или, по крайней мере, на незастроенной суши, представимы в виде ромбов. Ромбовидность связана с уменьшением площадей, занимаемых тем или иным типом орнитокомплексов, а также плотности населения птиц от середины в распространении типа к северу и югу (в горах вниз и вверх по абсолютным высотам местности) с проникновением в менее свойственные им зоны и пояса. При этом болотный тип, антропогенные и водно-околоводные орнитокомплексы не образуют сплош-

ных полос, а представлены отдельными пятнами или имеют линейный характер.

Орнитокомплексы морских акваторий образуют третий вариант меридионально-широтной неоднородности, соответственно в полярной и тихоокеанской частях. Для более определенной характеристики по ним пока не хватает данных.

Проникновение Тундрово-стланикового типа населения птиц к югу на равнинах отмечено вплоть до северной тайги, а Пустынно-лугово-степного — к северу до тундровой зоны за счет пойменных лугов. Проникновение редколесного типа зарегистрировано вплоть до южной тундры, а к югу — до пустынной зоны в пределах границ рассмотрения. Проникновение Болотного типа, не имеющего сплошного зонального ареала, отмечено до тундровой зоны на севере и до границы рассмотрения к югу.

Таким образом, все типы населения птиц незастроенной суши Северной Евразии могут быть условно (в факторном пространстве) обозначены на схеме ромбами. Они иллюстрируют зонально-подзональную и высотно-поясную континуальность населения птиц (Равкин, 1973). Граница между северными и южными орнитокомплексами застроенных территорий смещена к северу по сравнению с таковыми естественных ландшафтов суши и проходит между лесотундровой и лесной зонами. В населении птиц озер и рек северная граница может быть проведена также между лесотундровой и лесной зонами, но появляется еще одна — южная, между лесной зоной и лесостепью. Широтных границ в населении птиц морских акваторий и базаров больше, но они малообоснованны из-за особенностей учета морских птиц на длительных по протяженности маршрутах, не разделенных на участки.

Сходство трендов в изменчивости населения птиц Среднего региона Северной Евразии и алтайских провинций по отдельности и в целом (Равкин, 1973; Цыбулин, 1999, 2009; Равкин и др., 2016) тоже свидетельствует о фрактальности орнитокомплексов. Самоподобие и вложенность таксонов классификации населения птиц четко видны на пространственно-типологических структурах сообществ различных подзон лесной зоны Западной Сибири (Равкин и др., 1978). В двумерном пространстве фрактальность очевидна в “треугольности” основных отличий орнитокомплексов всех четырех подзон. Изменения в них идут между орнитокомплексами лесов междуречий, пойменных лугов и верховых болот. Причины этого — в уменьшении облесенности от междуречий к поймам, а также в увеличении увлажненности и

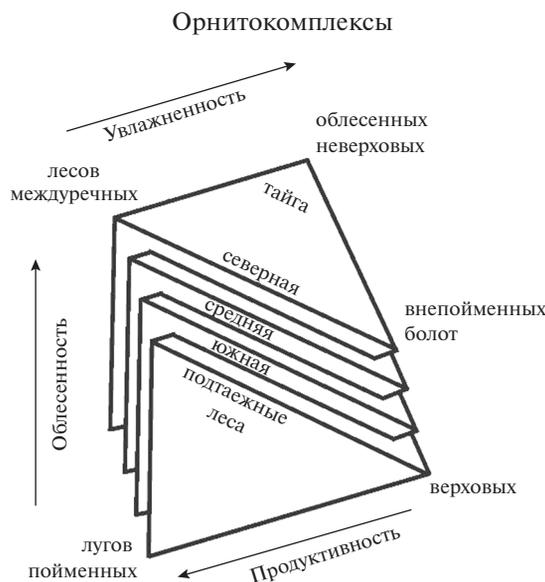


Рис. 6. Фрактальные тренды на примере лесной зоны Западной Сибири (по: Равкин, 1978).

уменьшении продуктивности от тайги и пойменных лугов к верховым болотам. Эти изменения связаны с влиянием фрагментированности из-за сельскохозяйственного освоения территории, а также с заливанием в половодье, заболоченностью и уменьшением трофности болот. В трехмерном факторном пространстве эти изменения иллюстрируют “встроенные” (частично вложенные) друг в друга пирамиды, где на третьей оси отражены изменения населения по отличиям в продуктивности фитоценозов (рис. 6). Эти схемы свидетельствуют и о самоподобии орнитокомплексов лесной зоны и четырех ее подзон, а также о “встроенности” этих структур друг в друга по зоне в целом.

Таким образом, фактически квазифрактальность была четко прослежена нами буквально с первых шагов формализованного анализа населения птиц, хотя сам термин мы не употребляли. Изменчивость орнитокомплексов вполне адекватно может быть описана и без употребления термина “фрактальность”. Отсутствие значимой “новизны” при последовательном анализе сообществ птиц разных провинций, подзон и регионов породило явное разочарование. Фрактальные представления снимают это “недовольство” за счет утверждения, что население птиц исследуемой нами территории в большей или меньшей степени фрактально, поэтому повторы в представлениях закономерны и подтверждают это.

Второй повод для недовольства при исследовании животного населения и, в частности, орнитокомплексов, связан с необходимостью каждый

раз начинать все с нуля: с кластерного анализа собранных данных, выявления основных структурообразующих факторов среды и оценок их связи с изменчивостью сообществ на данной территории. При этом увеличение объема анализируемой выборки не приводит к улучшению (увеличению) показателей информативности представлений (учитываемой ими дисперсии матрицы сходства). Даже наоборот увеличение выборки формально ухудшало эти показатели в результате накопления числа случайных, частных и необъяснимых отклонений при интерпретации изменчивости сообществ. Удручало и то, что сведения, полученные на ранних этапах, не используются при оценке информативности более поздних общих представлений, т.е. эти обобщения не включали частных, нередко четких и “красивых”, которые были отмечены при анализе в более крупном масштабе. Фрактальные представления логически позволяют включать в оценку информативности представлений не только выводы о зональных трендах, но и о подзональных изменениях, не прослеживаемых на обобщенных графах.

Признание квазифрактальности животного населения в целом и орнитокомплексов в частности представляет несомненный теоретический интерес, но хотелось бы оценить информативность этих представлений при описании изменчивости орнитокомплексов рассматриваемых территорий. Это можно сделать, и делалось ранее, через учитываемую (объясненную) дисперсию матрицы коэффициентов сходства сообществ составленными классификациями и расчета значе-

ний множественного коэффициента корреляции (регрессии) для каждой из них. Приращение оценок дает включение в расчеты связи территориальной неоднородности животного населения с факторами среды и объяснения результатов кластерного анализа в виде классификаций и структур, т.е. классификаций с учетом значимого сходства между таксонами, приведенными на графах.

Обычно мы сначала отдельно рассчитывали связь с выявленными факторами среды, затем дисперсию, учитываемую классификацией по всем иерархическим уровням, а также и структурой на каком-либо одном уровне классификации. По орнитокомплексам Северной Евразии, рассмотренным в настоящей публикации, объясняемая всеми факторами среды дисперсия равна 48%, а классификациями с учетом деления на надтипы, типы, подтипы и классы населения птиц – 41% (вместе 52%, множественный коэффициент корреляции – 0.72). Естественно, это не полная оценка, рассчитать которую нельзя из-за нереализованной возможности почти бесконечного разделения выборок и их анализа. Однако включение в расчеты структурных представлений, полученных раздельно по физико-географическим странам Северной Евразии, величину вклада фрактальности значимо не увеличило.

Большая оценка вклада фрактальности может быть получена при использовании методов мультифрактального анализа (Гелашвили и др., 2008). Некоторое увеличение общей информативности представлений может быть достигнуто и при дальнейшем делении на подклассы, семейства сообществ и т.д., но это приведет к существенному увеличению числа таксонов классификации и сложности ее объяснения и восприятия.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ всех материалов по летнему населению птиц Северной Евразии, накопленных в банке данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, показал или подтвердил ранее выявленные нами по отдельным регионам следующие представления и особенности территориальных изменений орнитокомплексов и связи их с факторами среды.

1. Сравнительно высокую степень корреляции неоднородности среды и летнего населения птиц Северной Евразии (множественный коэффициент 0.72).

2. Большее влияние на неоднородность орнитокомплексов типа растительности по сравнению с зонально-поясными отличиями среды.

3. Диагональное смещение сходства сообществ птиц по отношению к зонально-подзональным границам растительного покрова, как результат интегрального влияния зональности и провинциальности (секторности), а также отепляющего влияния морских течений и связанной с этим меньшей мерзлотностью почвогрунтов.

4. Проявление континуальности (типологической постепенности) изменений населения птиц возрастает в выборках по мере увеличения объема анализируемого материала за счет увеличения ландшафтной разнородности территории.

5. Фрактальность (квазифрактальность) основных трендов изменчивости населения птиц – самоподобие целого и его частей (орнитокомплексов зон, подзон, провинций и физико-географических стран). Это подтверждает повторение на исследованных территориях криволинейности (полулунности) рядов изменений в горах и похожей “треугольности” сходства сообществ “открытых” зон по отношению к лесным на равнине, а не строгую хорологическую вертикальность смены по высотам местности и горизонтальность широтных отличий на равнине. Кроме того, о фрактальности (квазифрактальности) населения птиц свидетельствует идентичность набора и иерархии значимости основных факторов среды, определяющих структуру населения птиц.

6. В предшествующих исследованиях при экспертно-умозрительной оценке сходства орнитокомплексов была несколько завышена значимость ландшафтно-зональной (подзональной и поясной) изменчивости условий среды в формировании населения птиц и в значительной степени орнитогеографических различий по Уралу и Енисею. При формализованном анализе изменчивости населения птиц по коэффициентам сходства существенность этих меридиональных границ не прослежена, но выявлена большая значимость своеобразия орнитокомплексов притихоокеанской территории, за счет проникновения берингийских и китайских видов.

7. Результаты анализа данных за разные годы (до 28 и 44 лет) в одних и тех же местах и биотопах показали, что межгодовые отличия населения птиц не превышают территориальные, что подтверждает правомерность использования данных, собранных в разные годы для анализа пространственной неоднородности орнитокомплексов на больших площадях.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи глубоко благодарны всем вкладчикам банка данных лаборатории зоологического мони-

торинга ИСиЭЖ СО РАН и предшественникам – авторам публикаций по населению птиц. Только использование собранных ими данных позволило провести нужные обобщения.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Результаты работ, послуживших основой для настоящего сообщения, поддержаны Программой фундаментальных научных исследований Государственной академией наук на 2021–2025 гг., проект № FWGS-2021-0002 и частично профинансированы в рамках выполнения государственного задания ИОЭБ СО РАН, проект № 0271-2021-0001.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо 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 объекта.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас СССР, 1983. М.: ГУГК при СМ СССР. 260 с.
- Блинова Т.К., Равкин Ю.С.*, 2008. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. Т. 15. № 1. С. 101–121.
- Воронов А.Г., Кучерук В.В.*, 1977. Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охраны // Биосферные заповедники. Тр. I сов.-амер. симп. СССР, 15–17 мая 1976 г. Л.: Гидрометеиздат. С. 7–20.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А.*, 2008. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи соврем. биологии. Т. 128. № 1. С. 21–34.
- Ефимов В.М., Равкин Ю.С.*, 1980. Еще раз о пространственной структуре населения птиц Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 59–63.
- Железнова Т.К.*, 2017. Птицы в нефтегазоносных районах Привасюганья. М.: ИПО “У Никитских ворот”. 140 с.
- Железнова Т.К., Вартапетов Л.Г.*, 2018. Птицы средне-таежного Притымья (Западная Сибирь). М.: ИПО “У Никитских ворот”. 196 с.
- Железнова Т.К., Костылева Н.А.*, 2018. Птицы болот лесной зоны Западной Сибири. М.: ИПО “У Никитских ворот”. 160 с.
- Железнова Т.К., Ленна В.А.*, 2016. Птицы Томского Прикетья. М.: Проспект. 224 с.
- Железнова Т.К., Миловидов С.П., Блинов Л.В.*, 2021. Птицы города Томска. Т. 1. М.: ИПО “У Никитских ворот”. 376 с.
- Жуков В.С.*, 2006. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука. 492 с.
- Иванов А.И.*, 1976. Каталог птиц СССР. Л.: Наука. 276 с.
- Исаева В.В.*, 2003. Синергетика для биологов. Вводный курс. Учеб. пособие. Владивосток: Изд-во ДВФУ. 125 с.
- Климова Н.В., Торопов К.В.*, 2018. Птицы города Кемерово и его окрестностей. Новосибирск: Академическое изд-во “Гео”. 178 с.
- Кузякин А.П.*, 1962. Зоогеография СССР // Учен. зап. МОПИ им. Н.К. Крупской. Т. 109. С. 3–182.
- Куперитох В.Л., Трофимов В.А.*, 1975. Автоматическое выявление макроструктуры системы // Проблемы анализа дискретной информации. Ч. 1. Новосибирск: ИЭиОПП СО АН СССР. С. 67–83.
- Ливанов С.Г.*, 2021. Птицы Урала. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 226 с.
- Маврикиди Ф.И.*, 2000. Фракталы: постигая взаимосвязанный мир // Дельфис. № 23. С. 78–85.
- Мандельброт Б.*, 2002. Фрактальная геометрия природы. М.: Ин-т комп. исследований. 656 с. [Mandelbrot B., 1982. The Fractal Geometry of Nature. San Francisco: W.H. Freeman and Co. 460 p.].
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А.*, 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. 462 с.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С.*, 2005. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука. 304 с.
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г.*, 1999. Методические рекомендации по маршрутному учету населения птиц в заповедниках // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. Сб. докл. семинара-совещания, г. Пушино-на-Оке. М.: Всемирный фонд дикой природы. С. 143–155.
- Равкин Ю.С.*, 1967. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66–75.
- Равкин Ю.С.*, 1973. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука. 375 с.
- Равкин Ю.С.*, 1978. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. 288 с.
- Равкин Ю.С., Ефимов В.М.*, 2009. Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения. Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: “Артика”. С. 205–214.

- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Равкин Ю.С., Куперитох В.Л., Трофимов В.А., 1978. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья / Под ред. Равкина Ю.С. Новосибирск: Наука. С. 253–269.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., 2015. Фаунистическое районирование Северной Евразии // Изв. РАН. Сер. Геогр. № 3. С. 29–40.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., 2017. Экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии // Принципы экологии. № 1. С. 104–116.
- Равкин Ю.С., Бабенко В.Г., Стишов М.С., Пронкевич В.В., Лялина М.И., 2020. Эколого-географическая изменчивость летнего населения птиц притихоокеанской части России // Сиб. экол. журн. № 6. С. 689–703. [Ravkin Yu.S., Babenko V.G., Stishov M.S., Pronkevich V.V., Lyalina M.I., 2020. Ecogeographical variability of the summer bird population in the pacific part of Russia // Contemp. Probl. Ecol. V. 13. № 6. P. 577–589].
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Железнова Т.К., Торопов К.В. и др., 2016. Пространственно-типологическая неоднородность и экологическая организация летнего населения птиц Среднего региона Северной Евразии // Сиб. экол. журн. Т. 9. № 1. С. 103–116. [Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Tsybulin S.M., Zheleznova T.K., Toropov K.V., et al., 2016. Spatial-typological heterogeneity and environmental organization of the summer population of birds in the Middle Region of Northern Eurasia // Contemp. Probl. Ecol. V. 9. № 1. P. 86–97].
- Торопов К.В., Бочкарева Е.Н., 2014. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск: Наука-центр. 394 с.
- Трофимов В.А., 1976. Качественный факторный анализ матриц связи в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск: Наука. С. 24–36.
- Хайтун С.Д., 1996. Механика и необратимость. М.: Янус. 446 с.
- Харвей Д., 1974. Научное объяснение в географии. М.: Прогресс. 503 с.
- Цыбулин С.М., 1999. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. 519 с.
- Цыбулин С.М., 2009. Птицы Алтая. Новосибирск: Наука. 234 с.
- Штегман Б.К., 1938. Основы орнитофаунистического деления Палеарктики / Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.; Л.: АН СССР. 156 с.
- Энциклопедический словарь географических терминов, 1968. М.: Советская энциклопедия. 437 с.
- Connor E.F., Simberloff D., 1983. Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: Null models and the evaluation of evidence // Oikos. V. 41. № 3. P. 455–465.
- Connor E.F., Simberloff D., 2014. Neutral models of species' co-occurrence patterns // Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence / Eds Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G., Thistle A.B. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 316–331.
- Diamond J., 1975. Assembly of species communities // Ecology and Evolution of Communities / Eds Cody M., Diamond J. Cambridge: Belknap. P. 342–444.
- Gao M., Liu D., Lin L., Wu D., 2016. The small-scale structure of a soil mite metacommunity // Eur. J. Soil Biol. V. 74. P. 69–75.
- Gotelli N.J., Graves G.R., 1996. Null Models in Ecology. Washington: Smithsonian Institution Press. 368 p.
- Götzenberger L., Bello F., de Bråthen K.A., Davison J., Dubuis A., et al., 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. V. 87. № 1. P. 111–127.
- Hayne D.W., 1949. An examination of the strip census method for estimating animal populations // J. Wildlife Manag. V. 13. № 2. P. 145–147.

## Ecological and geographical organization and structure of the summer bird assemblages of Northern Eurasia

Yu. S. Ravkin<sup>a,\*</sup>, S. M. Tsybulin<sup>a</sup>, A. A. Ananin<sup>b,c</sup>, V. G. Ivliev<sup>d</sup>, T. K. Zheleznova<sup>e</sup>, L. G. Vartapetov<sup>a</sup>, V. A. Yudkin<sup>a,f</sup>, V. S. Zhukov<sup>a</sup>, E. S. Preobrazhenskaya<sup>g</sup>, M. S. Stishov<sup>g</sup>, K. V. Toropov<sup>a</sup>, E. S. Ravkin<sup>h</sup>, I. N. Bogomolova<sup>a</sup>, S. V. Chesnokova<sup>a</sup>, and M. I. Lyalina<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, RAS  
Frunze st., 11, Novosibirsk, 630091 Russia

<sup>b</sup>Federal State Establishment “Zapovednoe Pribaikalye”

Lenina st., 71, Ust-Barguzin, Republic of Buryatia, 671623 Russia

<sup>c</sup>Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, RAS  
Sakhyanova st., 6, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, 670047 Russia

<sup>d</sup>Institute for Environmental Problems and Subsoil Use, Tatarstan Academy of Sciences  
Daurskaya st., 28, Kazan, Republic of Tatarstan, 420087 Russia

<sup>e</sup>*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy  
Timiryazevskaya st., 49, Moscow, 127434 Russia*

<sup>f</sup>*Novosibirsk State University  
Pirogova st., 1, Novosibirsk, 630090 Russia*

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

<sup>h</sup>*Russian State Agrarian Correspondence University  
Entuziastov sh., 50, Balashikha, Moscow region, 143907 Russia*

*\*e-mail: zm.nsc@yandex.ru*

The results of bird counts averaged over the first half of summer (May 16–July 15) from 1880 to 2019 were analyzed to identify the spatial-typological structure and organization of the ornithocomplexes of Northern Eurasia (with interruptions and mainly since 1960). 354 researchers participated in the collection of material (for 110 years). Data processing is carried out using multivariate statistics methods, including cluster analysis and linear qualitative approximation of communication matrices. The main territorial trends in bird assemblages and environmental factors correlating with them are identified, and the relationship between the spatial variability of ornithocomplexes and the heterogeneity of habitats is assessed. The fractality of the spatial differentiation of the bird population is shown.