

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 82, номер 6, 2021

---

---

## (Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Методы выявления гибридизации и генетической интрогрессии при филогенетических несоответствиях <i>В. А. Комарова, Л. А. Лавренченко</i>	403
Участие липидов в адаптации высших сосудистых растений к условиям Западного Шпицбергена <i>Е. Ф. Марковская, О. А. Розенцвет, Н. Ю. Шмакова, А. А. Зорина, М. А. Ильинова</i>	419

---

## Научные дискуссии

Политопное видообразование микроба чумы <i>Yersinia pestis</i> как причина филогенетической трихомии в географических популяциях монгольского сурка-гарбагана ( <i>Marmota sibirica</i> ) <i>В. В. Сунцов</i>	431
Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. 1. Температуры тела вымерших и современных рептилий <i>В. А. Черлин</i>	445
Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. 2. Развитие отношений с температурой у позвоночных животных <i>В. А. Черлин</i>	459
Правила для авторов	478

---

---

# Contents

---

---

Vol. 82, No. 6, 2021

---

---

## (Indexed in “Current Contents”)

Approaches to detecting hybridization events and genetic introgression under phylogenetic incongruence <i>V. A. Komarova, L. A. Lavrenchenko</i>	403
Involvement of lipids into adaptations of higher vascular plants to the conditions of West Spitsbergen <i>E. F. Markovskaya, O. A. Rozentzvet, N. Y. Shmakova, A. A. Zorina, M. A. Il'ina</i>	419

---

## Scientific Discussions

Polytopic speciation of the plague microbe <i>Yersinia pestis</i> as the cause of the trichotomy in the geographic populations of Mongolian marmot-tarbagan ( <i>Marmota sibirica</i> ) <i>V. V. Suntsov</i>	431
Evolution of thermobiological status in vertebrate animals. 1. Body temperatures of the extinct and recent reptiles <i>V. A. Cherlin</i>	445
Evolution of thermobiological status in vertebrate animals. 2. Development of the relationship with temperature in vertebrate animals <i>V. A. Cherlin</i>	459
Guide for authors	478

---

---

УДК 575.858

## МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ ГИБРИДИЗАЦИИ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНТРОГРЕССИИ ПРИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ НЕСООТВЕТСТВИЯХ

© 2021 г. В. А. Комарова<sup>1</sup>, \*, Л. А. Лавренченко<sup>1</sup>, \*\*

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

\*E-mail: k\_vakka@yahoo.com

\*\*E-mail: llavrenchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 30.07.2021 г.

После доработки 04.08.2021 г.

Принята к публикации 26.08.2021 г.

Интрогрессивная гибридизация представляет собой широко распространенное явление в эволюции растений и животных. Заключение о межвидовом потоке генов часто делают при выявлении несогласованности между топологиями генных деревьев. Однако обнаруженное филогенетическое несоответствие может быть вызвано и другими эволюционными процессами, такими как неполная сортировка линий. В таком случае обнаружение и количественная характеристика интрогрессии представляются весьма непростой задачей. В настоящем обзоре дана краткая характеристика основных процессов (гибридизации и интрогрессии, неполной сортировки линий), которые ответственны за несогласованность между топологиями генных деревьев. Обобщены сведения о классических филогенетических и аналитических методах, позволяющих определять и отличать гибридизацию и интрогрессию от неполной сортировки линий при сравнении филогенетических деревьев, построенных на основе отдельных генетических маркеров. Рассмотрены методы, разработанные не только для определения паттернов интрогрессии в присутствии неполной сортировки линий, но и для количественной оценки обнаруженной интрогрессии (доля генетического смешения, направление, время), кратко рассмотрены преимущества и методические ограничения каждого из них. Также рассмотрены методы филогенетических сетей, представляющиеся неотъемлемым инструментом для реконструкции сложных эволюционных историй в присутствии ретикулярных событий (гибридизация, интрогрессия и другие).

DOI: 10.31857/S0044459621060051

Интрогрессивная гибридизация (introgressive hybridization; Anderson, Hubricht, 1938), или интрогрессия (introgression), представляет собой постепенную инфильтрацию генов одного вида в генный пул другого путем повторных возвратных скрещиваний гибридов первого или последующих поколений с одним или обоими родительскими видами (backcrossing). Стоит отметить, что отдельные исследователи нередко по-разному трактовали одни и те же термины, что становилось источником разногласий (например, Anderson, Hubricht, 1938; Anderson, 1949; Heiser, 1973). Так, термин “интрогрессия” нередко понимали в широком смысле, как обмен генами между любыми дифференцированными популяциями, независимо от их таксономического ранга (Anderson, 1949; Schwenk, Spaak, 1995), и применяли при описании различных событий (Rieseberg, Wendel, 1993; Schwenk, Spaak, 1995). В целом феномен интрогрессии можно описать цепочкой последовательных событий. Так, на первом этапе в ходе на-

чального расселения вида возникает неоднородность между его локальными популяциями в пределах ареала. Вторичная экспансия может привести к контакту между этими популяциями, дивергировавшими во время длительной географической изоляции (например, в периоды оледенений, когда ареалы адаптированных к умеренным широтам видов уменьшались; Боркин, Литвинчук, 2013). Если между контактирующими популяциями не выработалась надежная репродуктивная изоляция, то такие контакты могли приводить к гибридизации, одним из последствий которой могла быть интрогрессия отдельных участков ядерного или всего митохондриального генома через серию возвратных скрещиваний в популяции родительских видов (Peters et al., 2007; Arnold, Martin, 2009). Следует добавить, что проницаемость видовых границ различается для разных участков генома. Так, известно, что у организмов, характеризующихся большим уровнем дисперсии гетерогаметного пола, маркеры, свя-

занные с гомогаметным полом (у млекопитающих – митохондриальная ДНК (мтДНК)) значительно легче преодолевают межвидовые барьеры (Petit, Excoffier, 2009). Обнаружены случаи, когда формоспецифические (исходные) гаплотипы мтДНК полностью замещаются чужими гаплотипами при отсутствии интрогрессии ядерных генов (Nevado et al., 2009; Choleva et al., 2014). Против интрогрессии ядерных локусов может действовать выметающий отбор, поскольку заимствование чужеродных ядерных генов может влиять на экологические и морфологические особенности особей (Боркин, Литвинчук, 2013). Тем не менее были обнаружены случаи, свидетельствующие о потоке ядерных генов при отсутствии интрогрессии мтДНК (Di Candia, Routman, 2007).

Межвидовая гибридизация давно привлекала внимание эволюционных биологов. Этому сложному процессу как фактору эволюции большое внимание уделяли ботаники (Anderson, 1949; Heiser, 1973), в то время как отношение зоологов к этому процессу представлялось неоднозначным (Майр, 1968). Однако с интенсивным развитием молекулярных методов в конце XX в. стали накапливаться примеры, свидетельствующие о широком распространении межвидовой интрогрессии среди животных в природе (Arnold, 2006; Toews, Brelsford, 2012). Это неизбежно привело к переоценке роли межвидовой интрогрессии в эволюционной истории живых организмов. В частности, было предположено, что интрогрессия генов может быть источником генетической и фенотипической изменчивости (Arnold, 2006) и способствовать приобретению новых адаптаций (Arnold et al., 2008; Arnold, Martin, 2009; Hedrick, 2013).

Несмотря на то, что межвидовая гибридизация между близкими видами в природе происходит достаточно часто (затрагивает 25% видов растений и около 10% видов животных; Mallet, 2005; Arnold et al., 2008; Mallet et al., 2016), накоплено относительно мало экспериментальных подтверждений межвидовой интрогрессии, в частности, в пользу ее адаптивного характера (приобретение новых адаптаций, увеличение приспособленности таксона-реципиента к изменяющимся условиям среды; например, Whitney et al., 2010). Настоящий прорыв в изучении этого сложного процесса произошел относительно недавно, благодаря прочтению методами высокопроизводительного секвенирования (next generation sequencing, NGS) полных геномов целого ряда “немодельных” видов (Twyford, Ennos, 2012; Hufford et al., 2013; Harrison, Larson, 2014; Mallet et al., 2016; Schaefer et al., 2016; Arnold, Kunte, 2017; Ottenburghs et al., 2017; Rochus et al., 2018; Suarez-Gonzalez et al., 2018; Taylor, Larson, 2019). Так, благодаря использованию геномных данных, в ряде исследований были получены свидетельства и подтверждения интрогрессии среди многих групп организмов: у людей (Reich

et al., 2009; Green et al., 2010; Huerta-Sánchez et al., 2014), насекомых (Lynd et al., 2010; Dasmahapatra et al., 2012; Fontaine et al., 2015), других животных (Shurtliff, 2013; Meier et al., 2017; Palkopoulou et al., 2018; Irisarri et al., 2018), растений (Osborne et al., 2016; Suarez-Gonzalez et al., 2018).

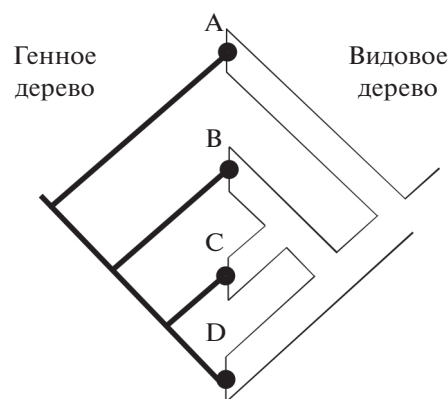
Интрогрессивная гибридизация приводит к образованию популяций со смешанными геномами и, как следствие, к филогенетическому несоответствиям (phylogenetic discordance, tree incongruence) при анализе различных генетических локусов (Degnan, Rosenberg, 2009). Однако интрогрессия – не единственный процесс, приводящий к подобному филогенетическому несоответствию. Другие процессы, такие как неполная сортировка линий (incomplete lineage sorting, ILS) или дупликация генов (gene duplication), могут также соответствовать аналогичным паттернам (Maddison, 1997; Degnan, Rosenberg, 2009). Таким образом, при обнаружении несоответствий в топологиях генетических деревьев определение причины наблюдаемого паттерна по-прежнему остается нетривиальной задачей (Sang, Zhong, 2000; Fontaine et al., 2015). При использовании традиционных филогенетических подходов и аналитических методов, основанных на независимом исследовании отдельных локусов, возможно предпочтение того или иного эволюционного сценария (Maddison, 1997; Sang, Zhong, 2000; Peters et al., 2007; Joly et al., 2009; Choleva et al., 2014; Poroshina et al., 2020). Однако при использовании данных подходов зачастую невозможна точная оценка процессов, приводящих к несогласованности генных деревьев. Разработанные для этой цели методы, базирующиеся на анализе большого числа генетических локусов и данных всего генома, позволяют эффективно выявлять случаи несоответствия топологии филогенетических деревьев и давать количественную оценку интрогрессии (Pritchard et al., 2000; Alexander et al., 2009; Green et al., 2010; Durand et al., 2011; Huerta-Sánchez et al., 2014; Lohse, Frantz, 2014; Schrider et al., 2018; Edelman et al., 2019; Hamlin et al., 2020), а также определять направление наблюдаемой интрогрессии (Pease, Hahn, 2015). Однако каждый из таких методов задает свои определенные условия для структуры исследуемой группы (например, постоянный размер популяций, большой объем выборки, эволюция последовательностей согласно модели молекулярных часов и др.), что затрудняет возможность их широкого применения.

Несмотря на многообразие накопившихся в последние годы обзоров, посвященных свидетельствам и эволюционному значению межвидовой интрогрессии у различных групп организмов (Toews, Brelsford, 2012; Hedrick, 2013; Harrison, Larson, 2014; Ottenburghs et al., 2017), обобщающих сводок по методам ее обнаружения при наблюдении несоответствий топологий генетиче-

ских деревьев крайне мало (Burgarella et al., 2019). Первая часть настоящего обзора посвящена традиционным филогенетическим и аналитическим методам, разработанным специально для определения и разграничения типов несоответствий филогений на основе отдельных генетических маркеров. Во второй части обобщены накопленные к настоящему моменту сведения о методах, разработанных для поиска и характеристики интрогрессии с использованием геномных данных. В заключение рассмотрены методы филогенетических сетей, представляющиеся неотъемлемым инструментом для реконструкции сложных эволюционных историй в присутствии ретикулярных событий. Кратко рассмотрены преимущества и методические ограничения каждого из них, поскольку понимание основных принципов и ограничений алгоритмов — обязательное условие для грамотной постановки научной задачи.

### ПРИЧИНЫ НЕСООТВЕТСТВИЙ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ДЕРЕВЬЕВ И МЕТОДЫ ИХ РАЗГРАНИЧЕНИЯ НА ОСНОВЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ЛОКУСОВ

Нередко на уровне интерпретации молекулярных деревьев (gene tree) приходится сталкиваться с “подводными камнями”, затрудняющими реконструкцию истинной эволюционной истории вида. Наиболее известные из них представляют собой случаи несовпадения результатов, полученных при анализе различных генетических локусов, чаще всего это несоответствие митохондриальной и ядерной филогений (mito-nuclear discordance), а также несоответствие генного дерева видовому (gene tree discordance) (рис. 1). Несоответствие может выражаться не только в отношении времени дивергенции, но и в порядке ветвления (Avice, 2000; Nichols, 2001; Rosenberg, 2002). Прямой линией интерпретации топологий таких деревьев, без привлечения дополнительных анализов, приводит к серьезным искажениям реконструкции филогении исследуемых таксонов (Абрамсон, 2007, 2009). Подобная проблема несоответствий филогений отдельных генов и видов известна для многих групп организмов (Gompert et al., 2008; Toews, Brelsford, 2012; Weigand et al., 2017; Ivanov et al., 2018; Després, 2019; Edelman et al., 2019; Andersen et al., 2021; Komarova et al., 2021). Интрогрессивную гибридизацию часто рассматривают как основную причину подобных различий (Degnan, Rosenberg, 2009). Однако и другие эволюционные процессы могут приводить к формированию сходных филогенетических паттернов. К наиболее частым причинам, препятствующим реконструкции истинной эволюционной истории вида, относятся предковый полиморфизм (ancestral polymorphism) и неполная сорти-



**Рис. 1.** Несоответствие генных и видовых деревьев. Справа представлено видовое дерево для четырех видов: А, В, С и D; слева — генное дерево. Виды В и С представляют собой сестринские виды, но их генные копии таковыми не являются.

ровка генеалогических линий (ILS) (Avice, 2000; Rosenberg, 2002; Degnan, Rosenberg, 2009; Degnan, 2018). Показано, что феномен ILS широко распространен среди живых организмов в природе (например, Fontaine et al., 2015; Pease et al., 2016; Chan et al., 2020). Вследствие всех перечисленных выше эволюционных сценариев мы сталкиваемся с полифилией (polyphyly) на генных деревьях, когда генетические последовательности одного вида расположены внутри клад другого (сходство в генетических последовательностях “сестринских” видов в случае интрогрессии будет связано с полным замещением общих для одного вида аллелей аллелями другого вида). В таком случае распознать и отличить полифилию, возникшую вследствие интрогрессии, от полифилии двух других вышеописанных сценариев весьма непросто (Holder et al., 2001), особенно в случае “молодых” видов (события интрогрессии у таких видов могут происходить в присутствии ILS) (Avice, 2000; Degnan, Rosenberg, 2009; Degnan, 2018). Следовательно, филогенетическое несоответствие следует рассматривать не как свидетельство интрогрессии, а скорее как отправную точку для дальнейшего анализа. Существует ряд традиционных филогенетических и аналитических подходов, позволяющих отдавать предпочтение тому или иному эволюционному сценарию при сравнении филогенетических деревьев, реконструированных на основе анализа отдельных генов.

Согласно базовым положениям молекулярной филогенетики количество нуклеотидных замен в последовательностях ДНК двух форм прямо пропорционально времени дивергенции от общего предка, а филогения отдельных генов соответствует филогении видов (Nichols, 2001). Принимая это во внимание, следует учитывать, что время дивергенции генетических последовательностей от об-

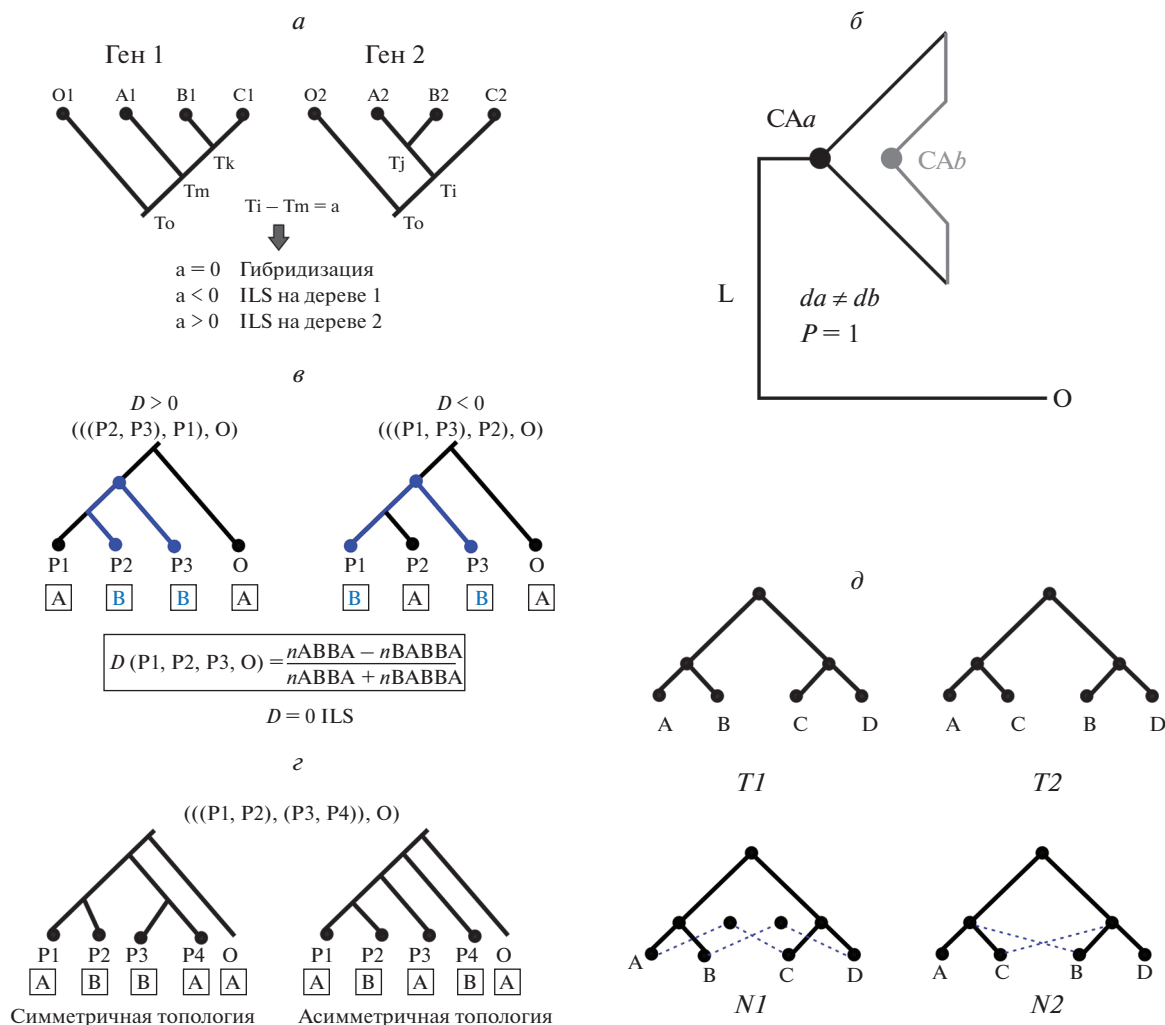
шего предка может быть больше времени дивергенции видов, другими словами, разделение популяций происходит позже, чем разделение генов (Nichols, 2001). Поэтому одним из путей, способных помочь при разграничении ILS и интрогрессии, может быть оценка предполагаемого возраста генетического обособления вида. Учитывая тот факт, что выраженность ILS обратно пропорциональна эволюционному возрасту вида, можно предполагать, что чем “моложе” вид, тем более вероятно, что различие в топологиях генетических деревьев объясняется скорее ILS, чем интрогрессией (Avice, 2000). В случае “молодых” видов сортировка предковых линий еще не успеет завершиться за этот промежуток времени (Avice, 2000). В случае интрогрессии, наоборот, степень ее выраженности пропорциональна эволюционному возрасту вида (Avice, 2000). Стоит также добавить, что при анализе митохондриальных генов наиболее вероятно, что наблюдаемая полифилия будет вызвана скорее интрогрессией, чем ILS, поскольку сортировка линий по митохондриальным локусам происходит быстрее, чем по ядерным, благодаря своей гаплоидности (наследование только по материнской линии) и отсутствию рекомбинации (Hudson, Turelli, 2003).

Некоторые существующие методы основаны на подсчете времени дивергенции исследуемых таксонов, так, один тест (Sang, Zhong, 2000) разработан специально для разграничения процессов гибридизации и интрогрессии от событий ILS, вызывающих несоответствие между генетическими деревьями. Если предположить сценарий с существованием трех таксонов А, В и С, где таксон В будет сестринским по отношению к таксону С на одном филогенетическом дереве, в то время как на другом дереве этот же таксон В будет сестринским таксону А, то при наблюдаемом несоответствии филогений можно ожидать, что таксон В имеет гибридное происхождение (рис. 2а). Для подтверждения данного предположения было предложено оценивать время дивергенции согласно модели молекулярных часов для таксонов А и С на каждом из исследуемых деревьев. Если обе временные оценки практически не отличаются, то предпочтение отдается гибридизации, интрогрессии или горизонтальному переносу генов, в противном случае – ILS (рис. 2а). Однако этот тест не учитывает, что время “слияния” для разных генов, как правило, всегда различается независимо от наличия ILS. Таким образом, тест, основанный на данной теоретической модели, ненадежен при разграничении этих процессов при сравнении филогений на основе отдельных генов, что было наглядно продемонстрировано (Holder et al., 2001).

Согласно результатам этого исследования (Holder et al., 2001), процессы гибридизации и неполной сортировки линий формируют разные

прогнозы относительно топологии и длины ветвей генных деревьев, которые эволюционируют в соответствии с филогенией видов. Если предположить сценарий полифилии, при котором сходные последовательности “сливаются” до диверсификации двух видов, то наблюдаемое несоответствие можно объяснить неполной сортировкой линий. Следовательно, при ILS время, прошедшее с момента видообразования, представляет собой нижнюю границу минимального времени расхождения между этими последовательностями. При гибридизации сходные последовательности могут “сливаться” как до, так и после расхождения видов. Если “слияние” происходит после расхождения видов, следует ожидать, что минимальное время дивергенции между последовательностями будет меньше, чем при неполной сортировке линий (Joly, Bruneau, 2006). В некоторых статистических методах данный подход применяется, чтобы отличить гибридизацию и интрогрессию от неполной сортировки линий. Например, статистический параметрический метод (Joly et al., 2009), предполагая ILS в качестве нулевой гипотезы, вычисляет минимальные попарные дистанции между последовательностями исследуемых видов при помощи коалесцентного моделирования. Данный подход основан на предположении о том, что минимальная генетическая дистанция между последовательностями двух видов должна быть меньше в случае событий гибридизации, чем ILS.

Еще один метод, основанный на оценке скорректированных эволюционных дистанций ( $d$ ) между общим предком каждого из исследуемых видов ( $L$ ) и общим предком для обоих видов ( $CA$ ), позволяет отличать интрогрессию от ILS (Pogoshina et al., 2020). Алгоритм данного подхода довольно прост и включает ряд последовательных действий: использование файлов с построенными филогенетическими деревьями в качестве входных данных, проведение теста на взаимную монофилию (подсчет коэффициента  $P$ ; при  $P = 0$  группа монофилетична) исследуемых групп и подсчет набора эволюционных дистанций ( $d$ ,  $D$ ,  $E\Sigma$ ) (рис. 2б). Так, в случае анцестрального полиморфизма разница  $D$  между  $da$  и  $db$  (где  $a$  и  $b$  соответствуют исследуемым видам,  $d$  – дистанция от  $CA$  до  $L$  соответствующего вида) будет равно нулю ( $D = 0$ ) и незначительно отличаться от последнего при неполной сортировке линий. В случае же интрогрессии, наоборот, значение  $D$  будет значительно отличаться от нуля (рис. 2б). Параметр  $E\Sigma$ , представляющий сумму эволюционных дистанций всех последовательностей внутри одного вида до ближайшего общего предкового узла дерева (внешней группы), также важен при определении интрогрессии. Так, значение разницы между  $Ea$  и  $Eb$ , посчитанное для митохондриального гена и значительно отличное от нуля, соответствует



**Рис. 2.** Схематические иллюстрации отдельных методов, упоминаемых в тексте. *a* – модель для филогении четырех таксонов, где A, B и C – исследуемые виды, O – внешняя группа. A1, B1, C1 и O1 представляют собой последовательности гена 1 для видов A, B, C и O соответственно. A2, B2, C2 и O2 представляют собой последовательности гена 2 для видов A, B, C и O соответственно. Tm, Tk, Ti и Tj представляют время дивергенции между последовательностями A1 и (B1, C1), B1 и C1, C2 и (A2, B2), а также A2 и B2 соответственно. *б* – схематическое представление полной интрогрессии. *в* – схема филогении трех таксонов (P1–P3) и одной внешней группы (O). *D*-статистика учитывает родительские (“A”) и дочерние (“B”) аллели для филогении четырех таксонов. По сценарию ILS паттерны “ABBA” и “BABA” должны встречаться равновероятно ( $D = 0$ ). Превышение “ABBA” или “BABA”, приводящее к значению *D*, значительно отличного от нуля, свидетельствует о потоке генов между двумя таксонами. Превышение сайтов “ABBA” свидетельствует о потоке генов между P2 и P3. Превышение сайтов “BABA” свидетельствует о потоке генов между P1 и P3 (выделено синим цветом). *г* – схема филогении четырех таксонов (P1–P4) и одной внешней группы (O). Показаны симметричная и асимметричная топологии с примерами паттернов аллельных сайтов “ABBA” и “BABA” соответственно. *д* – укорененные бифуркационные деревья *T1* и *T2* и две филогенетические сети *N1* и *N2*, объясняющие оба дерева.

полной интрогрессии мтДНК. При этом для ядерного(ых) гена(ов):  $Ea = Eb$ . Следует отметить, что в случае полной интрогрессии мтДНК стоит ожидать, что филогенетические линии всех исследуемых видов будут обособлены друг от друга и монофилетичны на ядерном генетическом дереве, в то время как на митохондриальном дереве гаплотипы одного из видов будут расположены внутри клады другого вида (полифилетический паттерн). При этом группа предполагаемого “донора” будет всегда проявлять полифилетиче-

ский характер и образовывать внутреннюю кладу по отношению к виду-реципиенту, в то время как предполагаемый “реципиент” может быть как монофилетичным, так и полифилетичным. Учитывая это, данный метод включает тест определения филогенетического статуса исследуемых групп (монофилия, парафилия или полифилия). Программное обеспечение для данного алгоритма находится в открытом доступе (<https://github.com/dysh/MRDR>). Описанный выше подход был разработан и впервые приме-

нен для исследования брюхоногих моллюсков из р. *Baicalia*, для представителей которого характерны несоответствия между митохондриальной и ядерной филогениями (Poroshina et al., 2020).

Рассмотренные выше алгоритмы специализируются на распознавании гибридизации и интрогрессии при филогенетическом несоответствии и разграничении таковых от неполной сортировки линий, не подразумевая, что они могут происходить одновременно (Degnan, 2018). Для определения вышеописанных типов ретикулярных процессов в присутствии ILS был разработан ряд аналитических методов, позволяющих также проводить дополнительную характеристику интрогрессии (оценка доли заимствований, направление и временная оценка наблюдаемой интрогрессии).

### СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ОБНАРУЖЕНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛЕДОВ ИНТРОГРЕССИИ НА ОСНОВЕ ГЕНОМНЫХ ДАННЫХ И ИХ ПРОГРАММНАЯ РЕАЛИЗАЦИЯ

Развитие новых молекулярно-генетических методов и прочтение полных геномов ряда современных и вымерших видов значительно изменили наше представление об эволюционной истории человека и других видов животных и увеличило шансы определения даже незначительных следов интрогрессии (Racimo et al., 2015; Schaefer et al., 2016; Rochus et al., 2018). Был разработан ряд методов, направленных на поиск генетического смешения (genetic admixture; формирование современной популяции за счет потока ядерных генов между предковыми популяциями) в масштабе всего генома (genome-wide test). Целью таких методов является поиск популяций-доноров и популяций-реципиентов с “чужим” генетическим материалом, количественная оценка наблюдаемой интрогрессии, а также определение “чужеродных” геномных сегментов, проникших через видовые границы (Burgarella et al., 2019). Как было отмечено выше, определение следов интрогрессии затруднено в присутствии ILS среди диверсифицирующихся видов, поскольку оба процесса создают схожие паттерны несоответствия генетических деревьев (Holder et al., 2001; Meleshko et al., 2021). Широкий спектр методов учитывает это, предполагая ILS в качестве нулевой гипотезы (Pease, Hahn, 2015). В целом методы, о которых пойдет речь, могут применяться и к отдельным генам, но их надежность значительно возрастает, когда они применяются к данным всего генома (Patterson et al., 2012). Однако следует принять во внимание, что ни один из них не дает надежных доказательств интрогрессии, поэтому необходимо применять дополнительные методы для получения более детальной информации об особенностях этого сложного процесса.

Нельзя не упомянуть методы кластеризации, такие как *STRUCTURE* (Pritchard et al., 2000) и *ADMIXTURE* (Alexander et al., 2009), наиболее часто используемые для определения структуры популяций на основе мультилокусных данных, которые применяются также для точного определения особей со смешанными геномами, изучения гибридных зон, определения наличия интрогрессии и доли интрогрессированных локусов. Одним из пользующихся наибольшей популярностью методов исследования интрогрессии представляется *STRUCTURE*. Он базируется на байесовском подходе кластеризации, причисляющем особей на основе их генотипов к той или иной популяции при одновременной оценке частот популяционных аллелей и позволяющем оценить, какая часть генома от каждой особи принадлежит к каждой предковой популяции. Метод применяют для различных типов маркеров (например, микросателлиты, полиморфизмы длин рестриционных фрагментов – restriction fragment length polymorphism (RFLPs), однонуклеотидные полиморфизмы – single nucleotide polymorphism (SNP)). В более ранних исследованиях использовались микросателлиты, часто в комбинации с митохондриальными генами (например, Varilani et al., 2005). Быстрый прогресс в методах секвенирования привел к использованию в этом методе SNP и других полногеномных маркеров (Kraus et al., 2012; Gómez-Sánchez et al., 2018). К настоящему времени накопилось большое число исследований, успешно применяющих данный подход для исследования интрогрессии в популяциях и анализа гибридизации (Beaumont et al., 2001; Goossens et al., 2002; Thies et al., 2018; Ravagni et al., 2021). Однако, несмотря на популярность метода, моделирование в *STRUCTURE* сопряжено с ограничениями в отношении популяционно-генетических моделей, таких как соблюдение закона Харди–Вайнберга и равновесие сцепления (linkage equilibria) (Jombart et al., 2010). Способность *STRUCTURE* точно оценивать степень интрогрессии ставят под сомнение, поскольку есть вероятность недооценки количества особей со смешанными геномами (например, Sanchez-Donoso, 2014). В то же время в недавнем исследовании (Ravagni et al., 2021) было проведено моделирование интрогрессии и определен ряд подходов, которые могут повысить точность оценки степени интрогрессии при использовании *STRUCTURE*. Метод также реализован в удобной веб-программе *STRUCTURE HARVESTER* (Earl, vonHoldt, 2012), разработанной специально для быстрого анализа и обобщения выходных данных из *STRUCTURE*. Новая и обновленная версия *fastSTRUCTURE* позволяет анализировать большие наборы данных SNP (Raj et al., 2014; Elgvin et al., 2017). Для преодоления вышеописанных модельных ограничений были разработаны альтернативные методы, такие как



*ADMIXTURE* (Alexander et al., 2009) и дискриминантный анализ главных компонент или *DAPC* (Jombart et al., 2010). Для повышения надежности при проведении оценки интрогрессии лучше всего комбинировать разработанные для этой цели *STRUCTURE*, *ADMIXTURE* и *DAPC* (Frosch et al., 2014). Неправильное определение степени интрогрессии может повлиять на понимание эволюционной истории видов (Ravagni et al., 2021).

Многих исследователей интересует не только наличие или отсутствие интрогрессии, но и количественная оценка ее величины. В контексте филогеномных подходов под количественной оценкой понимают пропорцию заимствованного генома или, другими словами, степень интрогрессии. Для этой цели разработана серия популяционно-генетических методов.

Из множества используемых методов для определения и оценки степени интрогрессии наиболее часто применяется классическая *D*-статистика Петерсона, или так называемый АВВА-ВАВА тест. Данный тест, разработанный и впервые успешно примененный для оценки интрогрессии между древними людьми современного типа и неандертальцами (Green et al., 2010; Durand et al., 2011), позволяет различать паттерны, возникающие вследствие интрогрессии, от таковых, основанных на анцестральном полиморфизме и последующей неполной сортировке линий. В настоящее время накопилось большое количество исследований, успешно применяющих этот метод для обнаружения интрогрессии во многих других группах (например, Dasmahapatra et al., 2012; Fontaine et al., 2015; Martin et al., 2015; Elgvin et al., 2017; Kumar et al., 2017; Miao et al., 2017; Barlow et al., 2018; Mao et al., 2018; Andersen et al., 2021; Komarova et al., 2021; Meleshko et al., 2021). Данный подход применим для филогении трех таксонов и одной внешней группы (в литературе обозначаемой как four-taxon trees), отношения между которыми можно представить в виде ((P1, P2), P3), O), из которых три (за исключением внешней группы) могут быть вовлечены в процессы предполагаемой гибридизации (рис. 2в) (Durand et al., 2011). Если предположить подобный сценарий и обозначить родительский аллель как “А”, а дочерний аллель как “В”, то мы получим два филогенетических паттерна: “АВВА” включает сайты, где P2 и P3 несут дочерний аллель, в то время как P1 и внешняя группа (O) – родительский; паттерн “ВАВА” представляет сайты, где, наоборот, P1 и P3 включают общий родительский аллель, за исключением P2 и внешней группы (рис. 2в). При сценарии неполной сортировки линий без потока генов паттерны “АВВА” и “ВАВА” будут встречаться одинаково часто. Превышение “АВВА” и “ВАВА”, приводящее к значению *D*-статистики, значительно отличному от нуля, свидетельствует о потоке генов между двумя таксонами. Избыток пат-

тернов “АВВА” указывает на поток генов между таксонами P2 и P3, а избыток “ВАВА” указывает на поток генов между P1 и P3 (рис. 2в). Надо отметить, что все учитываемые сайты в выравниваниях последовательностей должны быть биялельными (biallelic sites), при этом внешняя группа всегда определяет анцестральное (предковое) состояние (аллель А). Еще одно практическое ограничение метода заключается в том, что *D*-статистика для четырех таксонов не может обнаруживать интрогрессию между сестринскими таксонами P1 и P2 и позволяет определять не направление интрогрессии, а лишь ее наличие или отсутствие (неопределенное направление между P2  $\leftrightarrow$  P3 или P1  $\leftrightarrow$  P3; Durand et al., 2011). Кроме того, *D*-статистика была первоначально разработана для обнаружения интрогрессии в масштабе всего генома или всей хромосомы (Green et al., 2010). Вычисление этой статистики для небольших участков генома или конкретных локусов для количественной оценки интрогрессии может привести к ненадежным результатам, поскольку результаты *D*-статистики имеют тенденцию группироваться в регионах с пониженным генетическим разнообразием и низкой степенью рекомбинации (Martin et al., 2015). Примечательно исследование тиранновых мухоловок (Tyranidae), выполненное на основе сильно ограниченного набора SNP локусов (2710 SNP) с использованием АВВА-ВАВА теста (Rheindt et al., 2014). В этом исследовании была выполнена реконструкция эволюционной истории фенотипически мозаичной популяции золотолобого карликового тирана (*Zimmerius viridiflavus*), особенности окраски оперения которого схожи с таковыми златолицего тирана (*Z. chrysops*). Картируя предполагаемые интрогрессированные локусы по результатам теста АВВА-ВАВА на геном зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*), исследователи обнаружили тесную связь некоторых SNP-паттернов “АВВА” с генами, участвующими в производстве клеток и плазматических мембран. Учитывая связь между клеточными мембранами и окраской оперения, авторы предполагают, что между этими мозаичными популяциями и *Z. chrysops* могла происходить интрогрессия аллелей генов, определяющих окраску оперения. Однако, как отмечено выше, эти локусы не обязательно могли быть интрогрессированы, но могут представлять геномные области с низким генетическим разнообразием в результате действия выметающего отбора. В целом классическая *D*-статистика видится надежным тестом для поиска следов интрогрессии в масштабе всего генома, однако необходимо использование дополнительных методов для получения более детальной информации об особенностях этого процесса.

Использование лишь *D*-статистики не дает объективной оценки доли интрогрессированных

локусов в геноме (Martin et al., 2015; Hamlin et al., 2020). Одно из предложенных расширений  $D$ -статистики, так называемое  $D_p$ , вносит одно простое дополнение – добавление в знаменатель формулы подсчета сайтов “ВВАА”, что значительно улучшает оценку пропорции интрогрессированных локусов по сравнению с классической  $D$ -статистикой (Hamlin et al., 2020). Однако данный способ имеет тенденцию недооценивать реальную пропорцию заимствований, и его точность повышается при более низкой степени интрогрессии.

Другой альтернативный подход, статистика отношений  $F_4$  ( $F_4$ -ratio estimation) или  $a$ -статистика, ранее называемая  $f_4$ -оценкой происхождения ( $f_4$ -ancestry estimation; Reich et al., 2009), специализируется на оценке доли заимствованных генов в смешанной популяции на основе SNP всего генома (Patterson et al., 2012). Тест проводит сравнение наблюдаемого значения интрогрессии с ожидаемым в сценарии, при котором интрогрессирован весь геном. Статистика применима для данных от пяти таксонов, включая внешнюю группу. Метод разработан и впервые применен для исследования истории популяций людей из Индии (Reich et al., 2009) и в дальнейшем использовался в основном для оценки примесей в различных популяциях человека (Gallego Llorente et al., 2015; Isshiki et al., 2020; Mineta et al., 2021). Важным преимуществом  $F$ - и  $D$ -статистик будет то, что они зависят только от частот популяционных аллелей, и для оценки не требуется информация о гаплотипах (Gautier et al., 2021). *HyDe*, реализованный как пакет на языке программирования Python, аналогичным образом оценивает степень интрогрессии в сценарии гибридного видообразования, используя линейные комбинации производных паттернов сайтов (Blischak et al., 2018; Kubatko, Chifman, 2019). *HyDe* автоматизирует обнаружение гибридизации для большого числа видов и может проводить проверку гипотез как на индивидуальном уровне, так и на уровне популяций. Метод дает очень точную оценку степени интрогрессии, когда выполняется его предположение о гибридизации, и приемлемую оценку, когда допущения нарушаются (Kong, Kubatko, 2021).

Статистика  $fd$  (Martin et al., 2015) может быть применима к данным по небольшому участку генома. Подобно  $D_p$ , этот метод также чувствителен к направлению интрогрессии, поскольку оценивает долю генома, полученную от популяции донора. В некоторой степени статистика  $fd$  решает эту проблему, предполагая, что популяция с более высокой производной частотой аллелей будет донором на каждом сайте. Тем не менее  $fd$  имеет тенденцию недооценивать долю интрогрессированных локусов в том случае, когда таксон P2 является донором.

Чтобы оценить направление интрогрессии для филогении трех или четырех таксонов, недостаточно располагать информацией, содержащейся в частотах паттернов “АВВА” и “ВАВА”. Тем не менее, если доступна информация о пятом таксоне (Pease, Hahn, 2015) или о полиморфизме для четырех данных таксонов (Martin, Amos, 2021), возможно определение направления интрогрессии. Так называемая “*partitioned D-statistics*” стала первой попыткой получить сведения о направлении интрогрессии для филогении с пятью таксонами (Eaton, Ree, 2013). Однако избыточность в подсчете паттернов сайтов делает результаты этого теста не интерпретируемыми. Для решения этой проблемы была разработана *DFOIL* статистика (Pease, Hahn, 2015) для филогении из пяти таксонов (укорененное дерево с четырьмя таксонами и одной внешней группой), отношения между которыми можно представить в виде  $((P_1, P_2), (P_3, P_4)), O$ , из которых четыре (за исключением внешней группы) могут быть вовлечены в процессы предполагаемой гибридизации (рис. 2а). *DFOIL* создает систему из четырех  $D$ -статистик (применимость к каждому из четырех таксонов), тестируя каждое из 16 возможных событий и направлений интрогрессии. Помимо определения таксонов, вовлеченных в интрогрессию, статистика *DFOIL* также предоставляет информацию о направлении межгрупповых интрогрессий, в частности идентифицируя таксоны-доноры и реципиенты. В совокупности все четыре рассматриваемые статистики содержат больше информации, чем сумма отдельных  $D$ -тестов. Метод *DFOIL* исходит из предположения, что филогения четырех таксонов симметрична, с двумя парами сестринских видов (рис. 2а). При такой конфигурации дерева становится возможным определять направление интрогрессии (т.е. идентифицировать виды-доноры и реципиенты), поскольку направление влияет на отношения между видом-донором, видом-реципиентом и его сестринским таксоном. К сожалению, тест не работает, если дерево видов асимметрично (рис. 2б).

Мартин и Эмос (Martin, Amos, 2021) показали, что информация о степени, направлении и времени интрогрессии в филогении пяти таксонов будет доступной, если включать в анализ несколько особей от одной линии. Подход, названный частотным спектром  $D$ , или  $Dfs$ , оценивает  $D$ -статистику в каждой ячейке общего полученного частотного спектра аллелей, построенного для двух сестринских таксонов. Ожидается, что форма спектра  $Dfs$  будет зависеть от направления интрогрессии. Если один из сестринских таксонов реципиент – спектр смещается влево. Напротив, если сестринская линия донор, а несестринская – реципиент, следует ожидать, что спектр будет плоским, поскольку частотный спектр несестринской линии не используется для построе-

ния  $Dfs$ . Степень асимметрии влево зависит от времени интрогрессии, в то время как доля интрогрессии влияет на величину  $D$ -статистики в ячейках. На форму спектра  $Dfs$  также могут влиять демографическая история и смещения при более сложных сценариях интрогрессии, поэтому необходимо предварительно выполнять моделирование, чтобы протестировать различные сценарии интрогрессии (Martin, Amos, 2021).

Алгоритмы классической  $D$ -статистики и ее модификации реализованы в доступных пакетах в различных языках программирования (Python, R) (Patterson et al., 2012; Blischak et al., 2018; Petr et al., 2019; Mussmann et al., 2020; Gautier et al., 2021; Malinsky et al., 2021; Martin, Amos, 2021). Стоит отметить комплексную программу *COMP-D*, позволяющую объединять результаты классической  $D$  и *DFOIL* статистик. Она эффективна в выполнении всех необходимых вычислений из общих филогенетических и популяционно-генетических форматов программных файлов (Mussmann et al., 2020). Особое внимание стоит обратить на простую в использовании программу *Dsuite*, в которой реализованы возможности вычисления нескольких статистик одновременно ( $D$  и  $f_4$ ). *Dsuite* значительно более эффективна с точки зрения вычислений, чем сопоставимые программы, и предоставляет удобный набор инструментов, облегчающий оценку наличия потока генов, особенно в больших геномах (Malinsky et al., 2021). Для анализа данных, полученных методами полногеномного секвенирования целого пула образцов (Pool-seq) и подходами  $F$ -статистик, разработан специальный программный пакет в R – *poolfstat* (Gautier et al., 2021). И, наконец, *admixr* – программный пакет в R, обеспечивающий удобный интерфейс для выполнения комплексного популяционно-генетического анализа ( $f_3$ ,  $D$ ,  $f_4$ -ratio), ранее реализованного в программном пакете *ADMIXTOOLS* с использованием командной строки (Petr et al., 2019). Объединяя все этапы рабочего процесса в единой среде R, этот пакет позволяет автоматизировать анализ, значительно улучшая воспроизводимость популяционно-генетических исследований.

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СЕТИ: МЕТОДЫ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИСТОРИЙ В ПРИСУТСТВИИ РЕТИКУЛЯРНЫХ СОБЫТИЙ

Широкий набор методов в филогенетике основан на алгоритмах, представляющих эволюцию исследуемых таксонов в виде так называемых филогенетических сетей (phylogenetic networks). Переход от филогенетических деревьев к филогенетическим сетям – еще один способ справиться с разграничением процессов интрогрессии и неполной сортировки линий. В литературе можно

встретить различные применения этого термина и поэтому дать общее определение весьма сложно. Под филогенетическими сетями можно понимать любой направленный граф, на котором таксоны представлены в виде узлов, а их эволюционные отношения – в виде ребер (на филогенетических деревьях ребра соответствуют ветвям) (Huson, Bryant, 2006). Филогенетические сети – альтернативный вариант представления филогенетических взаимоотношений между таксонами, а также основной инструмент для иллюстрации сложных эволюционных историй, сопровождающихся ретикулярными событиями (гибридизация, интрогрессия, горизонтальный перенос генов (horizontal gene transfer, HGT) и другие), которые не могут быть представлены в виде дерева (Morrison, 2014). Даже если эволюция исследуемых таксонов происходила согласно древовидной модели, сети позволяют более наглядно отображать неоднозначные филогенетические сигналы в наборах данных, которые могли быть вызваны небиологическими причинами, такими как, например, некорректное выравнивание последовательностей, слишком короткие отдельные последовательности, неправильно подобранные модели нуклеотидной эволюции и другие (Huson, Bryant, 2006; Degnan, 2018). Существуют два больших класса филогенетических сетей: неукорененные абстрактные филогенетические сети (implicit phylogenetic networks) и укорененные явные сети (explicit phylogenetic networks) (Klopper, Huson, 2008). Первый класс сетей строят для отображения и анализа конфликтующих филогенетических сигналов в имеющемся наборе данных; для учета этих неразрешенных сигналов часто необходимо наличие узлов на сети, не представляющих предковый вид (Huson, Bryant, 2006). Поэтому такие сети представляют “невные” эволюционные сценарии (Klopper, Huson, 2008). К этому классу принадлежат так называемые сети расщепления (split networks), где каждое ребро делит набор таксонов на две непересекающиеся группы (расщепления), расположенные на разных сторонах ветвей (Huson, Bryant, 2006). Существует целый ряд признанных методов для вычисления неукорененных сетей (*median networks* – Bandelt et al., 2000; *split decomposition* – Bandelt, Dress, 1992; *neighbor-net* – Bryant, Moulton, 2004; *consensus networks* – Holland et al., 2004; *supernetworks* – Hassanzadeh et al., 2012). Более подробную характеристику данного типа сетей и алгоритмов их вычисления можно найти в обзорной работе Хусона и соавт. (Huson et al., 2010). Второй класс сетей вычисляют для представления “явных” историй исследуемых таксонов, которые эволюционируют в рамках модели, включающей как события видообразования, так и ретикулярные процессы. Поэтому такие сети называют также ретикулярными сетями (рекомбинантными сетями – Huson, Klopper, 2005; се-

тиями гибридизации – Huson et al., 2005). Методы для построения укорененных ретикулярных сетей представлены ограниченным набором алгоритмов, отображающих эволюционные сценарии в виде обобщенного филогенетического дерева из набора укорененных реконструированных генетических деревьев (Morrison, 2014). Внутренние узлы в такой сети представляют предковые таксоны, а узлы с двумя родительскими таксонами (ретикулярные узлы) соответствуют ретикулярным событиям, таким как гибридизация и ее последствия (интрогрессия), рекомбинация или горизонтальный перенос генов (Huson, Kloerper, 2005). Подобного типа сети позволяют наглядно иллюстрировать наличие ретикулярных событий и способствуют пониманию того, в какой степени эти процессы повлияли на эволюцию. Стоит подчеркнуть, что ни один из существующих методов построения эволюционных сетей (другое название для “явных” сетей) не пользуется популярностью в качестве рутинного инструмента реконструкции эволюционной истории исследуемых таксонов в присутствии тех или иных ретикулярных событий (Huson et al., 2010). Однако возможности существующих на данный момент инструментов отображения эволюционных сетей могут стать многообещающей стратегией для обнаружения событий интрогрессии в эволюции видов.

На построение укорененных ретикулярных сетей гибридизации направлен один из наиболее известных комбинаторных подходов, называемый *HYBRIDNUMBER* и основанный на подсчете минимального числа событий гибридизации для комбинаций из двух укорененных бифуркационных деревьев ( $T_1$  и  $T_2$ , рис. 2д) (Bordewich et al., 2007). Он отличается большей точностью и отсутствием модельных ограничений в отличие от его предыдущих аналогов (Hallett, Lagergren, 2001; Huson et al., 2005). Его задача заключается в том, что модель, учитывая набор из двух укорененных филогенетических деревьев (например, одно на основе ядерных генов, другое – митохондриальных) от  $X$  таксонов, вычисляет укорененную филогенетическую сеть  $N$  (рис. 2д) (предполагая, что гибридизация – причина неконгруэнтности двух деревьев), содержащую обобщенное дерево и имеющую минимальное количество ретикулярных узлов, необходимых для объяснения эволюции рассматриваемых таксонов. Нижняя граница числа событий гибридизации будет показателем того, в какой степени гибридизация повлияла на эволюционную историю исследуемых таксонов. Однако, используя данный подход, нельзя провести анализ эволюционных историй при наличии других биологических событий, таких как ILS. Подход был разработан и успешно применен для исследований процессов гибридизации в семействе мятликовых Poaceae (Barker et al., 2001; Bordewich et al., 2007). Этот алгоритм реализован

как пакет в языке программирования Perl и находится в открытом доступе. Предыдущие аналоги подхода для построения сетей гибридизации реализованы в универсальном программном пакете *SplitsTree4* (Huson, Bryant, 2006).

Особое внимание стоит обратить на комплексный программный пакет *PhyloNet* на языке программирования Java (Than et al., 2008; Wen et al., 2018), разработанный в основном для реконструкции и интерпретации эволюционных сетей. *PhyloNet* при помощи алгоритмов максимального правдоподобия (*InferNetwork\_ML*) выводит ретикулярную сеть на основе набора генетических деревьев и проводит дополнительный анализ, используя алгоритмы максимального псевдоподобия (*InferNetwork\_MPL*). Кроме того, в своей расширенной версии (Wen et al., 2018) *PhyloNet* включает дополнительный набор алгоритмов для построения эволюционных сетей с учетом ILS. Метод проявил себя как надежный инструмент при оценке наличия интрогрессии между сестринскими видами. Так, анализ геномных данных всех ныне живущих видов медведей с использованием *PhyloNet* продемонстрировал, что интрогрессия между парами близкородственных видов гораздо более обычное событие, чем это предполагалось ранее (Kumar et al., 2017). Недавнее исследование эволюции серогрудой муравьеловки (*Myrmoborus lugubris*) хорошо иллюстрирует необходимость применения методов построения филогенетических сетей для оценки филогенетических взаимоотношений в присутствии потока генов (Thom et al., 2018). Так, использование этого метода позволило показать, что два из четырех подвидов этого вида (*M. lugubris femininus* и *M. lugubris lugubris*) вовлечены в процессы интрогрессивной гибридизации и не являются сестринскими кладами, как считали раньше на основе построения видовых деревьев, не учитывающих на стадии филогенетического вывода возможный поток генов (Thom et al., 2018). Филогенетические сети, построенные с помощью *PhyloNet*, визуализируют с помощью другой интерактивной программы для построения широкого спектра неукорененных филогенетических сетей – *Dendroscope 3* (Huson, Scornavacca, 2012).

*SNaQ* (Solís-Lemus, Ané, 2016), пожалуй, единственный метод моделирования событий гибридизации с помощью неукорененных сетей. Так же, как и *PhyloNet*, он позволяет проводить анализ ретикулярных событий с учетом ILS, однако для точной оценки событий гибридизации может потребоваться большое количество локусов. Основываясь на алгоритмах максимального псевдоподобия (maximum pseudolikelihood), *SNaQ* выполняет оценку филогенетических сетей на основе мультилокусных данных, используя коэффициенты согласованности (concordance factors, CF) (Ané et al., 2007; Baum, 2007). Отли-

чительная особенность *SNaQ* – ускорение вероятностных вычислений, поскольку вместо вычисления вероятности для всех таксонов одновременно, метод рассматривает подмножества из четырех таксонов. Кроме того, предполагаемая сеть не подвержена потенциальным ошибкам укоренения, поскольку входной набор данных представлен неукорененными деревьями. Данный метод хорошо зарекомендовал себя на первых этапах тестирования при исследовании событий гибридизации и интрогрессии, сопровождающих эволюционную историю тропических рыб р. *Xiphophorus*. К настоящему моменту накопилось большое количество исследований, успешно применяющих этот метод для обнаружения событий интрогрессии и в других группах организмов (Roda et al., 2017; Blair et al., 2019). Метод реализован в доступном программном комплексе *PhyloNetworks* с удобным программным интерфейсом (Solís-Lemus et al., 2017).

В целом *PhyloNet* и *SNaQ* являются надежными инструментами для представления сложных эволюционных историй в виде филогенетических сетей и успешно применяются на практике для обнаружения событий интрогрессии. Например, моделирование филогенетических сетей с использованием этих двух методов позволило получить первые доказательства геномной интрогрессии у кораллов р. *Acropora* (Mao et al., 2018). Однако эти методы предъявляют особые требования к формату входных данных и наличию набора заранее построенных генетических деревьев. Кроме того, *PhyloNet* применим для исследования ограниченных эволюционных сценариев, поскольку скорость вычисления вероятностей сильно снижается при исследовании более чем 10 таксонов (Mao et al., 2020). Недавно разработанный универсальный программный комплекс *TREEasy* (Mao et al., 2020) воплотил в себе возможности обоих инструментов, *PhyloNet* и *SNaQ*, для вывода укорененных ретикулярных сетей. Кроме того, интерфейс не предъявляет особых требований к формату (только наличие формата FASTA и некоторых входных параметров), самостоятельно выполняет построение генетических деревьев, необходимых для построения сетей, и может выводить филогенетические сети одновременно двумя методами на основе не выровненных последовательностей.

Широкий набор алгоритмов, направленных на реконструкцию, интерпретацию и визуализацию сетей минимальной гибридизации, реализован в удобном и простом программном пакете *Dendroscope* (Huson, Scornavacca, 2012). Представление сетей минимальной гибридизации основано на подсчете минимального числа событий гибридизации для комбинаций из двух укорененных филогенетических деревьев. Этот общий принцип работы алгоритмов был представлен выше при описании

*HYBRIDNUMBER* (Bordewich et al., 2007). Однако математическая база предыдущих алгоритмов по вычислению сетей гибридизации и большинства тех, что реализованы в *Dendroscope*, предполагает, что входные деревья были бифуркационными, правильно укорененными и содержат одни и те же таксоны. Стоит заметить, что в реальных биологических исследованиях такое встречается крайне редко. Особое внимание из представленных в *Dendroscope* подходов заслуживает относительно новый алгоритм *Autumn* (Huson, Linz, 2016). В отличие от предыдущих аналогов, он направлен на вычисление сетей минимальной гибридизации для пары “реалистичных” укорененных филогенетических деревьев. Важной особенностью метода является способность обнаруживать существование предполагаемых гибридных видов. Например, недавнее исследование, основанное на филогеномном анализе гусеобразных, показало, что краснозобая казарка (*Branta ruficollis*) может иметь гибридное происхождение (Ottenburghs et al., 2017).

Сравнительно недавно возможности реконструкции эволюционной истории в присутствии ретикулярных событий с помощью филогенетических сетей были реализованы в пакете *SpeciesNetwork* программного комплекса BEAST2 (Zhang et al., 2018). *SpeciesNetwork* выводит ретикулярную сеть на основе мультилокусных данных при помощи алгоритмов байесовской статистики. *SpeciesNetwork* позволяет проводить анализ ретикулярных событий с учетом ILS, однако, как и *PhyloNet*, сопряжен с высокой вычислительной нагрузкой при исследовании большого количества таксонов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном обзоре мы обобщили большинство накопленных к настоящему времени сведений о существующих методах обнаружения интрогрессии, основанных на использовании как отдельных генетических маркеров, так и данных по всему геному. Рассмотренные ограничения и недостатки этих методов позволяют сделать вывод о том, что остаются не решенными несколько методологических проблем, таких как надежность обнаружения интрогрессии в присутствии неполной сортировки линий при анализе небольшого числа локусов; более точные оценки доли интрогрессированных локусов, времени и направления интрогрессии; обнаружение интрогрессии между сестринскими таксонами; количественная оценка событий интрогрессии в отдельной кладе; более точная автоматизированная визуализация филогенетических сетей. Несмотря на эти проблемы, доступные в настоящее время подходы позволяют эффективно обнаруживать следы интрогрессии и характеризовать ее особенности, однако следует помнить, что не существует универ-

сального метода, позволяющего представить надежные доказательства интрогрессии, ее количественную характеристику, а также наглядно проиллюстрировать сложные эволюционные истории в присутствии ретикулярных событий. Поэтому необходимо применять комбинации нескольких методов, что позволит получить более детальную информацию об особенностях этого сложного процесса.

Очевидно, что дальнейшее развитие и использование рассмотренных выше методов будет способствовать выявлению природы и распространения феномена интрогрессии у разных групп живых организмов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 20-34-90032).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Информ. вестн. ВОГиС. Т. 11. № 2. С. 307–331.
- Абрамсон Н.И., 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 1. С. 185–189.
- Боркин Л.Я., Литвинчук Р.Н., 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2. С. 83–139.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Alexander D.H., Novembre J., Lange K., 2009. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals // Genome Res. V. 19. № 9. P. 1655–1664.
- Anderson E., 1949. Introgressive Hybridization. N.-Y.: J. Wiley. 109 p.
- Anderson E., Hubricht L., 1938. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization // Am. J. Bot. V. 25. № 6. P. 396–402.
- Andersen M.J., McCullough J.M., Gyllenhaal E.F., Mapel X.M., Haryoko T. et al., 2021. Complex histories of gene flow and a mitochondrial capture event in a nonsister pair of birds // Mol. Ecol. V. 30. № 9. P. 2087–2103.
- Ané C., Larget B., Baum D.A., Smith S.D., Rokas A., 2007. Bayesian estimation of concordance among gene trees // Mol. Biol. Evol. V. 24. № 2. P. 412–426.
- Arnold M.L., 2006. Evolution through Genetic Exchange. Oxford: Oxford Univ. Press. 272 p.
- Arnold M.L., Kunte K., 2017. Adaptive genetic exchange: A tangled history of admixture and evolutionary innovation // Trends Ecol. Evol. V. 32. № 8. P. 601–611.
- Arnold M.L., Martin N.H., 2009. Adaptation by introgression // J. Biol. V. 8. № 9. Art. 82.
- Arnold M.L., Sapir Y., Martin N.H., 2008. Genetic exchange and the origin of adaptations: prokaryotes to primates // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. V. 363. № 1505. P. 2813–2820.
- Avise J.C., 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge: Harvard Univ. Press. 286 p.
- Bandelt H.J., Dress A.W., 1992. Split decomposition: A new and useful approach to phylogenetic analysis of distance data // Mol. Phylogenet. Evol. V. 1. № 3. P. 242–252.
- Bandelt H.J., Macaulay V., Richards M., 2000. Median networks: Speedy construction and greedy reduction, one simulation, and two case studies from human mtDNA // Mol. Phylogenet. Evol. V. 16. № 1. P. 8–28.
- Barilani M., Derégnaucourt S., Gallego S., Galli L., Mucci N. et al., 2005. Detecting hybridization in wild (*Coturnix c. coturnix*) and domesticated (*Coturnix c. japonica*) quail populations // Biol. Conserv. V. 126. № 4. P. 445–455.
- Barker N.P., Clark L.G., Davis J.I., Duvall M.R., Guala G.F. et al., 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae) // Ann. Missouri Bot. Gard. V. 88. № 3. P. 373–457.
- Barlow A., Cahill J.A., Hartmann S., Theunert C., Xenikoudakis G. et al., 2018. Partial genomic survival of cave bears in living brown bears // Nat. Ecol. Evol. V. 2. № 10. P. 1563–1570.
- Baum D.A., 2007. Concordance trees, concordance factors, and the exploration of reticulate genealogy // Taxon. V. 56. № 2. P. 417–426.
- Beaumont M., Barratt E.M., Gottelli D., Kitchener A.C., Daniels M.J. et al., 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat // Mol. Ecol. V. 10. № 2. P. 319–336.
- Blair C., Bryson R.W., Jr., Linkem C.W., Lazcano D., Klicka J., McCormack J.E., 2019. Cryptic diversity in the Mexican highlands: Thousands of UCE loci help illuminate phylogenetic relationships, species limits and divergence times of montane rattlesnakes (Viperidae: *Crotalus*) // Mol. Ecol. Res. V. 19. № 2. P. 349–365.
- Blischak P.D., Chifman J., Wolfe A.D., Kubatko L.S., 2018. HyDe: A Python package for genome-scale hybridization detection // Syst. Biol. V. 67. № 5. P. 821–829.
- Bordewich M., Linz S., John K.S., Semple C., 2007. A reduction algorithm for computing the hybridization number of two trees // Evol. Bioinform. V. 3. P. 86–98.
- Bryant D., Moulton V., 2004. Neighbor-net: An agglomerative method for the construction of phylogenetic networks // Mol. Biol. Evol. V. 21. № 2. P. 255–265.
- Burgarella C., Barnaud A., Kane N.A., Jankowski F., Scarcelli N. et al., 2019. Adaptive introgression: An untapped evolutionary mechanism for crop adaptation // Front. Plant Sci. V. 10. Art. 4.
- Chan K.O., Hutter C.R., Wood P.L., Jr., Grismer L.L., Das I., Brown R.M., 2020. Gene flow creates a mirage of cryptic species in a Southeast Asian spotted stream frog complex // Mol. Ecol. V. 29. № 20. P. 3970–3987.
- Choleva L., Musilova Z., Kohoutova-Sediva A., Paces J., Rab P., Janko K., 2014. Distinguishing between incomplete lineage sorting and genomic introgressions: Complete fixation of allospecific mitochondrial DNA in a sexually reproducing fish (*Cobitis*; Teleostei), despite clonal reproduction of hybrids // PLoS One. V. 9. № 6. Art. e80641.
- Dasmahapatra K.K., Walters J.R., Briscoe A.D., Davey J.W., Whibley A., Nadeau N.J., 2012. Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species // Nature. V. 487. № 7405. P. 94–98.
- Degnan J.H., 2018. Modeling hybridization under the network multispecies coalescent // Syst. Biol. V. 67. № 5. P. 786–799.

- Degnan J.H., Rosenberg N.A., 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent // Trends Ecol. Evol. V. 24. № 6. P. 332–340.
- Després L., 2019. One, two or more species? Mitonuclear discordance and species delimitation // Mol. Ecol. V. 28. № 17. P. 3845–3847.
- Di Candia M.R., Routman E.J., 2007. Cytonuclear discordance across a leopard frog contact zone // Mol. Phylogenet. Evol. V. 45. № 2. P. 564–575.
- Durand E.Y., Patterson N., Reich D., Slatkin M., 2011. Testing for ancient admixture between closely related populations // Mol. Biol. Evol. V. 28. № 8. P. 2239–2252.
- Earl D.A., vonHoldt B.M., 2012. STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conserv. Genet. Resour. V. 4. № 2. P. 359–361.
- Eaton D.A.R., Ree R.H., 2013. Inferring phylogeny and introgression using RADseq data: An example from flowering plants (*Pedicularis*: Orobanchaceae) // Syst. Biol. V. 62. № 5. P. 689–706.
- Edelman N.B., Frandsen P.B., Miyagi M., Clavijo B., Davey J. et al., 2019. Genomic architecture and introgression shape a butterfly radiation // Science. V. 366. № 6465. P. 594–599.
- Elgvin T.O., Trier C.N., Tørresen O.K., Hagen I.J., Lien S. et al., 2017. The genomic mosaicism of hybrid speciation // Sci. Adv. V. 3. № 6. Art. e1602996.
- Fontaine M.C., Pease J.B., Steele A., Waterhouse R.M., Neafsey D.E. et al., 2015. Extensive introgression in a malaria vector species complex revealed by phylogenomics // Science. V. 347. № 6217. Art. 1258524.
- Frosch C., Kraus R.H., Angst C., Allgöwer R., Michaux J. et al., 2014. The genetic legacy of multiple beaver reintroductions in Central Europe // PloS One. V. 9. № 5. Art. e97619.
- Gallego Llorente M., Jones E., Eriksson A., Siska V., Arthur K.W. et al., 2015. Ancient Ethiopian genome reveals extensive Eurasian admixture throughout the African continent // Science. V. 350. № 6262. P. 820–822.
- Gautier M., Vitalis R., Flori L., Estoup A., 2021. *f*-statistics estimation and admixture graph construction with Pool-Seq or allele count data using the R package *poolstat* // bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2021.05.28.445945>
- Gómez-Sánchez D., Olalde I., Sastre N., Enseñat C., Carrasco R. et al., 2018. On the path to extinction: Inbreeding and admixture in a declining grey wolf population // Mol. Ecol. V. 27. № 18. P. 3599–3612.
- Gompert Z., Forister M.L., Fordyce J.A., Nice C.C., 2008. Widespread mito-nuclear discordance with evidence for introgressive hybridization and selective sweeps in *Lycaeides* // Mol. Ecol. V. 17. № 24. P. 5231–5244.
- Goossens B., Funk S.M., Vidal C., Latour S., Jamart A. et al., 2002. Measuring genetic diversity in translocation programmes: Principles and application to a chimpanzee release project // Anim. Conservat. V. 5. № 3. P. 225–236.
- Green R.E., Krause J., Briggs A.W., Maricic T., Stenzel U. et al., 2010. A draft sequence of the Neandertal genome // Science. V. 328. № 5979. P. 710–722.
- Hallett M.T., Lagergren J., 2001. Efficient algorithms for lateral gene transfer problems // Proc. 5th Annual International Conference on Computational Biology. N.Y.: ACM Press. P. 149–156.
- Hamlin J.A., Hibbins M.S., Moyle L.C., 2020. Assessing biological factors affecting postspeciation introgression // Evol. Lett. V. 4. № 2. P. 137–154.
- Harrison R.G., Larson E.L., 2014. Hybridization, introgression, and the nature of species boundaries // J. Hered. V. 105. № S1. P. 795–809.
- Hassanzadeh R., Eslahchi C., Sung W.K., 2012. Constructing phylogenetic supernetworks based on simulated annealing // Mol. Phylogenet. Evol. V. 63. № 3. P. 738–744.
- Hedrick P.W., 2013. Adaptive introgression in animals: Examples and comparison to new mutation and standing variation as sources of adaptive variation // Mol. Ecol. V. 22. № 18. P. 4606–4618.
- Heiser C.B., 1973. Introgression re-examined // Bot. Rev. V. 39. № 4. P. 347–366.
- Holder M.T., Anderson J.A., Holloway A.K., 2001. Difficulties in detecting hybridization // Syst. Biol. V. 50. № 6. P. 978–982.
- Holland B.R., Huber K.T., Moulton V., Lockhart P.J., 2004. Using consensus networks to visualize contradictory evidence for species phylogeny // Mol. Biol. Evol. V. 21. № 7. P. 1459–1461.
- Hudson R.R., Turelli M., 2003. Stochasticity overrules the “three-times rule”: genetic drift, genetic draft, and coalescence times for nuclear loci versus mitochondrial DNA // Evolution. V. 57. № 1. P. 182–190.
- Huerta-Sánchez E., Jin X., Bianba Z., Peter B.M., Vinckenbosch N. et al., 2014. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA // Nature. V. 512. № 7513. P. 194–197.
- Hufford M.B., Lubinsky P., Pyhäjärvi T., Devengenzo M.T., Ellstrand N.C., Ross-Ibarra J., 2013. The genomic signature of crop-wild introgression in maize // PLoS Genet. V. 9. № 5. Art. e1003477.
- Huson D.H., Bryant D., 2006. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. V. 23. № 2. P. 254–267.
- Huson D.H., Klopper T.H., 2005. Computing recombination networks from binary sequences // Bioinformatics. V. 21. № S2. P. ii159–ii165.
- Huson D.H., Linz S., 2016. Autumn algorithm—computation of hybridization networks for realistic phylogenetic trees // IEEE/ACM Trans. Comput. Biol. Bioinform. V. 15. № 2. P. 398–410.
- Huson D.H., Scornavacca C., 2012. Dendroscope 3: An interactive tool for rooted phylogenetic trees and networks // Syst. Biol. V. 61. № 6. P. 1061–1067.
- Huson D.H., Rupp R., Scornavacca C., 2010. Phylogenetic Networks: Concepts, Algorithms and Applications. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 362 p.
- Huson D.H., Klöpper T., Lockhart P.J., Steel M.A., 2005. Reconstruction of reticulate networks from gene trees // Annual International Conference on Research in Computational Molecular Biology. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 233–249.
- Irisarri I., Singh P., Koblmüller S., Torres-Dowdall J., Henning F. et al., 2018. Phylogenomics uncovers early hybridization and adaptive loci shaping the radiation of Lake Tanganyika cichlid fishes // Nat. Commun. V. 9. Art. 3159.

- Isshiki M., Naka I., Watanabe Y., Nishida N., Kimura R. et al.*, 2020. Admixture and natural selection shaped genomes of an Austronesian-speaking population in the Solomon Islands // *Sci. Rep.* V. 10. Art. 6872.
- Ivanov V., Lee K.M., Mutanen M.*, 2018. Mitonuclear discordance in wolf spiders: Genomic evidence for species integrity and introgression // *Mol. Ecol.* V. 27. № 7. P. 1681–1695.
- Joly S., Bruneau A.*, 2006. Incorporating allelic variation for reconstructing the evolutionary history of organisms from multiple genes: An example from *Rosa* in North America // *Syst. Biol.* V. 55. № 4. P. 623–636.
- Joly S., McLenachan P.A., Lockhart P.J.*, 2009. A statistical approach for distinguishing hybridization and incomplete lineage sorting // *Am. Nat.* V. 174. № 2. P. E54–E70.
- Jombart T., Devillard S., Balloux F.*, 2010. Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations // *BMC Genet.* V. 11. Art. 94.
- Klopper T.H., Huson D.H.*, 2008. Drawing explicit phylogenetic networks and their integration into SplitsTree // *BMC Evol. Biol.* V. 8. Art. 22.
- Komarova V.A., Kostin D.S., Bryja J., Mikula O., Bryjová A. et al.*, 2021. Complex reticulate evolution of speckled brush-furred rats (*Lophuromys*) in the Ethiopian centre of endemism // *Mol. Ecol.* V. 30. № 10. P. 2349–2365.
- Kong S., Kubatko L.*, 2021. Comparative performance of popular methods for hybrid detection using genomic data // *Syst. Biol.* V. 70. № 5. P. 891–907.
- Kraus R.H., Kerstens H.H., Hooft P., van, Megens H.J., Elmerberg J. et al.*, 2012. Widespread horizontal genomic exchange does not erode species barriers among sympatric ducks // *BMC Evol. Biol.* V. 12. Art. 45.
- Kubatko L.S., Chifman J.*, 2019. An invariants-based method for efficient identification of hybrid species from large-scale genomic data // *BMC Evol. Biol.* V. 19. № 1. Art. 112.
- Kumar V., Lammers F., Bidon T., Pfenninger M., Kolter L. et al.*, 2017. The evolutionary history of bears is characterized by gene flow across species // *Sci. Rep.* V. 7. Art. 46487.
- Lohse K., Frantz L.A.*, 2014. Neandertal admixture in Eurasia confirmed by maximum-likelihood analysis of three genomes // *Genetics.* V. 196. № 4. P. 1241–1251.
- Lynd A., Weetman D., Barbosa S., Egyir Yawson A., Mitchell S. et al.*, 2010. Field, genetic, and modeling approaches show strong positive selection acting upon an insecticide resistance mutation in *Anopheles gambiae* s.s. // *Mol. Biol. Evol.* V. 27. № 5. P. 1117–1125.
- Maddison W.P.*, 1997. Gene trees in species trees // *Syst. Biol.* V. 46. № 3. P. 523–536.
- Mallet J.*, 2005. Hybridization as an invasion of the genome // *Trends Ecol. Evol.* V. 20. № 5. P. 229–237.
- Mallet J., Besansky N., Hahn M.W.*, 2016. How reticulated are species? // *BioEssays.* V. 38. № 2. P. 140–149.
- Malinsky M., Matschiner M., Svardal H.*, 2021. Dsuite – Fast D-statistics and related admixture evidence from VCF files // *Mol. Ecol. Resour.* V. 21. № 2. P. 584–595.
- Mao Y., Economo E.P., Satoh N.*, 2018. The roles of introgression and climate change in the rise to dominance of *Acropora corals* // *Curr. Biol.* V. 28. № 21. P. 3373–3382.
- Mao Y., Hou S., Shi J., Economo E.P.*, 2020. TREEasy: An automated workflow to infer gene trees, species trees, and phylogenetic networks from multilocus data // *Mol. Ecol. Resour.* V. 20. P. 832–840.
- Martin S.H., Amos W.*, 2021. Signatures of introgression across the allele frequency spectrum // *Mol. Biol. Evol.* V. 38. № 2. P. 716–726.
- Martin S.H., Davey J.W., Jiggins C.D.*, 2015. Evaluating the use of ABBA–BABA statistics to locate introgressed loci // *Mol. Biol. Evol.* V. 32. № 1. P. 244–257.
- Meier J.I., Marques D.A., Mwaiko S., Wagner C.E., Excoffier L., Seehausen O.*, 2017. Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations // *Nat. Commun.* V. 8. Art. 14363.
- Meleshko O., Martin M.D., Korneliusen T.S., Schröck C., Lamkowski P. et al.*, 2021. Extensive genome-wide phylogenetic discordance is due to incomplete lineage sorting and not ongoing introgression in a rapidly radiated bryophyte genus // *Mol. Biol. Evol.* V. 38. № 7. P. 2750–2766.
- Miao B., Wang Z., Li Y.*, 2017. Genomic analysis reveals hypoxia adaptation in the Tibetan Mastiff by introgression of the gray wolf from the Tibetan Plateau // *Mol. Biol. Evol.* V. 34. № 3. P. 734–743.
- Mineta K., Goto K., Gojobori T., Alkuraya F.S.*, 2021. Population structure of indigenous inhabitants of Arabia // *PLoS Genet.* V. 17. № 1. Art. e1009210.
- Morrison D.A.*, 2014. Phylogenetic networks: A review of methods to display evolutionary history // *Annu. Res. Rev. Biol.* V. 4. № 10. P. 1518–1543.
- Musmann S.M., Douglas M.R., Bangs M.R., Douglas M.E.*, 2020. Comp-D: A program for comprehensive computation of D-statistics and population summaries of reticulated evolution // *Conserv. Genet. Resour.* V. 12. № 2. P. 263–267.
- Nevado B., Koblmüller S., Sturmbauer C., Snoeks J., Usano-Aleman J., Verheyen E.*, 2009. Complete mitochondrial DNA replacement in a Lake Tanganyika cichlid fish // *Mol. Ecol.* V. 18. № 20. P. 4240–4255.
- Nichols R.*, 2001. Gene trees and species trees are not the same // *Trends Ecol. Evol.* V. 16. № 7. P. 358–364.
- Osborne O.G., Chapman M.A., Nevado B., Filatov D.A.*, 2016. Maintenance of species boundaries despite ongoing gene flow in ragworts // *Genome Biol. Evol.* V. 8. P. 1038–1047.
- Ottenburghs J., Kraus R.H., Hooft P., van, Wieren S.E., van, Ydenberg R.C., Prins H.H.*, 2017. Avian introgression in the genomic era // *Avian Res.* V. 8. № 1. Art. 30.
- Palkopoulou E., Lipson M., Mallick S., Nielsen S., Rohland N. et al.*, 2018. Comprehensive genomic history of extinct and living elephants // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 115. № 11. P. E2566–E2574.
- Patterson N., Moorjani P., Luo Y., Mallick S., Rohland N. et al.*, 2012. Ancient admixture in human history // *Genetics.* V. 192. № 3. P. 1065–1093.
- Pease J.B., Hahn M.W.*, 2015. Detection and polarization of introgression in a five-taxon phylogeny // *Systematic Biol.* V. 64. № 4. P. 651–662.
- Pease J.B., Haak D.C., Hahn M.W., Moyle L.C.*, 2016. Phylogenomics reveals three sources of adaptive variation during a rapid radiation // *PLoS Biol.* V. 14. № 2. Art. e1002379.



- Peters J.L., Zhuravlev Y., Fefelov I., Logie A., Omland K.E., 2007. Nuclear loci and coalescent methods support ancient hybridization as cause of mitochondrial paraphyly between gadwall and falcated duck (*Anas* spp.) // *Evolution*. V. 61. № 8. P. 1992–2006.
- Petit R.J., Excoffier L., 2009. Gene flow and species delimitation // *Trends Ecol. Evol.* V. 24. № 7. P. 386–393.
- Petr M., Vernot B., Kelso J., 2019. admixr – R package for reproducible analyses using ADMIXTOOLS // *Bioinformatics*. V. 35. № 17. P. 3194–3195.
- Poroshina A.A., Sherbakov D.Y., Peretolchina T.E., 2020. Diagnosis of the mechanisms of different types of discordances between phylogenies inferred from nuclear and mitochondrial markers // *Vavilov J. Genet. Breed.* V. 24. № 4. P. 420–426.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. V. 155. № 2. P. 945–959.
- Racimo F., Sankararaman S., Nielsen R., Huerta-Sánchez E., 2015. Evidence for archaic adaptive introgression in humans // *Nat. Rev. Genet.* V. 16. № 6. P. 359–371.
- Raj A., Stephens M., Pritchard J.K., 2014. fastSTRUCTURE: Variational inference of population structure in large SNP data sets // *Genetics*. V. 197. № 2. P. 573–589.
- Ravagni S., Sanchez-Donoso I., Vilà C., 2021. Biased assessment of ongoing admixture using STRUCTURE in the absence of reference samples // *Mol. Ecol. Resour.* V. 21. № 3. P. 677–689.
- Reich D., Thangaraj K., Patterson N., Price A.L., Singh L., 2009. Reconstructing Indian population history // *Nature*. V. 461. № 7263. P. 489–494.
- Rheindt F.E., Fujita M.K., Wilton P.R., Edwards S.V., 2014. Introgression and phenotypic assimilation in *Zimmerius* flycatchers (Tyrannidae): Population genetic and phylogenetic inferences from genome-wide SNPs // *Syst. Biol.* V. 63. № 2. P. 134–152.
- Rieseberg L.H., Wendel J.F., 1993. Introgression and its consequences in plants // *Hybrid Zones and the Evolutionary Process* / Ed. Harrison R. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 70–109.
- Rochus C.M., Tortereau F., Plisson-Petit F., Restoux G., Moreno-Romieux C. et al., 2018. Revealing the selection history of adaptive loci using genome-wide scans for selection: An example from domestic sheep // *BMC Genomics*. V. 19. № 1. Art. 71.
- Roda F., Mendes F.K., Hahn M.W., Hopkins R., 2017. Genomic evidence of gene flow during reinforcement in Texas *Phlox* // *Mol. Ecol.* V. 26. № 8. P. 2317–2330.
- Rosenberg N.A., 2002. The probability of topological concordance of gene trees and species trees // *Theor. Popul. Biol.* V. 61. № 2. P. 225–247.
- Sanchez-Donoso I., Huisman J., Echeagaray J., Puigcerver M., Rodríguez-Teijeiro J.D. et al., 2014. Detecting slow introgression of invasive alleles in an extensively restocked game bird // *Front. Ecol. Evol.* V. 2. Art. 15.
- Sang T., Zhong Y., 2000. Testing hybridization hypotheses based on incongruent gene trees // *Syst. Biol.* V. 49. № 3. P. 422–434.
- Schaefer J., Duvernell D., Campbell D.C., 2016. Hybridization and introgression in two ecologically dissimilar *Fundulus* hybrid zones // *Evolution*. V. 70. № 5. P. 1051–1063.
- Schrider D.R., Ayroles J., Matute D.R., Kern A.D., 2018. Supervised machine learning reveals introgressed loci in the genomes of *Drosophila simulans* and *D. sechellia* // *PLoS Genet.* V. 14. № 4. Art. e1007341.
- Schwenk K., Spaak P., 1995. Evolutionary and ecological consequences of interspecific hybridization in cladocerans // *Experientia*. V. 51. № 5. P. 465–481.
- Shurtliff Q.R., 2013. Mammalian hybrid zones: A review // *Mammal Rev.* V. 43. № 1. P. 1–21.
- Solis-Lemus C., Ané C., 2016. Inferring phylogenetic networks with maximum pseudolikelihood under incomplete lineage sorting // *PLoS Genet.* V. 12. № 3. Art. e1005896.
- Solis-Lemus C., Bastide P., Ané C., 2017. PhyloNetworks: A package for phylogenetic networks // *Mol. Biol. Evol.* V. 34. № 12. P. 3292–3298.
- Suarez-Gonzalez A., Lexer C., Cronk Q.C., 2018. Adaptive introgression: A plant perspective // *Biol. Lett.* V. 14. № 3. Art. 20170688.
- Taylor S.A., Larson E.L., 2019. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // *Nat. Ecol. Evol.* V. 3. № 2. P. 170–177.
- Than C., Ruths D., Nakhleh L., 2008. PhyloNet: A software package for analyzing and reconstructing reticulate evolutionary relationships // *BMC Bioinform.* V. 9. № 1. Art. 322.
- Thies L., Tomkovich P., Remedios N., dos, Lislevand T., Pinchuk P. et al., 2018. Population and subspecies differentiation in a high latitude breeding wader, the Common Ringed Plover *Charadrius hiaticula* // *Ardea*. V. 106. № 2. P. 163–176.
- Thom G., Amaral F.R.D., Hickerson M.J., Aleixo A., Araujo-Silva L.E. et al., 2018. Phenotypic and genetic structure support gene flow generating gene tree discordances in an Amazonian floodplain endemic species // *Syst. Biol.* V. 67. № 4. P. 700–718.
- Toews D.P., Brelsford A., 2012. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals // *Mol. Ecol.* V. 21. № 16. P. 3907–3930.
- Twyford A.D., Ennos R.A., 2012. Next-generation hybridization and introgression // *Heredity*. V. 108. № 3. P. 179–189.
- Weigand H., Weiss M., Cai H., Li Y., Yu L. et al., 2017. Deciphering the origin of mito-nuclear discordance in two sibling caddisfly species // *Mol. Ecol.* V. 26. № 20. P. 5705–5715.
- Wen D., Yu Y., Zhu J., Nakhleh L., 2018. Inferring phylogenetic networks using PhyloNet // *Syst. Biol.* V. 67. № 4. P. 735–740.
- Whitney K.D., Randell R.A., Rieseberg L.H., 2010. Adaptive introgression of abiotic tolerance traits in the sunflower *Helianthus annuus* // *New Phytol.* V. 187. № 1. P. 230–239.
- Zhang C., Ogilvie H.A., Drummond A.J., Stadler T., 2018. Bayesian inference of species networks from multilocus sequence data // *Mol. Biol. Evol.* V. 35. № 2. P. 504–517.

## **Approaches to detecting hybridization events and genetic introgression under phylogenetic incongruence**

**V. A. Komarova<sup>a, \*</sup>, L. A. Lavrenchenko<sup>a, \*\*</sup>**

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

*\*e-mail: k\_yakka@yahoo.com*

*\*\*e-mail: llavrenchenko@gmail.com*

Hybridization and consequent exchange of genetic material (introgression) are widespread phenomena in the evolution of plants and animals. Interspecies gene flow can become obvious in phylogenetic analyses of different loci resulting in gene tree discordance. However, other evolutionary processes, such as incomplete lineage sorting, can also result in the phylogenetic incongruence. The rate and evolutionary significance of hybridization and introgression are difficult to evaluate due to the hardship in distinguishing hybridization from incomplete lineage sorting. The review provides a brief characterization of the main processes (hybridization and introgression, incomplete lineage sorting) that are responsible for the phylogenetic incongruence between gene trees. The review also summarizes classical phylogenetic and analytical methods contributing to detection and distinguishing hybridization and introgression from incomplete lineage sorting under comparing a phylogenetic trees inferred from separate genetic markers. The approaches developed not only for detection of introgression patterns in the presence of incomplete lineage sorting, but also for characterizing the revealed introgression (proportion of admixture, direction, time) are examined; the advantages and methodological limitations of each approach are briefly discussed. The methods of phylogenetic networks are also discussed, it is demonstrated that they are an integral tool for reconstructing complex evolutionary histories under reticulate events.

УДК 574.3

## УЧАСТИЕ ЛИПИДОВ В АДАПТАЦИИ ВЫСШИХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ЗАПАДНОГО ШПИЦБЕРГЕНА

© 2021 г. Е. Ф. Марковская<sup>1</sup>\*, О. А. Розенцвет<sup>2</sup>, Н. Ю. Шмакова<sup>3</sup>,  
А. А. Зорина<sup>1</sup>, М. А. Ильинова<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Петрозаводский государственный университет  
Просп. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия

<sup>2</sup>Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Комзина, 10, Тольятти, 445003 Россия

<sup>3</sup>Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН  
Ферсмана, 18А, Апатиты, 184209 Россия

<sup>4</sup>Институт леса КарНЦ РАН  
Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

\*E-mail: volev10@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2021 г.

После доработки 07.08.2021 г.

Принята к публикации 25.08.2021 г.

Проанализировано содержание и состав жирных кислот (ЖК) суммарных липидов в листьях доминирующих и редко встречающихся 11 видов сосудистых растений арктических тундр Западного Шпицбергена в период активной вегетации. Виды различаются по биологии, ареалу, степени распространения и приуроченности к экотопу. Идентифицирован 21 тип ЖК с длиной цепи от 16 до 24 атомов углерода, содержащих от 2 до 4 двойных связей. Установлено, что у всех исследованных растений высокий вклад в состав ЖК вносят пальмитиновая (16:0), линоленовая (18:3(n-3)), стеариновая (18:0), пальмитоолеиновая (16:1(n-7)), олеиновая (18:1(n-9)), линолевая (18:2(n-6)) кислоты. Для 10 видов характерно присутствие длинноцепочных ЖК с более 20 атомами углерода, а у 5 арктических видов отмечено присутствие тетраеновых ЖК. При использовании кластерного анализа состава ЖК выделено 7 групп высших сосудистых растений. Показана связь между составом липидов кластера и геоботаническим показателем “активности вида”, что свидетельствует об активном участии липидной составляющей в их распространении на исследованной территории.

DOI: 10.31857/S0044459621060063

Разнообразие и совершенство адаптационных механизмов позволяет организмам заселять различные экологические ниши, в том числе в экстремально суровых условиях высоких и низких широт (Svoboda, Henry, 1987; Chernov, Matveeva, 1997). Основными факторами, которые лимитируют географическое распространение видов в различных экстремальных местообитаниях, являются высокие и низкие температуры (Levitt, 1980; Körner, 2003; Penfield, 2008). Анализируя климатические особенности Арктики, Антарктики, высокогорий Альп, Алтая, Тян-Шаня, Центральной Азии и Гималаев, Кернер (Körner, 2003) пришел к выводу, что в глобальной перспективе только температура может быть специфическим фактором, который дает типичную характеристику экстремальности. Растения, обитающие в суровых климатических условиях при низких температурах, испытывают ограничения для роста и развития (Nashem, Mohamed, 2020). На морфоло-

гическом уровне это карликовость, морфотипы, жизненные формы. Вместе с тем растения экстремальных территорий имеют высокую пластичность, вариабельность жизненных стратегий и высокую степень адаптивности (Körner, 2003; Василевская, 2007; Penfield, 2008).

Растения экстремальных местообитаний входят в группу психрофилов с температурным диапазоном жизнедеятельности и устойчивости от  $-20$  до  $+15^{\circ}\text{C}$  (Nievola et al., 2017). Диапазон существования растений ограничен приблизительным температурным диапазоном от  $-10$  до  $+60^{\circ}\text{C}$  и определяется точкой замерзания внутриклеточной воды и температурой денатурации белка (Nievola et al., 2017). Важность температуры как физического фактора для распространения организмов определяется следствием его прямого влияния на молекулярные (ДНК, белки) или супрамолекулярные (мембраны, хромосомы) структуры и является результатом термодинамического эффекта

(Ruelland, Zachowski, 2010). Эти изменения обычно происходят быстро и тут же идентифицируются клеточными органеллами, включаются в биохимический и молекулярный ответы, которые интегрируются на уровне реакции клетки на изменение температуры. Для поддержания нормальной физиологической функции и выживания в неблагоприятных условиях окружающей среды растения имеют различные защитные механизмы, в том числе и физиолого-биохимические.

Липиды, как структурно-функциональные компоненты мембран и других органоидов растительной клетки, как защитные вещества, сигнальные молекулы и форма накопленного углерода и энергии, являются важными участниками адаптационного процесса (Schmid, Ohlrogge, 2002; Furt et al., 2011). Роль липидов и жирных кислот (ЖК) в поддержании текучести мембран считается одной из ведущих в адаптации растений к низкой и высокой температуре в период вегетации в широком спектре климатических условий (Лось, 2014; Rozentsvet et al., 2014; Нохсоров и др., 2015; Narayanan et al., 2016). Многочисленными исследованиями показано, что растения способны формировать функционально активную мембранную систему в разных климатических условиях (Sakai, Larcher, 1987; Körner, 2003; Петров и др., 2011; Zheng et al., 2011; Нохсоров и др., 2015; Markovskaya et al., 2019).

Так, исследование липидов арктического вида *Stellaria humifusa* Rottb. (Caryophyllaceae), произрастающего на скальном приморском экотопе около п. Баренцбург (архипелаг Шпицберген), показало, что в липидах доминирует фракция фосфолипидов, среди насыщенных жирных кислот (НЖК) – пальмитиновая, из ненасыщенных (ННЖК) – линоленовая кислота. Индекс ненасыщенности ЖК у гликолипидов, ответственных за структуру мембран хлоропластов фотосинтетического аппарата, равен 4.0, у фосфолипидов, образующих внепластидные мембраны, – 3.0 (Markovskaya et al., 2019). На территории Канадской Арктики отмечено, что растения реагируют не столько на климат региона, сколько на микроклимат напочвенного яруса (Svoboda, 2009). Толщина микроклиматического слоя для большинства арктических растений варьирует по высоте до 20 см и зависит от рельефа, структуры и состава растительного сообщества локального местообитания. Показано, что в июле в солнечный день около поверхности почвы в тропическом лесу и арктической тундре температура может быть одинакова – около +30°C. Но если в тропиках теплый микроклимат удерживается целый год, то в Арктике – несколько часов в течение одного или нескольких дней короткого лета.

Большое число исследований выполнено на кормовых дикорастущих растениях Российской

Субарктики в Якутии – “Полюсе холода” Северного полушария. В условиях криолитозоны у растений выявлено увеличение содержания полиненасыщенных ЖК, что рассматривается как основная стратегия повышения устойчивости во время закладки к зимнему низкотемпературному стрессу (Петров и др., 2011; Нохсоров и др., 2015). Так, у кормового многолетнего хвоща обыкновенного (*Equisetum variegatum*) в течение вегетации доминируют НЖК (пальмитиновая) и ННЖК (олеиновая, линолевая, линоленовая). Осенью содержание ЖК увеличивается в 8.6 раз (насыщенных – в 13 раз, ненасыщенных – в 3 раза), что связано с ролью липидов и в большей степени ННЖК в процессе закалывания растений к экстремально низким температурам в зимний период (Петров и др., 2011). Исследование липидов у однолетнего вида *Amaranthus retroflexus* в этих же условиях показало, что содержание суммарных липидов (СЛ) варьирует по фазам развития в диапазоне от 60 до 80 мкг/г сухого веса с максимумом на этапе вегетативного развития и последующим снижением до фазы плодоношения. Во все периоды вегетации более высокие значения содержания ЖК отмечены во фракции фосфолипидов. Среди НЖК доминирует пальмитиновая (С16:0), среди ННЖК – линоленовая кислота (С18:3(n-3)). Индекс ненасыщенности изменяется от 2.4 до 3.4 с максимальным значением в фазу бутонизации (Слепцов и др., 2017). В результате обобщения собственных многолетних исследований (Petrov et al., 2010; Нохсоров и др., 2015) авторы разработали общую теорию механизмов устойчивости растений и животных к длительной гипотермии в условиях многолетней мерзлоты (криолитозоны) на примере Якутии. Эти механизмы обеспечивают формирование высокой питательной ценности замороженных естественным холодом растений. У исследованных растений отмечают высокое содержание липидов, доминирование фракции фосфолипидов и высокое содержание ненасыщенной линоленовой кислоты (18:3(n-3)). Одной из особенностей холодового закалывания многолетних растений криолитозоны является участие в качестве основных источников энергии липидов и полиеновых жирных кислот, а также накопление значительных количеств первичных и вторичных каротиноидов, являющихся антиоксидантами (Demmig-Adams, Adams, 2006).

На растениях альпийского пояса разных высокогорных районов были проведены многочисленные исследования, в которых показано повышение текучести мембран как одно из условий выживания этих растений в условиях температурных климатических стрессов (Sakai, Larcher, 1987; Wallis, Browse, 2002). Кроме того, при температуре ниже 0°C отмечено увеличение фракции лизофосфолипидов в 5–10 раз, что свидетельствует о стрессовой реакции (Welti et al., 2002). Холодовая

акклимация у альпийских растений увеличивает соотношение НЖК/ННЖК, и у вида *Cicer arietinum* на фоне этих изменений отмечено увеличение индекса двойной связи от 1.18 до 1.54 (Bakht et al., 2006). Для некоторых альпийских видов показано, что галактолипиды, доминантные компоненты тилакоидных мембран хлоропластов, имеют больше триеновых ЖК, чем фосфолипидные мембраны, и вносят основной вклад в ненасыщенность (Murakami et al., 2000). Исследования основных физиологических функций, стресс-устойчивости, вторичных метаболитов у альпийских растений выявили широкий диапазон варьирования как между видами, так и в зависимости от условий обитания (Levitt, 1980; Körner, 2003; Василевская, 2007; Penfield, 2008). Функциональная устойчивость видов способствует поддержанию уникальной структуры арктических, субарктических и альпийских экосистем (Lütz, 2010; Марковская, Шмакова, 2017).

Растения Арктики и высокогорий в период активной вегетации наряду с низкой среднесуточной температурой воздуха часто подвергаются большим суточным температурным изменениям (Lütz, 2010). Так, для альпийских видов *Saussurea medusa* и *Solms-Laubachia linearifolia* при быстрой смене контрастных температур в суточном цикле отмечены изменения в шести классах фосфолипидов и двух классах галактолипидов, но степень ненасыщенности общих липидов и трех классов лизофосфолипидов (изменения в которых являются показателем стресса) в этот период оставались неизменными (Zheng et al., 2011). На основании обширных литературных данных и собственных результатов исследований альпийских растений авторами (Zheng et al., 2011) предложена гипотеза о разных механизмах поддержания текучести мембран. Первый механизм включает увеличение степени ненасыщенности липидов в ответ на длительное действие низкой температуры (сезонные, многосуточные изменения температуры), а второй – поддержание имеющегося уровня текучести мембран в ответ на кратковременные суточные изменения температуры за счет обмена головными группами липидов. Первый механизм хорошо изучен и исследован для разных таксономических групп растений и климатических зон (Körner, 2003; Розенцвет, 2006; Петров и др., 2011; Розенцвет и др., 2016), а второй механизм изучен у растений высокогорий, произрастающих в условиях суточного температурного градиента (Murphy, 2005; Zheng et al., 2011).

Уникальная ситуация сложилась с растениями в Антарктиде, где флора высших сосудистых растений представлена только двумя видами – *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae) и *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. (Caryophyllaceae). Исследование различных механизмов адаптации на уровне структуры растения, активности фотосинтетиче-

ского аппарата, особенностей липидного состава показало разные пути адаптации, но их сопоставление с уже известными механизмами позволило авторам (Parnikoza et al., 2011) сделать вывод, что никаких специфических механизмов адаптации к высоко экстремальным условиям не выявляется. Исследователи предполагают, что результат уникальности этих видов для Антарктики связан с постепенной и длительной адаптацией этих таксонов к экстремальным условиям в ледниковые периоды, их широкое распространение и почвенный банк семян обеспечивают выживание видов в снежном и ледяном покрове Антарктиды.

В отличие от многочисленных исследований в альпийских лугах разных высокогорий, исследования роли липидов в адаптации растений арктических территорий остаются единичными (Lütz, 2010; Марковская и др., 2017). К особенностям высоких широт, в отличие от других районов, относится круглосуточный полярный день, что обеспечивает высокий приход рассеянной солнечной радиации (Nilsen, 1983). Роль этого фактора представляет интерес, поскольку он регулирует морфогенез, онтогенетическое развитие растений, активность фотосинтетического аппарата, а значит и функциональную активность мембранных систем (Сысоева, Марковская, 2008).

Сезонность светового режима является самым древним экологическим фактором, существовавшим на протяжении эволюции растений на этой территории, даже во времена каменноугольного периода (Герман, 2009). В реакции растений на сезонность климата в те далекие эпохи липиды должны были принимать активное участие в поддержании функциональной активности мембран как в период вегетации при наличии полярного дня, так и в период полярной ночи. Важно отметить, что в настоящее время в период активной вегетации за счет круглосуточного полярного дня в течение трех–пяти месяцев приход солнечной радиации такой же, как в низких широтах. Доминирующий рассеянный свет лучше поглощается при фотосинтезе (Nilsen, 1983). Реакции жирных кислот, а значит и функциональная активность мембранных систем растений на круглосуточное освещение в период активной вегетации остаются не исследованными, хотя участие антиоксидантных систем в защите мембранных систем растений Арктики изучается (Lütz, 2010; Марковская, Шмакова, 2017). Вместе с тем флора одного из регионов Арктики – архипелага Шпицберген – имеет сравнительно высокое видовое и экологическое разнообразие (Svoboda, Henry, 1987; Chernov, Matveeva, 1997). Особенности климата Шпицбергена (наличие теплых морских течений) позволяют наряду с холодоустойчивыми и широко распространенными видами произрастать термофильным, редким растениям, занимающим локальные экотопы,

жизнеспособность которых ограничивает биоклиматическая зона (Alsos et al., 2007).

Одним из показателей, позволяющим оценить жизнеспособность вида в разных экологических условиях, может быть “активность вида” (Юрцев, 1968). По представлениям автора термин “активность” включает широту экологической амплитуды вида, частоту его встречаемости в сообществах какой-либо ассоциации и его участие (“обилие”).

Цель исследования – выявить связь между содержанием липидов, ЖК и экологической активностью разных по термоустойчивости видов, произрастающих в арктических тундровых сообществах Западного Шпицбергена.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Западный Шпицберген – крупный остров архипелага Шпицберген, расположенный между северной частью Атлантического океана и Северным Ледовитым океаном. Рельеф острова горный, ледники занимают больше половины площади, берега изрезаны фьордами, породы многолетне-мерзлые (мощность слоя до 200 м), естественное оттаивание грунтов в летний период колеблется от 0.5 до 2.6 м, климат океанический, на западе значительно смягчен теплым Шпицбергенским течением (часть Гольфстрима) (Мавлюдов, 2006). Вследствие высокой влажности воздуха даже зимние осадки могут выпадать дождем или туманом. Среднегодовая температура воздуха составляет  $-5.8^{\circ}\text{C}$ . Средняя температура самого теплого месяца (июля)  $+8.0^{\circ}\text{C}$ , самого холодного (февраля)  $-18^{\circ}\text{C}$  (Семенов и др., 2002). В среднем за год выпадает 563 мм осадков. В течение всего года наблюдается высокая относительная влажность воздуха, в среднем 78%. На широте Баренцбурга с 19 апреля по 24 августа (127 дней) длится полярный день. Климатические особенности обуславливают короткий вегетационный период (40–70 дней).

Работа выполнена в окрестностях п. Баренцбург на приморских и предгорных террасах и склонах горной цепи Гренфьордфьеллет, в арктических тундрах в окрестностях п. Колсбей в июле 2018 г. В качестве объектов исследования выбраны 11 видов растений из 8 семейств арктических тундр о. Западный Шпицберген. Из них 7 травянистых многолетников: сем. Caryophyllaceae – звездчатка приземистая (*Stellaria humifusa* Rottb.), ясколка альпийская (*Cerastium alpinum* L.), смолевка бесстебельная (*Silene acaulis* L.); сем. Polygonaceae – кисличник двупестичный (*Oxyria digyna* (L.) Hill); сем. Ranunculaceae – лютик серно-желтый (*Ranunculus sulphureus* Soland.); сем. Saxifragaceae – камнеломка дернистая (*Saxifraga cespitosa* L.), камнеломка понижающая (*S. cernua* L.); 4 вида кустарничков: сем. Salicaceae – ива полярная (*Salix polaris* Walenb.); сем. Rosaceae – дриада

восьмилепестная (*Dryas octopetala* L.); сем. Ericaceae – голубика обыкновенная, мелколистная (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (Lange) Hulten.) и сем. Betulaceae – береза карликовая (*Betula nana* L.) (Rónning, 1996).

Материал собран в середине июля, в фазу цветения. Для биохимических анализов отбирали хорошо развитые листья 5–10 растений одного вида, которые лиофилизировали в аналитической лаборатории Института Арктики и Антарктики в п. Баренцбург. Исследование фракционного и жирнокислотного состава липидов были выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук” (лаборатория аналитическая ИЛ КарНЦ РАН). Суммарные липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1. Жирные кислоты анализировали в виде метиловых эфиров, которые получали реакцией с ацетилхлоридом в метаноле. Анализ проводили на газофиджидном хроматографе “Хроматэк-Кристалл-5000.1” (Россия) при следующих условиях: капиллярная колонка HP INNOWAX (30 м, 0.32 мм); температура колонки, испарителя, пламенно-ионизационного детектора – 205, 240 и 260 $^{\circ}\text{C}$  соответственно; газ-носитель – азот; скорость пропускания через колонку азота, водорода, воздуха – 50, 40, 400 мл/мин соответственно. Идентификацию ЖК проводили по временам удерживания стандартных образцов (Supelko, 37 компонентов, США). Определение количественного содержания ЖК проводили методом внутреннего стандарта (в качестве стандарта – маргариновая кислота) (Шуляковская и др., 2014). Расчет делали в мг/г сухой массы и далее рассчитывали в весовых процентах от суммы.

Содержание пигментов пластид в ассимилирующих органах определяли в спиртовых вытяжках (96%) спектрофотометрическим методом (UV-1800, “Shimadzu”, Япония) по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов (*a* и *b*) и каротиноидов (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Пробы листьев каждого вида растений отбирали в 5-кратной биологической повторности, а затем анализировали в 3-кратной аналитической повторности.

Описательная статистика, сравнительный и корреляционный анализ проведены по стандартной методике (Коросов, 2007). Анализ сходства исследованных сосудистых растений проведен на основе количественных данных (мг/г сухой массы) по ЖК суммарных липидов методом кластерного анализа, для подтверждения результатов которого число итераций бутстрепинга составило 10000 (Шитиков, Розенберг, 2013). Оценку соотношения НЖК и ННЖК для выделенных групп растений, сформированных на основе примене-

**Таблица 1.** Содержание суммарных липидов и хлорофиллов в растениях арктических тундр Западного Шпицбергена, средние значения  $\pm SE$  ( $n = 5$ )

Вид	Суммарные липиды, мг/г с. в.	Хлорофиллы ( $a + b$ ), мг/г с. в.
Травы		
<i>Oxyria digyna</i>	401.5 $\pm$ 36.2	8.1 $\pm$ 0.07
<i>Ranunculus sulphureus</i>	178.8 $\pm$ 10.7	5.5 $\pm$ 0.08
<i>Cerastium alpinum</i>	126.8 $\pm$ 8.9	4.5 $\pm$ 0.07
<i>Saxifraga cernua</i>	124.7 $\pm$ 6.2	3.6 $\pm$ 0.03
<i>Silene acaulis</i>	118.6 $\pm$ 8.4	2.6 $\pm$ 0.02
<i>Saxifraga cespitosa</i>	101.9 $\pm$ 8.1	2.4 $\pm$ 0.01
<i>Stellaria humifusa</i>	85.8 $\pm$ 2.6	3.8 $\pm$ 0.06
Кустарнички		
<i>Salix polaris</i>	125.4 $\pm$ 7.8	5.0 $\pm$ 0.09
<i>Betula nana</i>	108.6 $\pm$ 4.9	6.4 $\pm$ 0.11
<i>Vaccinium uliginosum</i>	86.5 $\pm$ 5.2	5.2 $\pm$ 0.07
<i>Dryas octopetala</i>	75.8 $\pm$ 4.3	3.8 $\pm$ 0.09

ния кластеризации, проводили с использованием нормированного отклонения – универсального способа унификации данных в вариационной статистике (Коросов, 2007). Сначала проводили нормирование каждого признака (количество конкретной ЖК –  $j = 1, 2, \dots, m$ ) определенного вида ( $i = 1, 2, \dots, n$ ):  $t_{ij} = (x - M)/S$ , где  $x$  – количество ЖК на единицу массы (мг/г),  $M$  – среднее арифметическое и  $S$  – стандартное отклонение по всем ЖК отдельного вида растений. Далее безразмерные признаки усредняли по группе ЖК суммарных липидов (СЛ) (диеновые, моноеновые, триеновые, тетраеновые, насыщенные):  $t_i = 1/m \sum_{(1 \rightarrow m)} t_{ij}$ . Данные по видам одного кластера усредняли, а для более наглядного представления результатов соотношения НЖК и ННЖК использованы абсолютные значения индекса, рассчитанного на основе нормированного отклонения  $|t| = |1/n \sum_{(1 \rightarrow n)} t_i|$ .

Статистическая обработка выполнена в программах Microsoft Excel 2010, STATGRAPHICS Plus 5.0 и бесплатном пакете PAST v3.17.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемой группе сосудистых растений о. Западный Шпицберген доминируют представители арктической фракции флоры с циркум- и амфиареалами (более 70%), представлены гипоаркты (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) и представители бореальной фракции флоры (*Betula nana*). Экологическая группа представлена в основном мезофитами и гигрофитом (*Stellaria humifusa*), но также присутствуют эвритоппные виды (*Betula nana*, *Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*) (Секретарева, 2004).

Количество СЛ в ассимилирующих органах исследованных видов варьирует в широком диапазоне от 75.8 до 401.5 мг/г сухого веса (табл. 1). Для травянистых растений показатель сдвинут в сторону более высоких значений (85.8–401.5), а для одревесневающих – более низких (75.8–125.4). Среди трав максимальное значение отмечено у широко распространенного вида *Oxyria digyna*, а минимальное – у представителя приморских экотопов *Stellaria humifusa*. В группе “кустарнички” максимум наблюдается у распространенного вида *Salix polaris*, а минимум у термофильного вида локальных экотопов *Dryas octopetala* (табл. 1). К растительным липидам относят многие изопреноидные соединения, в число которых входят и хлорофиллы. Суммарное содержание хлорофиллов ( $a + b$ ) изменяется в широких пределах от 2.4 до 8.1 мг/г сухого веса (табл. 1). Между содержанием СЛ и пигментов установлена высокая значимая корреляция ( $r = 0.72$ ,  $p < 0.05$ ), что может свидетельствовать о большом значении липидов в фотосинтетической функции у растений Арктики (Schmid, Ohlrogge, 2002; Марковская, Шмакова, 2017).

В составе СЛ ассимилирующих органов всех исследованных растений идентифицирована 21 ЖК, которые различаются по длине углеродных цепей (от 16 до 24 атомов углерода) и числу двойных связей (табл. 2). Доминирующими ЖК у всех видов (65–91% от СЛ) являются пальмитиновая (C16:0), линолевая (C18:2(n-6)) и  $\alpha$ -линоленовая (C18:3(n-3)), что соответствует данным по растениям более низких широт (Zhivet'ev et al., 2010).

Оценка варьирования содержания жирных кислот показала, что межвидовая изменчивость достоверно выше внутривидовой для всех рассмотренных типов жирных кислот (критерий

Таблица 2. Групповой состав жирных кислот суммарных липидов (% от суммы) высших сосудистых растений Западного Шпицбергена

ЖК	Виды растений										
	<i>Oxyria digyna</i>	<i>Cerastium alpinum</i>	<i>Silene acaulis</i>	<i>Stellaria humifusa</i>	<i>Ranunculus sulphureus</i>	<i>Saxifraga cernua</i>	<i>Saxifraga cespitosa</i>	<i>Salix polaris</i>	<i>Betula nana</i>	<i>Dryas octopetala</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
16:0	14.21 ± 1.13	22.10 ± 1.98	21.52 ± 1.87	22.79 ± 2.03	16.43 ± 0.79	18.57 ± 0.85	23.40 ± 1.06	22.64 ± 1.98	34.81 ± 3.83	31.28 ± 2.76	32.0 ± 2.96
18:0	0.94 ± 0.03	1.32 ± 0.15	4.40 ± 0.21	2.57 ± 0.08	1.24 ± 0.06	1.97 ± 0.09	1.25 ± 0.11	1.51 ± 0.06	3.11 ± 0.12	6.24 ± 0.35	5.05 ± 0.45
20:0	—	1.11 ± 0.05	12.62 ± 1.05	1.08 ± 0.08	1.12 ± 0.04	—	—	0.54 ± 0.03	2.07 ± 0.13	11.25 ± 0.86	6.90 ± 0.41
22:0	0.63 ± 0.02	—	5.45 ± 0.32	—	1.36 ± 0.06	—	—	—	2.17 ± 0.15	7.31 ± 0.48	1.46 ± 0.04
16:1(n-5)	3.21 ± 0.14	1.81 ± 0.16	0.68 ± 0.03	—	3.01 ± 0.13	1.85 ± 0.06	1.50 ± 0.07	2.48 ± 0.14	2.69 ± 0.18	2.11 ± 0.18	2.37 ± 0.08
16:1(n-7)	—	—	0.62 ± 0.05	1.68 ± 0.09	—	—	—	—	0.98 ± 0.05	1.0 ± 0.07	0.97 ± 0.06
18:1(n-9)	3.06 ± 0.28	2.84 ± 0.18	3.82 ± 0.27	7.94 ± 0.63	1.88 ± 0.03	2.77 ± 0.17	4.72 ± 0.23	1.96 ± 0.85	6.42 ± 0.35	5.10 ± 0.23	5.88 ± 0.25
20:1(n-9)	0.77 ± 0.05	—	—	—	—	—	0.97 ± 0.08	—	0.57 ± 0.03	—	4.15 ± 0.34
16:2(n-6)	—	—	—	—	—	—	1.0 ± 0.07	—	—	—	—
16:2(n-9)	—	0.81 ± 0.08	—	0.90 ± 0.07	—	—	—	—	2.63 ± 0.11	—	—
18:2(n-6)	23.61 ± 1.63	28.55 ± 1.83	27.50 ± 1.21	29.87 ± 1.52	10.02 ± 0.88	10.72 ± 0.76	20.76 ± 1.05	11.56 ± 0.98	13.26 ± 0.87	9.62 ± 0.43	10.61 ± 0.87
20:2(n-6)	0.60 ± 0.03	1.30 ± 0.08	2.13 ± 0.08	1.41 ± 0.12	0.56 ± 0.03	—	—	0.61 ± 0.04	1.78 ± 0.17	—	—
20:2(n-9)	—	—	—	—	—	—	2.41 ± 0.08	—	—	—	—
20:2(n-4)	—	—	—	—	0.59 ± 0.05	—	—	—	—	—	—
16:3(n-4)	—	—	—	0.64 ± 0.01	—	—	—	—	—	—	—
16:3(n-6)	—	—	—	—	10.73 ± 0.79	0.96 ± 0.10	—	—	1.64 ± 0.12	—	0.73 ± 0.03
18:3(n-3)	52.04 ± 3.64	30.02 ± 2.57	19.43 ± 0.98	19.90 ± 0.83	51.87 ± 2.47	60.79 ± 6.58	43.05 ± 1.97	57.12 ± 3.53	27.27 ± 1.85	23.71 ± 1.07	28.83 ± 1.43
18:3(n-4)	—	—	—	—	—	—	—	—	0.60 ± 0.01	—	—
18:3(n-6)	—	3.11 ± 0.22	0.66 ± 0.02	4.20 ± 0.16	—	—	—	—	—	—	—
18:4(n-4)	—	5.43 ± 0.14	—	5.15 ± 0.19	—	—	—	—	—	—	—
20:4(n-3)	—	—	1.17 ± 0.10	0.92 ± 0.07	0.68 ± 0.02	—	—	—	—	2.23 ± 0.08	—

Примечание. Приведены данные с содержанием ЖК выше 0.5%. Значения в таблице — средние данные + стандартная ошибка ( $n = 3$ ). Прочерк — не обнаружены в составе.



Бартлетта,  $p < 0.08$ ). Содержание НЖК в СЛ исследованных растений варьирует от 16 до 56% от суммы ЖК: у травянистых многолетников этот диапазон составляет 16–44%, а у одревесневающих видов – 25–56%. Из травянистых растений наибольшее значение (44%), сходное с одревесневающими видами, обнаружено у *Silene acaulis*, у остальных трав доля не превышает 27%. Самое низкое количество НЖК из группы одревесневающих растений зарегистрировано у кустарничка *Salix polaris* (25%), что сближает его с травянистыми растениями. Высокие значения наблюдаются у *Dryas octopetala*, где в составе СЛ доминируют НЖК (56%). Основной вклад в состав НЖК вносит пальмитиновая кислота С16:0. У одревесневающих растений ее значение выше и составляет 23–35%, у трав не превышает 23% от суммы ЖК. У кустарничков *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum* и травянистого вида *Silene acaulis* выявлены редкие длинноцепочечные ЖК: арахидовая (С20:0) и бегеновая (С22:0) с содержанием выше 5%.

Содержание ННЖК варьирует в диапазоне от 44 до 84% от суммы СЛ: у травянистых растений 56–84%, у одревесневающих 44–75%. При этом содержание моноеновых ЖК в целом у растений невысокое (5–13%), основной вклад в их состав у большинства видов вносит олеиновая кислота С18:1(н-9). Например, ее содержание у *Stellaria humifusa* составляет 80% от суммы моноеновых кислот. В составе липидов *Ranunculus sulphureus*, *Oxyria digyna*, *Salix polaris* отмечено более высокое содержание С16-моноеновых кислот с разным положением двойных связей: С16:1(н-7) и С16:1(н-5) по сравнению с содержанием олеиновой кислоты С18:1(н-9). У нескольких видов (*Silene acaulis*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala*) присутствует гондоиновая кислота С20:1(н-9), которая у *Vaccinium uliginosum* занимает второе место после С18:1(н-9).

Количество диеновых ЖК у большинства видов увеличивается, как правило, в 2–6 раз по сравнению с моноеновыми ЖК. Однако для кустарничков *Dryas octopetala* и *Vaccinium uliginosum* их количество остается на уровне моноеновых. Группа диеновых кислот представлена двумя семействами: с двойными связями в положении (н-6) и (н-9). Главной из них является линолевая кислота С18:2(н-6), содержание которой составляет более 90% среди диеновых ЖК у большинства видов, а для *Dryas octopetala* и *Vaccinium uliginosum* является единственной (табл. 2).

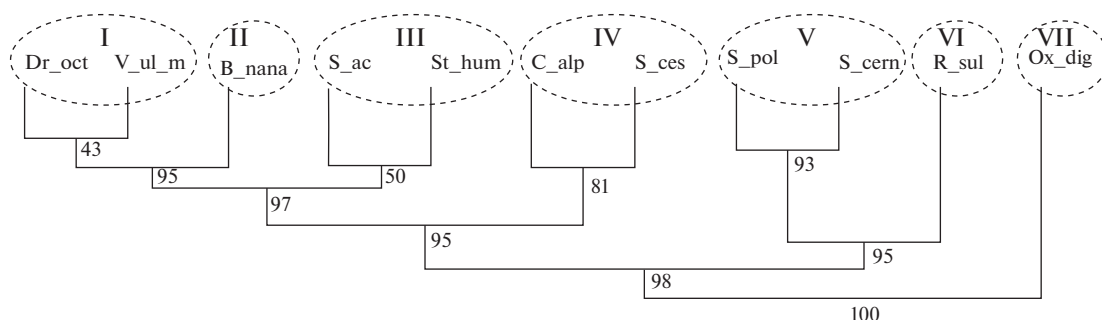
Содержание триеновых кислот у многих видов значительно увеличивается по сравнению с диеновыми кислотами. Главной триеновой ЖК является  $\alpha$ -линоленовая С18:3(н-3), как основной компонент липидов листьев, ее содержание достигает наибольших значений у *Saxifraga cernua* (61%), *Salix polaris* (57%), *Ranunculus sulphureus*

(52%), *Oxyria digyna* (52%). Однако у видов *Silene acaulis*, *Stellaria humifusa* содержание триеновых оказалось ниже, чем диеновых ЖК. Низкое содержание  $\alpha$ -линоленовой кислоты (20–29%) отмечено и у одревесневающих растений: *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas octopetala*. У некоторых видов обнаружена  $\gamma$ -линоленовая кислота С18:3(н-6) с максимальным количеством (4.2%) в листьях *Stellaria humifusa*. В минорных количествах идентифицированы кислоты других биосинтетических семейств, например, 16:3(н-4), 16:3(н-6) и 18:4(н-4). Содержание ЖК 16:3(н-6) у *Ranunculus sulphureus* составило около 11% от общей суммы и около 20% от суммы триеновых кислот. Тетраеновые кислоты появляются у 5 видов в количестве от 0.7 до 6.1% от суммы ЖК (табл. 2).

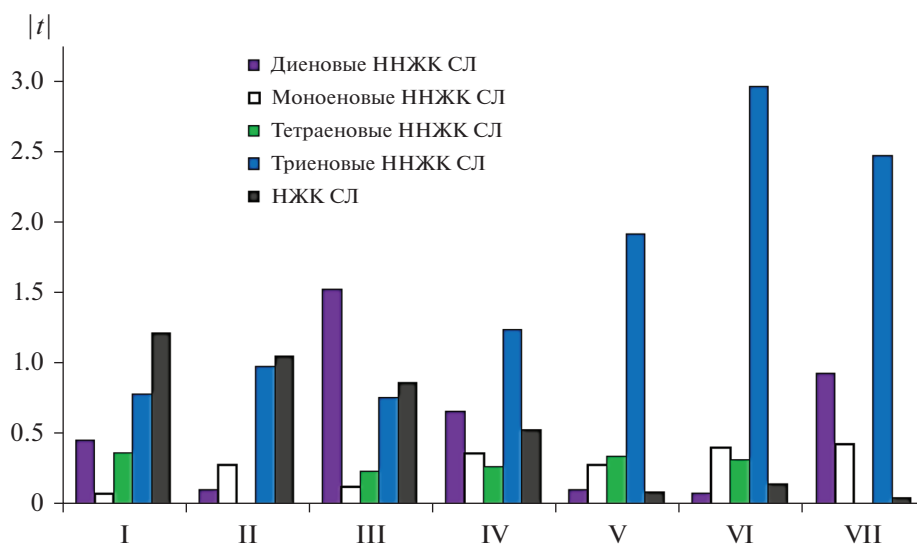
Для установления сходства растений арктической тундры Шпицбергена по количественному составу ЖК проведен кластерный анализ (рис. 1). В результате было выделено 7 кластеров растений, которые отличаются с доверительной вероятностью >95% (рис. 1). Для трактовки дифференциации растений в зависимости от состава ЖК липидов был использован метод обработки данных на основе нормированного отклонения и проведена оценка соотношения НЖК и ННЖК в выделенных кластерах растений (рис. 1, 2).

Для видов первой группы или кластера (*Dryas octopetala* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) характерно высокое содержание НЖК, более низкое – триеновых и присутствие тетраеновых ННЖК, которые повышают величину ненасыщенности липидов. Во втором кластере (*Betula nana*) также наблюдается высокое содержание НЖК, увеличивается роль триеновых ННЖК и отсутствуют тетраеновые ННЖК. У видов третьей группы (*Silene acaulis* и *Stellaria humifusa*) отмечается максимальное значение диеновых ННЖК и остаются высокими значения НЖК; в небольшом количестве, но имеются тетраеновые ННЖК. У видов четвертого кластера (*Cerastium alpinum* и *Saxifraga cespitosa*) содержание НЖК снижается, но увеличивается количество триеновых ННЖК, сохраняется значимость диеновых ННЖК и присутствуют тетраеновые ННЖК. В пятой (*Salix polaris* и *Saxifraga cernua*) и шестой (*Ranunculus sulphureus*) группах резко доминируют триеновые ННЖК, а в седьмом кластере (*Oxyria digyna*), наряду с доминированием триеновых ННЖК увеличивается значимость диеновых (рис. 2).

Таким образом, существует большое разнообразие в соотношении компонентов НЖК и ННЖК. Это определяет реакцию растений на стресс и связано со способностью регуляции текучести и проницаемости мембран разных видов растений (Tsydendambaev et al., 2013). Следовательно, в адаптивных процессах у растений высокой Арктики принимают участие как НЖК, так и



**Рис. 1.** Дендрограмма сходства видов по количественному составу жирных кислот, полученная методом ближайшего соседа по матрице нормированных евклидовых дистанций с нанесенными оценками бутстреп-вероятностей ветвей; пунктиром разделены кластеры растений с доверительной вероятностью >95%: *Saxifraga cespitosa* (S\_ces), *Oxyria digyna* (Ox\_dig), *Dryas octopetala* (Dr\_oct), *Salix polaris* (S\_pol), *Silene acaulis* (S\_ac), *Stellaria humifusa* (St\_hum), *Saxifraga cernua* (S\_cern), *Vaccinium uliginosum microphyllum* (V\_ul\_m), *Ranunculus sulphureus* (R\_sul), *Cerastium alpinum* (C\_alp), *Betula nana* (B\_nana).



**Рис. 2.** Соотношение насыщенных и ненасыщенных жирных кислот (ЖК) суммарных липидов (СЛ) у семи выделенных кластеров растений арктической тундры Шпицбергена, рассчитанное на основе нормированного отклонения (использованы абсолютные значения для более наглядного представления данных —  $|t|$ ).

ННЖК (избирательно диеновые, моноеновые и более значимо триеновые) суммарных липидов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показали, что имеется зависимость между биологическими особенностями видов (жизненная форма, степень устойчивости, географический ареал) и составом жирных кислот в суммарных липидах. Для оценки предполагаемой зависимости был выбран интегральный эколого-биологический показатель, учитывающий биологические особенности видов — “активность вида” (Юрцев, 1968). Согласно понятию термина “активность”, выделяется пять категорий активности (I–V), с буквенным

обозначением степени обилия: а — высокое и b — низкое обилие. В работе Н.Е. Королевой с соавторами (2008) было проведено исследование активности видов высших сосудистых растений флоры Западного Шпицбергена, что позволило проанализировать и рассмотреть выявленные нами закономерности кластеризации группы видов по липидной фракции метаболитов. Использование геоботанической характеристики (активность вида) показало, что в первый и второй кластеры вошли растения с низкой и средней активностью (категория I и III), в третий кластер вошли виды со средней и высокой активностью категорией IIIa и IVa, в четвертый–седьмой кластеры вошли виды активные и высокоактивные (категории IV и V). Выявленная связь между био-

химической и геоботанической характеристиками исследованных растений позволяет подойти к рассмотрению участия отдельных ЖК в адаптации видов к условиям Арктики.

Так, в первые два кластера объединены виды (*Betula nana* I, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* I, *Dryas octopetala* IIIa), у которых в составе СЛ доминируют НЖК (42–55% от суммы), что и определяет их низкую функциональную активность (категория I и III) и ограничения в освоении широкого спектра экотопов (Rónning, 1996). Это теплолюбивые растения (Alsos et al., 2007), которые либо спорадически заходят в высокую Арктику, либо находятся на периферии ареала своего распространения (*Betula nana*). Они занимают более благоприятные локальные местообитания (*Dryas octopetala*) или встречаются только в единичных местообитаниях (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*).

К третьему кластеру относятся виды (*Silene acaulis* IIIa и *Stellaria humifusa* IVa), у которых значимо присутствуют НЖК. У *Silene acaulis* отмечены длинноцепочные НЖК (22:0) и тетраеновая ЖК (20:4). У *Stellaria humifusa* присутствуют длинноцепочные тетраеновые ЖК (20:4), доминируют диеновые ННЖК, что отличает их от других видов. *Silene acaulis* является подушковидным растением, но в условиях Шпицбергена ее произрастание ограничено прогреваемыми, малоснежными местообитаниями, в отличие от более южных высокогорий (Kögner, 2003; Волков, 2006). *Stellaria humifusa* – арктическое растение приморских экотопов, высокая активность связана с широким распространением данных экотопов во внутренних фьордах, где и проводились исследования (Rónning, 1996).

Четвертый кластер включает два активных вида (*Cerastium alpinum* Vb и *Saxifraga cespitosa* IVb), которые широко представлены в экотопах исследуемой территории (Rónning, 1996). В липидном спектре у них доминируют диеновые и триеновые ННЖК. У *Cerastium alpinum* уровень ненасыщенности поддерживается еще и группой тетраеновых ННЖК.

Пятый кластер представлен высокоактивными видами (*Salix polaris* Va и *Saxifraga cernua* IVa), которые занимают широкий спектр экотопов (Rónning, 1996). Для них отмечено высокое содержание триеновых ННЖК (57–61% от суммы ЖК). Высокая активность *Salix polaris* подтверждена литературными данными (Słupianek et al., 2019). Этот вид является коллективным доминантом в большинстве растительных сообществ арктических тундр Шпицбергена, отмечен почти во всех типах местообитаний (за исключением приморских маршей и пляжей), где встречается с высоким постоянством (Королева и др., 2008).

Шестой кластер содержит *Ranunculus sulphureus* – активный арктический вид, но не имеющий высокого участия в сообществах (категория IVb). *R. sulphureus* занимает различные местообитания, но никогда не входит в состав доминантов в сообществах исследованного района (Королева и др., 2008). У него доминируют триеновые ННЖК и присутствуют длинноцепочные тетраеновые ЖК (20:4(n-3)).

Седьмой кластер представлен одним видом – *Oxyria digyna* (категория IVa). Это категория довольно обычных видов, которые встречаются несколько реже и с меньшим постоянством, чем высокоактивные виды, но в некоторых местообитаниях входят в состав доминантов сообществ (Королева и др., 2008). У этого вида отмечено максимальное содержание СЛ и низкое разнообразие индивидуальных ЖК, число которых не превышает шести, если не учитывать ЖК с низким содержанием (меньше 1%). *O. digyna* – арктоальпийский вид, широко представлен на антропогенно трансформированных экотопах, где может иметь высокую биомассу, в десятки раз превышающую биомассу растений в естественных экотопах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованная группа видов сосудистых растений Западного Шпицбергена, контрастных по своей систематической, географической и экологической принадлежности, объединена в семь кластеров на основе количественного состава суммарных липидов и соотношения насыщенных и ненасыщенных жирных кислот. Нормирование количественных данных по ЖК предоставило возможность оценить их соотношение в разных по термоустойчивости растениях. В группе СЛ доминирование НЖК или ННЖК зависит от холодоустойчивости видов растений, что определяет их степень распространения на экотопах исследованной территории.

Два первых кластера объединили термофильные кустарнички. Для данных видов установлены минимальные температуры жизнедеятельности по июлю: *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (5–6°C), *Betula nana* (6–7°C), *Dryas octopetala* (3–4°C) (Alsos et al., 2007). Эти растения имеют высокие значения НЖК, что ограничивает их функциональную активность и широкое распространение. Для видов остальных кластеров характерно доминирование содержания ННЖК. Это обеспечивает поддержание текучести мембран и является ведущим показателем в адаптации растений к более широкому диапазону условий и, соответственно, расширяет возможности в освоении арктических экотопов.

Следует отметить, что для растений Арктики характерно большое разнообразие минорных ННЖК, которые значительно увеличивают разнообразие путей синтеза ЖК и, соответственно, число участвующих в адаптации индивидуальных липидов (*Betula nana*, *Stellaria humifusa*, *Silene acaulis* и др.). Однако особенностью некоторых видов хорошо адаптированных к условиям Арктики видов является резкое ограничение числа индивидуальных липидов, например, *Oxyria digyna*, *Salix polaris*, *Saxifraga cernua*.

Таким образом, к особенностям липидной фракции видов высших сосудистых растений Арктики можно отнести: активное участие НЖК и/или ННЖК в жизнедеятельности растений в период активной вегетации, большое количество минорных ЖК, присутствие у большинства видов длинноцепочных как НЖК, так и ННЖК. У большинства исследованных видов отмечено доминирование триеновой – линоленовой ЖК, увеличение содержания которой связывается с высоким уровнем функциональной активности мембранных систем, что подтверждается и данными других авторов (Слепцов и др., 2017).

Работа выполнена в рамках проекта ПАБСИ КНЦ РАН “Растительно-почвенные ресурсы, совершенствование методов управления охраняемыми природными территориями в условиях климатических изменений и антропогенного воздействия и оптимизации среды обитания человека на архипелаге Шпицберген” (№ гос. регистрации АААА-А17-117121120045-5).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевская Н.В., 2007. Поливариантность онтогенетических процессов растений в условиях высоких широт. Мурманск: МГПУ. 231 с.
- Волков И.В., 2006. Введение в экологию высокогорных растений. Томск: ТГПУ. 416 с.
- Герман А.Г., 2009. “Вымерший климат” Арктики // Наука в России. № 1. С. 36–44.
- Королева Н.Е., Константинова Н.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Лихачев А.Ю. и др., 2008. Флора и растительность побережья залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты: К&М. 132 с.
- Коросов А.В., 2007. Специальные методы биометрии. Петрозаводск: ПетрГУ. 364 с.
- Лось Д.А., 2014. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир. 372 с.
- Мавлюдов Б.Р., 2006. Состояние оледенения Шпицбергена в конце XX века // Мат-лы гляциол. исследований. Вып. 101. С. 146–152.
- Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю., 2017. Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология. Петрозаводск: ПетрГУ. 270 с.
- Марковская Е.Ф., Галибина Н.А., Ильинова М.К., Никерова К.М., Шмакова Н.Ю., 2017. Состав липидов и функциональное состояние мембранных систем *Stellaria humifusa* // Тр. КарНЦ РАН. № 5. С. 99–110.
- Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В. и др., 2015. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии // Вестн. БГСХА им. В.Р. Филиппова. Т. 38. № 1. С. 127–134.
- Петров К.А., Перк А.А., Осипова В.В., 2011. Криорезистентность и формирование кормовой ценности растений Якутии. Якутск: Бичик. 197 с.
- Розенцвет О.А., 2006. Липидный состав растений как показатель их адаптивных возможностей к различным экологическим условиям. Дисс. ... докт. биол. наук. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. 436 с.
- Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С., 2016. Физиолого-биохимические аспекты экологии галофитов // Поволжский экол. журн. № 4. С. 434–444.
- Секретарева Н.А., 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М.: Т-во науч. изд. КМК. 131 с.
- Семенов А.В., Анциферова А.Р., Давыдов А.А., 2002. Климат Баренцбурга. Изменения основных характеристик за последние 40 лет (по данным наблюдений зональной гидрометеосерватории “Баренцбург”) // Мат-лы II Междунар. конф. “Комплексные исследования природы Шпицбергена”. Вып. 2. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 139–145.
- Слепцов И.В., Хлебный Е.С., Журавская А.Н., 2017. Липиды, жирные кислоты и флавоноиды в листьях *Amaranthus retroflexus* произрастающего в условиях центральной Якутии // Химия растит. сырья. № 3. С. 77–84.
- Сысоева М.И., Марковская Е.Ф., 2008. Влияние круглосуточного освещения на процессы жизнедеятельности растений // Успехи соврем. биологии. Т. 128. № 6. С. 580–591.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.
- Шуляковская Т.А., Ильинова М.К., Карелина Т.В., 2014. Липидный состав тканей ствола *Betula pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Растит. ресурсы. Т. 50. № 1. С. 94–104.
- Юрцев Б.А., 1968. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука. 235 с.
- Alsos I.G., Eidesen P.B., Ehrich D., Skrede I., Westergaard K., et al., 2007. Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic // Science. V. 316. P. 1606–1609.
- Bakht J., Bano A., Dominy P., 2006. The role of abscisic acid and low temperature in chickpea (*Cicer arietinum*) cold

- tolerance. II. Effect on plasma membrane structure and function // *J. Exp. Bot.* V. 57. P. 3707–3715.
- Chernov Yu.I., Matveeva N.V., 1997. Arctic ecosystems in Russia // *Ecosystems of the World 3: Polar and Alpine Tundra* / Ed. Wielgolaski F.E. Amsterdam; N.-Y.: Elsevier. P. 361–507.
- Demmig-Adams B., Adams W.W. III, 2006. Photoprotection in an ecological context: The remarkable complexity of thermal energy dissipation // *New Phytol.* V. 172. P. 11–21.
- Furt F., Simon-Plas F., Mongrand S., 2011. Lipids of the plant plasma membrane // *The Plant Plasma Membrane* / Eds Murphy A.S., Peer W., Schulz B. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 3–30.
- Hashem H.A., Mohamed A.H., 2020. Strategies for drought tolerance in xerophytes // *Plant Ecophysiology and Adaptation under Climate Change: Mechanisms and Perspectives I* / Ed. Hasanuzzaman M. Singapore: Springer. P. 269–293.
- Körner Ch., 2003. *Alpine Plant Life: Functional Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 360 p.
- Levitt J., 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses*. N.-Y.: Academic Press. 497 p.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R., 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochim. Soc. Trans.* V. 11. P. 591–592.
- Lütz C., 2010. Cell physiology of plants growing in cold environments // *Protoplasma*. V. 244. № 1–4. P. 53–73.
- Markovskaya E.F., Novichonok E.V., Shmakova N.Y., 2019. Eco-physiological peculiarities of *Stellaria humifusa* in West Spitsbergen // *Czech Polar Rep.* V. 9. № 2. P. 152–159.
- Murakami Y., Tsuyama M., Kobayashi Y., Kodama H., Iba K., 2000. Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature // *Science*. V. 287. P. 476–479.
- Murphy D.J., 2005. *Plant Lipids: Biology, Utilization and Manipulation*. Oxford: Blackwell Publishing. 403 p.
- Narayanan S., Tamura P.J., Roth M.R., Prasad P.V.V., Welti R., 2016. Wheat leaf lipids during heat stress: I. High day and night temperatures result in major lipid alterations // *Plant Cell Environ.* V. 39. № 4. P. 787–803.
- Nievolá C.C., Carvalho C.P., Carvalho V., Rodrigues E., 2017. Rapid responses of plants to temperature changes // *Temperature (Austin)*. V. 4. P. 371–405.
- Nilsen J., 1983. Light climate in northern areas // *Plant production in the North. Proceeding from Plant adaptation Workshop*. Tromsø: Norwegian Univ. Press. P. 62–72.
- Parnikoza I., Kozeretcka I., Kunakh V., 2011. Vascular plants of the maritime Antarctic: origin and adaptation // *Am. J. Plant Sci.* V. 2. P. 381–395.
- Penfield S., 2008. Temperature perception and signal transduction in plant // *New Phytol.* V. 179. P. 615–628.
- Petrov K.A., Sofronova V.E., Chepalov V.A., Perk A.A., Maksimov T.K., 2010. Seasonal changes in the content of photosynthetic pigments in perennial grasses of cryolithic zone // *Russ. J. Plant Physiol.* V. 57. № 2. P. 181–188.
- Rønning O.I., 1996. *The Flora of Svalbard*. Oslo: Norsk Polarinstitut. 184 p.
- Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S., 2014. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // *Phytochemistry*. V. 105. P. 37–42.
- Ruelland E., Zachowski A., 2010. How plants sense temperature // *Environ. Exp. Bot.* V. 69. P. 225–232.
- Sakai A., Larcher W., 1987. *Frost Survival of Plants: Responses and Adaptation to Freezing Stress*. Berlin: Springer-Verlag. 321 p.
- Schmid K.M., Ohlrogge J.B., 2002. Lipid metabolism in plants // *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes* / Eds Vance D.E., Vance J.E. Amsterdam: Elsevier. P. 93–126.
- Ślupianek A., Wojtuń B., Myśkow E., 2019. Origin, activity and environmental acclimation of stem secondary tissues of the polar willow (*Salix polaris*) in high-Arctic Spitsbergen // *Polar Biol.* V. 42. P. 759–770.
- Svoboda J., 2009. Evolution of plant cold hardiness and its manifestation along the latitudinal gradient in the Canadian Arctic // *Plant Cold Hardiness. From the Laboratory to the Field* / Eds Gusta L.W., Wisniewski M.E., Tanino K.K. Cambridge: CABI. P. 140–162.
- Svoboda J., Henry H.G.R., 1987. Succession in marginal arctic environments // *Arc. Alp. Res.* V. 4. P. 373–384.
- Tsydendambaev V.D., Ivanova T.V., Khalilova L.A., Kurkova E.B., Myasoedov M.A., Balnokin Yu.V., 2013. Fatty acid composition of lipids in vegetative organs of the halophyte *Suaeda altissima* under different levels of salinity // *Russ. J. Plant Physiol.* V. 60. № 5. P. 661–671.
- Wallis J.G., Browse J., 2002. Mutants of *Arabidopsis* reveal many roles for membrane lipids // *Prog. Lipid Res.* V. 41. P. 54–278.
- Welti R., Li W., Li M., Sang Y., Biesiada H. et al., 2002. Profiling membrane lipids in plant stress responses. Role of phospholipase D alpha in freezing-induced lipid changes in *Arabidopsis* // *J. Biol. Chem.* V. 277. № 35. P. 31994–32002.
- Zheng G., Tian B., Zhang F., Tao F., Li W., 2011. Plant adaptation to frequent alterations between high and low temperatures: remodeling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels // *Plant Cell Environ.* V. 34. № 9. P. 1431–1442.
- Zhivet'ev M.A., Graskova I.A., Dudareva L.V., Stolbikova A.V., Voinikov V.K., 2010. Change of fatty-acid composition in plants during adaptation to hypothermia // *J. Stress Physiol. Biochem.* V. 6. P. 51–65.

## **Involvement of lipids into adaptations of higher vascular plants to the conditions of West Spitsbergen**

**E. F. Markovskaya<sup>1, \*</sup>, O. A. Rozentzvet<sup>2</sup>, N. Y. Shmakova<sup>3</sup>, A. A. Zorina<sup>1</sup>, M. A. Il'ina<sup>4</sup>**

*<sup>1</sup>Petrozavodsk State University  
Pr. Lenina, 33, Petrozavodsk, 185910 Russia*

*<sup>2</sup>Institute of Volga Basin Ecology, RAS  
Komzina, 10, Togliatti, 445003 Russia*

*<sup>3</sup>Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of Karelian Research Centre, RAS  
Fersmana, 18A, Apatity, 184209 Russia*

*<sup>4</sup>Forest Research Institute of Karelian Research Centre, RAS  
Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

*\*e-mail: volev10@mail.ru*

Fatty acid (FA) content and composition of total lipids in the leaves of eleven dominant and rare plant species inhabiting Arctic tundra of West Spitsbergen during the active vegetation were analyzed. The species differ in biology, ranges, distribution, and ecotope association. Totally 21 types of FAs with a chain length of 16 to 24 carbon atoms containing from 2 to 4 double bonds have been identified. It was found that in all studied plants, palmitic (16:0), linolenic (18:3(n-3)), stearic (18:0), palmitooleic (16:1(n-7)), oleic (18:1(n-9)), linoleic (18:2(n-6)) acids make a high contribution to the FA composition. Ten species are characterized by the presence of long-chain FAs with more than 20 carbon atoms. The presence of tetraene FAs was noted in 5 Arctic species. Seven groups of higher vascular plants were identified with cluster analysis of FAs composition. The relationship between the composition of the cluster lipids and the geobotanical index of "species activity" is shown, which indicates the active participation of the lipid component in the species distribution in the study area.

**ПОЛИТОПНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ МИКРОБА ЧУМЫ  
*YERSINIA PESTIS* КАК ПРИЧИНА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ТРИХОТОМИИ  
В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ МОНГОЛЬСКОГО  
СУРКА-ТАРБАГАНА (*MARMOTA SIBIRICA*)**

© 2021 г. В. В. Сунцов\*

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

\*E-mail: vvsuntsov@rambler.ru

Поступила в редакцию 02.05.2021 г.

После доработки 20.08.2021 г.

Принята к публикации 25.08.2021 г.

Современные молекулярно-генетические (МГ) филогении возбудителя чумы (*Yersinia pestis*) постулируют наличие в Средневековье в промежутке между первой (VI–VIII вв. н. э.) и второй (XIV–XVIII вв.) пандемиями уникальной политомии (трихотомии) – одновременного, “взрывного” (“Big Bang”, узел N07) образования трех новых филогенетических линий (2.ANT, 3.ANT и 4.ANT), исходящих из базальной гипотетической ветви 0, и (почти) синхронное возникновение природных очагов в популяциях монгольского сурка (*Marmota sibirica*) на обширных пространствах Центральной Азии в недалеком историческом прошлом, около 1000 ± 400 лет тому назад. Каузальных объяснений этому вызывающему сомнения природному ретро-феномену МГ-подход не дает. Как альтернатива, экологические данные свидетельствуют о возникновении указанной политомии на рубеже плейстоцена и голоцена вследствие синхронного политопного формирования геновариантов 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1 *Yersinia pestis* в трех географических популяциях монгольского сурка (*Marmota sibirica*). Естественная территориальная экспансия и микроэволюция этих геновариантов проходила самостоятельными путями и сопровождалась параллельным формированием многочисленных производных геновариантов, характеризующих современные природные очаги чумы Азии. Дилемма возникновения политомии на филогенетическом дереве *Y. pestis* требует изучения в обоих направлениях: МГ и экологическом.

DOI: 10.31857/S0044459621060075

Возбудитель чумы – микроб *Yersinia pestis* – является уникальным представителем семейства кишечных бактерий Enterobacteriaceae и рода *Yersinia*. По современным оценкам Enterobacteriaceae насчитывает 51 род и 238 видов бактерий (Octavia, Lan, 2014). Наиболее значимыми в эпидемиологическом отношении являются представители родов *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, *Klebsiella*, *Proteus* и *Yersinia*. Другие энтеробактерии могут вызывать оппортунистические инфекции. Род *Yersinia* включает 18 видов, три из которых (*Y. enterocolitica*, *Y. pseudotuberculosis*, *Y. pestis*) относят к патогенным для человека и животных. При этом показано, что непосредственным предком чумного микроба является возбудитель псевдотуберкулеза 1-го серотипа (*Y. pseudotuberculosis* O:1b), а точнее возбудитель дальневосточной скарлатиноподобной лихорадки (ДСЛ), имеющий четкие клинические проявления и генетические особенности (Fukushima et al., 1998, 2001; Skurnik et al., 2000; Сомов и др.,

2001; Eppinger et al., 2007; McNally et al., 2016). Высокое генетическое сходство предкового псевдотуберкулеза и производного чумного микробов указывает на их недавнюю быструю дивергенцию (Achtman et al., 1999, 2004; Skurnik et al., 2000; Morelli et al., 2010).

Из всего многообразия микробов сем. Enterobacteriaceae только микроб чумы стал возбудителем трансмиссивной болезни и в природе передается через укусы блох. Хотя по биохимическим и молекулярно-генетическим (МГ) признакам систематики справедливо относят *Y. pestis* к кишечным микробам сем. Enterobacteriaceae и принимают в качестве номенклатурного типового вида р. *Yersinia*, фактически этот вид занимает принципиально иную адаптивную зону и проявляет себя как возбудитель системной (“кровяной”) инфекции, т.е. по экологическим (этиологическим) признакам он достоин ранга отдельного рода или даже семейства. В эволюционной теории перехо-

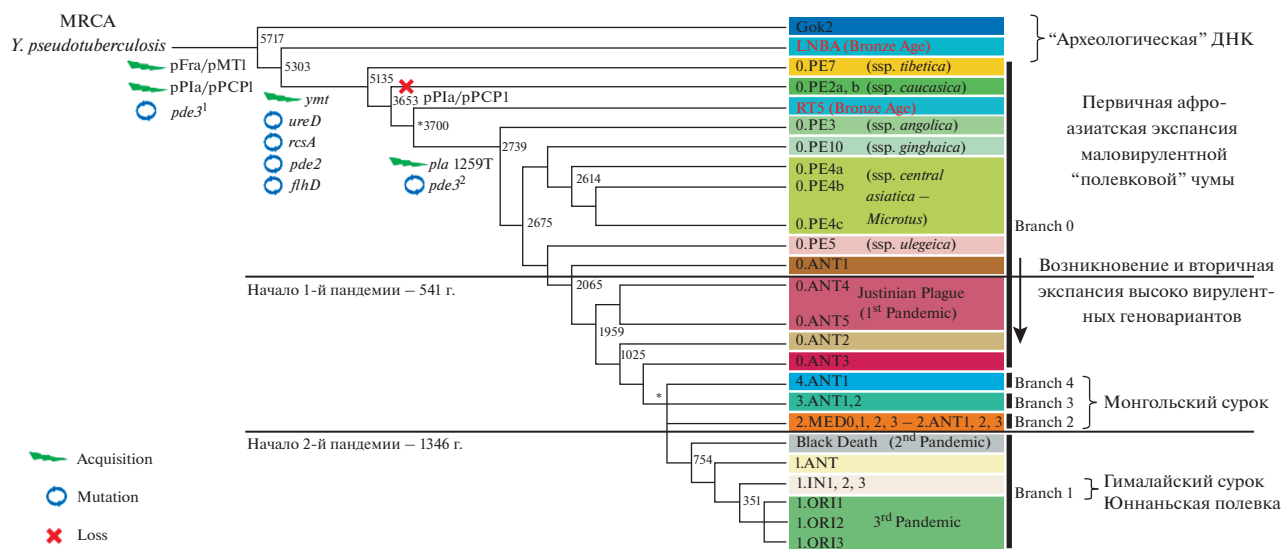
ды в новую принципиально иную адаптивную зону рассматривают как процессы макроэволюции с формированием новых видов и надвидовых таксонов (Симпсон, 1948). Это означает, что вид *Y. pestis* не является типичным для р. *Yersinia* и не может представлять типовой вид. Процесс преобразования популяции (клона) псевдотуберкулезного микроба *Y. pseudotuberculosis* O:1b в исходную популяцию чумного микроба был уникальным — быстрым, “квантовым”, завершившимся макроэволюционным эффектом (Сунцов, Сунцова, 2008; Сунцов, 2015, 2018a). Поэтому при реконструкции филогении *Y. pestis* следует подходить к ней как к *ad hoc* эволюционно-историческому процессу.

МГ-методами показано, что видообразовательный процесс *Y. pestis* — это рецентный природный феномен. Разные авторы на основании МГ-данных датируют дивергенцию псевдотуберкулезного и чумного микробов временем от 1500 до 30000 лет назад (Achtman et al., 1999, 2004; Morelli et al., 2010; Cui et al., 2013; Pisarenko et al., 2021). В базальную часть филогенетических деревьев помещают “археологическую” ДНК чумного микроба и “полевковые” подвиды, представленные геновариантами ветви (кластера) 0.PE (биовар *Pestoides*), которые считают наиболее древними (Cui et al., 2013; Spyrou et al., 2018; Demeure et al., 2019; Кисличкина и др., 2019; Sebbane et al., 2020; Pisarenko et al., 2021). Местом происхождения чумы называют Кавказ, Памир, Центральную Азию, Тибет и/или районы, близкие к ним (Achtman et al., 2004; Zhou et al., 2004a, b; Li et al., 2009; Cui et al., 2013; Pisarenko et al., 2021). Неизбежно возникают вопросы: какие природные события, большие или малые, произошли в Азии (или с меньшей вероятностью в каком-либо другом районе Старого Света) в не столь отдаленном историческом прошлом, которые привели к преобразованию популяции (клона) кишечного псевдотуберкулезного микроба в популяцию “кровяного” микроба чумы каким-то уникальным (макроэволюционным) способом; в популяциях какого вида теплокровного хозяина и при каких уникальных экологических (биогеоэкологических) обстоятельствах возник исходный очаг чумы?

Ответы на вопросы, где, когда, при каких обстоятельствах и каким образом возник возбудитель чумы, имеют безусловный теоретический и прагматический интерес. И решение этих задач, как нам представляется, непосредственно связано с ответом на вопрос о происхождении политомии чумного микроба в популяциях монгольского сурка (*Marmota sibirica*). На филогенетических деревьях, построенных на основе МГ-методов, на временном отрезке истории между первой (“чума Юстиниана”, VI–VIII вв.) и второй (“Черная смерть”, XIV–XVIII вв.) пандемиями обозначена

политомия (трихотомия “Big Bang” или узел N07) (Cui et al., 2013; Demeure et al., 2019; Sebbane et al., 2020) (рис. 1). Эту политомию образуют сурочки (биовар *Antiqua*, ANT) филогенетические линии 2.ANT, 3.ANT и 4.ANT, которые включают, помимо прочих, три геноварианта — 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1, циркулирующие в трех географических популяциях монгольского сурка-тарбана: Хэнтэйской, Хангайской и Хархира-Тургенской соответственно (Сунцов, 2020). Здесь следует заметить, что в Конго, Кении, Танзании и Уганде в популяциях дикоживущих грызунов выявлена африканская “сурочья” линия 1.ANT как компонент этой же политомии, но эта линия имеет антропогенное происхождение, является производной от штаммов, завезенных человеком из Азии в Средиземноморье и далее Африку в период 1-й и/или 2-й пандемий (Achtman et al., 1999; Haensch, 2010; Namouchia et al., 2018). Предшественника перечисленных линий и геновариантов относят к древней линии 0.ANT, представители которой (геноварианты 0.ANT1, 0.ANT2, 0.ANT3, 0.ANT5) характерны для очагов чумы в популяциях алтайского (*M. baibacina*) и красного/длиннохвостого (*M. caudata*) сурков (Wang et al., 2006; Riehm et al., 2012; Cui et al., 2013; Куклева и др., 2015, 2021; Kutyrev et al., 2018; Ерошенко и др., 2020). Возникают вопросы, какие природные события привели к недавнему в историческом масштабе времени, по МГ-версии приблизительно 600–1400 лет назад, (почти) одномоментному проникновению чумного микроба из тьянь-шаньских сурочьих очагов в три географические популяции монгольского сурка-тарбана и почему в трех географических популяциях сурка-тарбана сформировались три геноварианта 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1, входящие в отдельные относительно “молодые” филогенетические линии 2.ANT, 3.ANT и 4.ANT, а в разных географических популяциях алтайского и красного сурков на обширных пространствах Джунгарии, Тянь-Шаня, Памира, Гиндукуша, Каракорума, Кунь-Луня в многочисленных очагах чумы представлена только одна “более древняя” линия 0.ANT? Или иначе, какова причина относительной генетической мономорфности возбудителя чумы в популяциях алтайского и красного сурков и гетероморфности на уровне разных филогенетических линий в популяциях сурка-тарбана? К тому же, МГ-филогении указывают также на недавнее, только после начала “Черной смерти” (1346 г.), формирование природных очагов чумы с геновариантами 1.IN1 и 1.IN2 (биовар *Intermedium*) в популяциях гималайского сурка (*M. himalayana*) на бескрайних просторах Гималаев и Тибета, занимающих огромную площадь более 2.5 млн км<sup>2</sup> с высоко разнообразным рельефом, растительностью и животным миром, что неизбежно порождает сомнение в реальности невероятно быстрой





**Рис. 1.** Типичная топология молекулярно-генетического филогенетического дерева *Y. pestis* (по: Demeure et al., 2019). \* – средневековая политомия микроба чумы (N07, “Big Bang”). На рисунке обозначены некоторые ключевые моменты истории чумы.

и столь широкой экспансии этих “очень молодых” сурочьих очагов. Для утверждения реальности такого стремительного природного события нет надежной фактологической (экологической, биогеографической, палеонтологической, геоклиматической, исторической и иной) поддержки.

Вопрос о причине возникновения трихотомии в виде узла N07 или “Big Bang” имеет свою предысторию. На основе анализа генетической структуры возбудителей чумы из различных очагов Китая ранее была высказана идея о проникновении возбудителя на территорию этой страны одновременно двумя маршрутами из прилегающих районов Средней Азии и Дальнего Востока (Zhou et al., 2004a, b). Эти маршруты породили три филогенетические ветви (branch), которые сблизились южнее Гоби, однако не ясно, сливались ли. При этом в свойствах геновариантов, сформировавшихся на параллельных маршрутах, проявляются черты параллельной микроэволюции, которая могла иметь отношение к возникновению трихотомии в популяциях монгольского сурка. К сожалению, в работе китайских авторов Монголия осталась “белым пятном”. Накопленные за последующие годы МГ-данные о возбудителе в Монголии, в совокупности с экологическими, позволяют констатировать сопряженность двух эволюционных процессов – формирования *Y. pestis* как видового таксона и возникновение упомянутой выше трихотомии (N07, “Big Bang”) в популяциях монгольского сурка-гарбагана в Монголии (Сунцов, 2020). Таким образом, в вопросе о причине трихотомии в филогенезе чумного микроба намечилась конструктивная дилемма, которая может быть разрешена только совместными уси-

лиями исследователей, представляющих оба подхода: МГ и экологический. Взаимная оценка филогенетических реконструкций *Y. pestis*, проведенных МГ и экологическими методами, будет способствовать прояснению реальной филогении и филогеографии возбудителя чумы.

### ПОЛИТОМИЯ В МГ-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЯХ

МГ-подход прокламирует сальтационное видообразование микроба чумы путем горизонтального встраивания в геном псевдотуберкулезного микроба в недалеком историческом прошлом “чужих” (foreign) генов из внешней среды или от других микроорганизмов и делеций/инактиваций генов, утративших функции в новой среде обитания (Achtman et al., 2004; Morelli et al., 2010). Происхождение “чужих”, но оказавшихся специфическими(!) для чумного микроба генов не находит внятного объяснения, и их горизонтальное встраивание из неизвестного источника пока остается абстрактным умозаключением. При этом безосновательно предполагают, что ранние формы чумного микроба вымерли (по невыясненным причинам) и в настоящее время их удастся охарактеризовать только “археологической” ДНК, частично сохранившейся в скелетных остатках (в основном в зубах) древних человеческих жертв чумной инфекции. По нуклеотидной структуре некоторые фрагменты ДНК близки к последовательностям в геноме псевдотуберкулезного микроба, поэтому “археологическую” ДНК помещают в корне филогенетического дерева (Rasmussen et al., 2015; Spyrou et al., 2018; Demeure et al., 2019;

Rascovan et al., 2019). Трихотомию в популяциях монгольского сурка-тарбагана не связывают с начальными этапами формирования микроба чумы как вида *Y. pestis*.

Построенные на основе МГ-подхода многочисленные филогении чумного микроба содержат противоречия, очевидные при экологическом и биогеографическом анализе МГ-выводов. Явной видится несостоятельность МГ-заключений об образовании природных очагов чумы в Азии в результате двух последовательных волн недавней в эволюционном масштабе времени внутривидовой диверсификации чумного микроба (рис. 1). Согласно МГ-подходу, в Азии не ранее 30 тыс. лет назад некоторый клон псевдотуберкулезного микроба 1-го серотипа преобразовался (при пока невыясненных экологических и биогеоценотических обстоятельствах) в популяцию абстрактного наиболее современного общего предка (most recent common ancestor, MRCA) чумного микроба, заложившего основание гипотетической филогенетической ветви (ствола) 0 (Achtman et al., 2004). Дальнейшая дивергенция ветви 0 привела к современному богатому генетическому разнообразию *Y. pestis* (Li et al., 2009; Morelli et al., 2010; Cui et al., 2013; Kutuyev et al., 2018). Уникальный механизм преобразования стартового клона псевдотуберкулезного микроба в исходную популяцию микроба чумы (MRCA) МГ-подход не раскрывает и исходного хозяина микроба чумы не указывает. MRCA, судя по МГ-логике, предпринял широкую подвидовую диверсификацию, распространился в Азии в популяциях тушканчиков (*Dipodidae*), полевок (*Cricetidae*) и пищух (*Ochotonidae*) и первой волной экспансии образовал зону первичных “древних” очагов чумы с маловирулентным для сурков, сусликов, песчанок и человека, но вирулентным для мышевидных грызунов и монгольской пищухи (*Ochotona pallasi pricei*) возбудителем, по некоторым МГ свойствам близким к своему псевдотуберкулезному предку. При этом в процессе территориальной экспансии по принципу “масляного пятна” древний чумной микроб, надо понимать, или не проникал (по непонятным причинам) в популяции сурков, сусликов и песчанок, симпатрические с популяциями тушканчиков, полевок и пищух, или, проникнув в них, не изменял свойство избирательной вирулентности.

“Наиболее древние” формы (географические популяции) возбудителя чумы — геноварианты 0.PE7, 0.PE2, 0.PE3, 0.PE4a, h, t, x, 0.PE4q (= 0.PE10) и 0.PE5, представляющие тушканчиковый, полевковые и пищуховые подвиды и составляющие “древнюю” филогенетическую линию (кластер) 0.PE, образовали “наиболее древние” природные очаги на обширных пространствах от Кавказа (Анголы?) до Маньчжурии и Тибета (рис. 2) (Achtman et al., 2004; Li et al., 2009; Eppinger et al., 2010; Morelli et al., 2010; Cui et al., 2013; Kutuyev et al., 2018; Pisarenko et al., 2021). 0.PE7 изолирован от сибирского тушканчика *Allactaga sibirica* и боль-

ного человека в восточном Тибете (это сомнительный подвид, так как природных очагов чумы с основным хозяином этого вида в мире не существует). 0.PE2 изолирован от обыкновенной полевки *Microtus arvalis* на Кавказе. 0.PE3 выделен от больного пациента в Анголе (это также сомнительный подвид, он известен только по одному длительно хранившемуся в музее США штамму). 0.PE4 — необычный политипический “подвид” (*Y. pestis central asiatica*, по: Kutuyev et al., 2018), включающий несколько разрозненных географических популяций/геновариантов: 0.PE4t образует природный очаг в популяции узкочерепной полевки *M. gregalis* на Таласском хребте, 0.PE4h отмечен на Гиссарском хребте в популяциях арчевой полевки *M. carruthersi*, 0.PE4a (= 0.PE1) характерен для популяций монгольской пищухи в Горном Алтае и встречается на западе Монгольского Алтая, 0.PE4x (= 0.PE4m, = *Y. pestis xilingolensis*) специфичен для популяций полевки Брандта *Lasiopodomys brandti* в Забайкалье, восточной Монголии и в китайской провинции Внутренняя Монголия. Это также не корректный подвид, так как он не обладает свойством единства ареала и не прослеживается его монофилетическое происхождение. Его местные очаги (геноварианты h, t, a, x) имеют слабые паразитарные связи и образовались на основе популяций основных хозяев, относящихся к разным видам, родам, семействам и даже к разным отрядам (*Rodentia* и *Lagomorpha*) млекопитающих. 0.PE5u (= 0.PE9) циркулирует в популяциях монгольской пищухи в центральной и восточной частях ее ареала на Монгольском и Гобийском Алтае, на западе Монгольского Алтая викарирует или симпатричен с геновариантом 0.PE4a. 0.PE4q (= 0.PE10, = *Y. pestis qinghaiensis*) характерен для популяций цинхайской полевки *L. fuscus* в Восточном Тибете в китайской провинции Цинхай (Qinghai).

Ареал “древних” тушканчикового, полевковых и пищуховых очагов является существенно разорванным. МГ-подход предполагает его формирование во время первой “древней” волны дифференциации внутривидовых форм (“полевковых” подвидов, геновариантов 0.PE) по парафилетическому принципу (Кисличкина и др., 2019). Полагают, что исходный очаг чумы с MRCA-возбудителем из района видообразования широко распространился на обширных пространствах от Кавказа (Анголы?) до Северо-Восточного Китая и восточного Тибета, после чего ареал распался на отдельные “полевковые” очаги, рефугиумы которых в виде современных полевковых и пищуховых очагов можно наблюдать в настоящее время (Li et al., 2009). Причины инсуляризации обширного древнего полевково-пищухового очага и логика формирования разбросанных на азиатском (афро-азиатском?) пространстве небольших по площади изолированных в настоящее время его рефугиумов МГ-подходом не раскрываются.

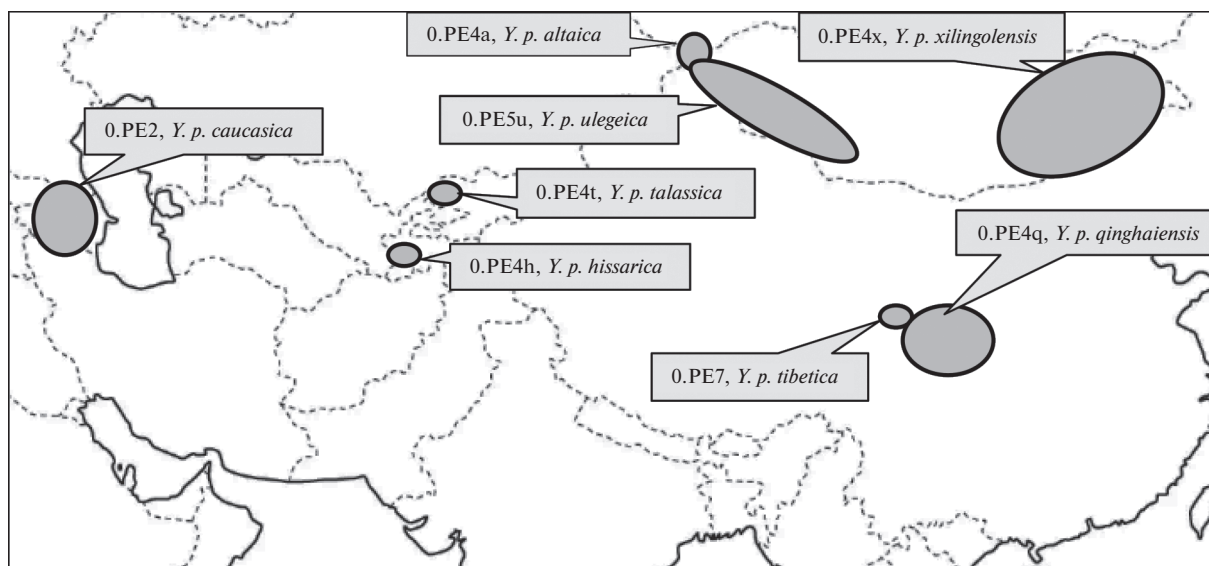


Рис. 2. Размещение “древних” “полевковых” природных очагов чумы (кластер геновариантов 0.PE) в Евразии. Наиболее древними считают или 0.PE7, или 0.PE2.

Вторая более поздняя волна территориальной экспансии и внутривидовой дифференциации *Y. pestis* в пределах прежнего ареала и по тому же принципу “масляного пятна” началась, согласно МГ-подходу, формированием высоковирулентной филогенетической ветви 0.ANT, которую связывают с популяциями алтайского сурка на Тянь-Шане. Некоторый “древний полевковый/пищуховый” геновариант (возможно 0.PE5u, по: Riehm et al., 2012; Demeure et al., 2019; Sebbane et al., 2020) после тысяч лет существования накануне 1-й пандемии вдруг проник (при неизвестных обстоятельствах) в популяции алтайского сурка на Тянь-Шане, закрепился в них и преобразовался в геноварианты 0.ANT1, 0.ANT2, 0.ANT3, 0.ANT4(?), “археологическая” ДНК из Баварии) и 0.ANT5 (до этого, как полагают в МГ-подходе, ни один из древних полевковых подвидов не смог проникнуть в популяции других норových грызунов: сурков, сусликов, песчанок, обитающих в Азии). Один из этих геновариантов, вероятно 0.ANT3 или 0.ANT1 (Riehm et al., 2012; Zhang et al., 2018), распространился с Тянь-Шаня через Джунгарию к северу и востоку в Горный Алтай, на Монгольский Алтай и далее на восток в Монголию и северо-восточные районы Китая. При этом в популяциях монгольского сурка (почти) одновременно образовались три филогенетических ветви с геновариантами 4.ANT1, 3.ANT2 и 2.ANT3, которые на МГ-филогенетическом древе образуют политомию в виде узла N07 или “Big Bang” (Cui et al., 2013; Demeure et al., 2019). В результате вторичной экспансии чумного микроба в Азии, согласно МГ-подходу, возникли природные очаги чумы с разными высоковирулентными биовариантами (Antiqua, Mediaevalis/MED, Orientalis/ORI, Intermedium) и много-

численными геновариантами возбудителя. В настоящее время “более молодые” очаги с высоковирулентными геновариантами находятся в симпатрических, парапатрических или аллопатрических отношениях с “древними полевковыми” очагами.

#### ЗАМЕЧАНИЯ К МГ-МОДЕЛИ ЭВОЛЮЦИИ *Y. PESTIS*

При реконструкции филогении микроба чумы адекватность эволюционной модели требует тщательного обоснования. Выбор несоответствующей модели может привести к неверным филогенетическим МГ-выводам.

- Прямой предок чумного микроба – возбудитель ДСЛ – психрофильный микроб, доминирует в холодных районах Северной Азии и Дальнего Востока. В районах с умеренным и теплым климатом, где циркулируют “наиболее древние” “полевковые” подвиды 0.PE7 (восточный Тибет) и 0.PE2 (Кавказ), возбудитель ДСЛ, как массовый представитель патогенной кишечной микрофлоры норových грызунов, не отмечен. Логично полагать, что район видообразования микроба чумы расположен в суровых районах Азии, и методологический подход к МГ-реконструкции истории чумного микроба должен учитывать этот фактор.

- Чумной микроб – молодой таксон, быстрое видообразование прошло в недавнем историческом прошлом нетривиальным для кишечных микробов травматическим путем и с макроэволюционным эффектом – был осуществлен “квантовый” переход из желудочно-кишечного тракта в новую адаптивную зону – лимфомиело-

идный комплекс монгольского сурка-тарбагана. При этом имеются основания полагать, что признаки микроба эволюционировали не равномерно, а взрывоподобно, с участием стресс-индуцированного мутагенеза (Сунцов, 2018а, 2019). Это следует принимать во внимание в методологии филогенетических построений *Y. pestis*. В современных МГ-реконструкциях филогенетических деревьев *Y. pestis* используют методы, созданные на моделях возбудителей разных инфекций: *Escherichia coli*, *Salmonella enterica*, *Mycobacterium tuberculosis*, *Bacillus anthracis* и других. Эволюцию этих клонально размножающихся бактерий рассматривают как принципиально равномерную, для которой концепция равномерных молекулярных часов представляется вполне адекватной (Achtman et al., 1999, 2004; Vogler et al., 2016).

- Вывод МГ-подхода о двойной азиатской экспансии микроба чумы в пределах (почти) одного и того же ареала не только не поддается достоверной экологической и биогеографической интерпретации, но и не находит единства среди МГ-исследователей. Бóльшая древность “полевковых” подвидов в некоторых работах подвергается сомнению. Имеется альтернативное мнение, что “полевковые” подвиды являются более молодыми, производными от высоковирулентных форм. Некоторые полевковые подвиды проявляют более высокую ауксотрофность, т.е. более оторваны от внешней абиотической среды (Zhou et al., 2004b; Трухачев, Лебедева, 2007; Куклева и др., 2013). Сопряженное существование природных очагов с низко- и высоковирулентными генетическими линиями представляется как следствие местной межвидовой трансмиссии возбудителя (Zhou et al., 2004a; Achtman, 2012). В таком случае эволюционный возраст низко- и высоковирулентных генотипов в сопряженных очагах, например, 0. PE7 и 1. IN2 в Цинхайском очаге (99.99° в.д., 35.60° с.ш.) (Xu et al., 2018) или 0. PE4a и 4. ANT1 в Горном Алтае (Балаханов и др., 2019), не должен различаться радикально.

- Возникновение политомии чумного микроба в популяциях монгольского сурка-тарбагана датируется Средневековьем, около 1000 ± 400 лет назад (Demeure et al., 2019). Но в Центральной Азии не описано каких-либо радикальных природных событий, относящихся к этому промежутку истории, с которыми можно было бы связать синхронное проникновение микроба чумы в три географические популяции сурка и (почти) одновременное образование в них трех генотипов чумного микроба. Отсутствуют также какие-либо признаки возможной недавней антропогенной интродукции возбудителя чумы в популяции сурка-тарбагана и антропогенного влияния на его экспансию.

- Ввиду недавней дивергенции бесспорно установленного предкового псевдотуберкулезного микроба 1-го серотипа и производного чумного микроба и при принципиально сохранившихся условиях видообразования последнего, в методологии филогении *Y. pestis* фактологически (экологически) обосновательным является отказ от концепции современного сосуществования псевдотуберкулезного предка и его непосредственных потомков (что является основным принципом кладистического подхода).

- Экологически (а, соответственно, и эволюционно) мало информативной является принятая МГ-номенклатура абстрактных филогенетических ветвей *Y. pestis*: базовой ветви 0, главных ветвей 1–4 и субветвей 0. PE, 0. ANT, 1. ANT, 1. IN, 1. ORI и прочих. Безликой и принципиально не анализируемой остается биологическая сущность этих ветвей, их биогеографическая история, паразитарные связи. Такая исключительно статистически обоснованная номенклатура не отражает гостальный аспект возбудителя чумы, в то время как основной единицей эволюции является популяция, и только популяция/генотип *Y. pestis* может полноценно характеризовать каждую конкретную филогенетическую ветвь (ствол, субветвь).

## ПОЛИТОПНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ *Y. PESTIS*

Альтернативное видение процесса видообразования и азиатской территориальной экспансии чумного микроба дает экологический подход, в котором преобразование клона псевдотуберкулезного микроба в популяцию возбудителя чумы представлено как следствие последовательности кайнозойских биогеоэкологических событий в Азии и как уникальный “квантовый” популяционно-генетический макромасштабный процесс, имевший место в популяциях монгольского сурка-тарбагана на рубеже плейстоцена и голоцена в Центральной Азии (Сунцов, 2018а). Отдаленным индуктором видообразовательного процесса послужила конstellляция во второй половине кайнозоя физико-климатических явлений, обусловивших формирование в Центральной Азии ультраконтинентального климата. Но собственно возникновение вида *Y. pestis* следует связывать с более поздним временем – рубежом плейстоцена и голоцена. Наступление последнего максимального (сартанского) похолодания в Центральной Азии 22–15 тыс. лет назад вызвало глубокое промерзание грунта, до 3–4 м (Owen et al., 1998), и, соответственно, полное промерзание зимовочных нор сурка, располагающихся обычно на глубине 1.5–3.0 м. Температура грунта в зимне-весенние месяцы на глубине гнезд в настоящее (более теплое, чем в сартанское) время опускается до –3...–8°C (Сунцов, Сунцова, 2006). Изменение

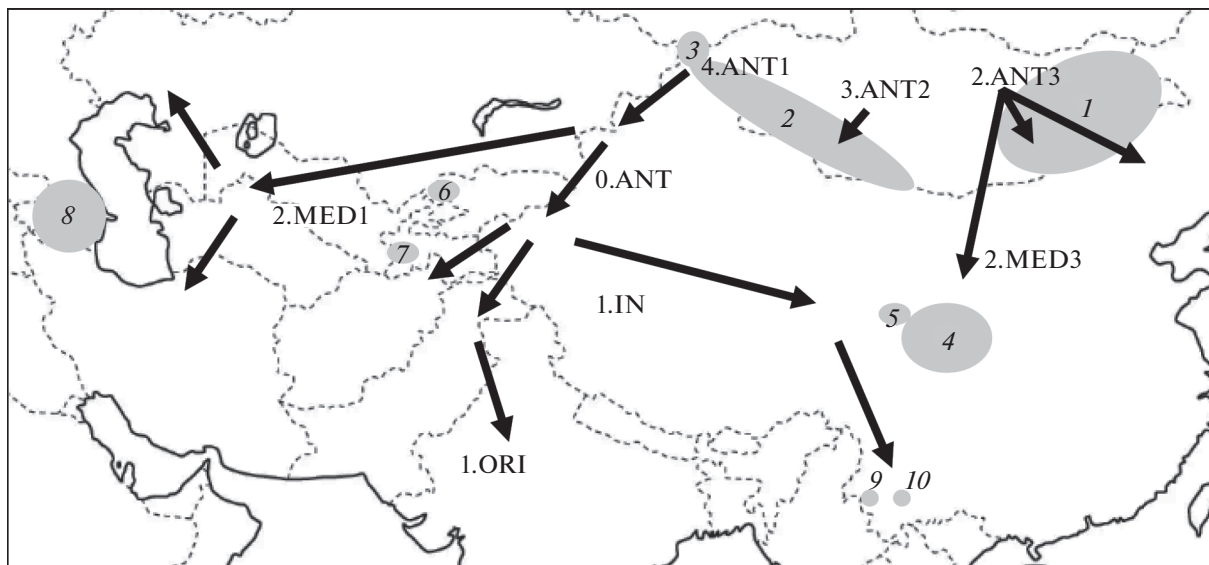
поведения личинок сурочьей блохи *Oropsylla silantiewi* (переход в силу положительного термо-таксиса от детритофагии в травяной выстилке гнезд в теплые месяцы года к факультативной гематофагии на теле спящих сурков в зимне-весеннее время) стало причиной уникального массового травматического заражения спящих сурков псевдотуберкулезом и перехода его возбудителя в принципиально новую среду обитания — лимфомиелоидный комплекс этих животных или, иными словами, в новую экологическую нишу и адаптивную зону (Сунцов, Сунцова, 2006; Сунцов, 2018б). Источником массовой травматической инфекции стали собственные экскременты сурков, облигатно попадающие в ротовую полость в процессе устройства “пробки” в зимовочной норе осенью. Псевдотуберкулезные микробы, проникающие из экскрементов через личиночные скарификации на слизистой, вызывали “заражение крови” и бактериемию (Сунцов, Сунцова, 2006; Сунцов, 2017).

Как упомянуто выше, ареал монгольского сурка-тарбагана включает по меньшей мере три географические популяции, представленные по меньшей мере тремя подвидами. *M. sibirica sibirica* обитает в восточной части ареала в Забайкалье, на Хэнтэе и во Внутренней Монголии (Китай). *M. sibirica caliginosus* с высокой численностью заселяет монгольский Хангай. В Западной Монголии и Тыве на Хархира-Тургенском и Монгун-Тайгинском горных поднятиях обитает пока не описанный подвид *M. sibirica ssp.* (на Монгольском и Гобийском Алтае также не исключено обитание других подвидов) (Банников, 1954; Brandler, 2018). Все три географические популяции монгольского сурка в период сартанского похолодания оказались в обширной зоне центрально-азиатского антициклона и глубокого промерзания грунта (Owen et al., 1998). Таким образом, можно полагать, что факультативная гематофагия личинок сурочьей блохи во всех географических популяциях сурка возникла приблизительно в одно время. Так как индуктором видообразовательного процесса во всех географических популяциях стал один и тот же фактор — обширное сартанское похолодание, вызвавшее относительно синхронный переход личинок сурочьей блохи *O. silantiewi* к факультативной гематофагии, то процесс видообразования *Y. pestis* во всех географических популяциях монгольского сурка с большой вероятностью начался приблизительно в одно время. Сходная реакция популяций на сходные условия среды и параллельное видообразование — естественное для природы явление. Географическая гетерогенность псевдотуберкулезного микроба, дрейф генов при проникновении немногочисленных псевдотуберкулезных клеток в холодную кровь спящих сурков и некоторые различия гостально-векторных условий определили, по нашим представлениям, формирование различий у геновариантов чумного микроба в трех разных географических популяциях монгольского сурка.

На МГ-филогенетических деревьях этот феномен проявился в виде трихотомии N07 или “Big Bang”. Экспансия географических форм чумного микроба (геновариантов 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1) проходила самостоятельными путями, на которых посредством межвидовых паразитарных контактов формировались “полевковые” (точнее полевковые и пищуховые) очаги. Возбудителей в этих очагах относят к единому кластеру 0.PE, но составляющие его геноварианты 0.PE2–0.PE10 не связаны непосредственным родством, не составляют генеалогическую линию (ветвь), т.е. применение ко всем этим геновариантам единой аббревиатуры 0.PE в ее генеалогическом понимании не вполне корректно (рис. 3).

### “ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ” ФИЛОГЕНИЯ *Y. PESTIS*

Как отмечено выше, вид *Y. pestis* является уникальным в семействе кишечных микробов и эволюционно молодым. МГ-методами надежно установлен его прямой предок — психрофильный возбудитель ДСЛ, распространенный в холодных районах Сибири, Дальнего Востока и Центральной Азии. Важно заметить, что возбудитель ДСЛ не отмечен в более теплых регионах — на Кавказе, Тянь-Шане, Тибете, с которыми в МГ-подходе связывают происхождение чумного микроба. Хорошо изучена природа позднего плейстоцена и голоцена этих районов, фауна, экология и биогеография мелких норových млекопитающих — хозяев чумного микроба и блох-переносчиков. Имеются полноценные сведения о внутри- и межпопуляционных и внутри- и межвидовых паразитарных контактах хозяев возбудителя чумы в природных очагах. Разработанная еще в середине прошлого века теория природной очаговости чумы содержит богатый фактологический материал о закономерностях распространения возбудителя чумы в мире и о механизмах его циркуляции в природе. Описаны в большей или меньшей мере геноварианты микроба из подавляющего числа природных очагов мира. Эволюционная молодость микроба чумы и отсутствие убедительных свидетельств вымирания “археологических” ветвей создают предпосылки для достаточно полной, в деталях, реконструкции его филогенеза. Накопленные к настоящему времени экологические, биогеоценотические, биогеографические, эпизоотологические, исторические данные составляют огромный информационный багаж, который нельзя игнорировать в познании истории чумы. Все это позволяет, параллельно с МГ-подходом, используя его достижения, воссоздать историю чумного микроба более простым способом, “вручную” по очевидным адаптивным признакам в соответствии с традиционным геккелевским эмпирико-интуитивным подходом (Лухтанов, 2010, 2013). При традиционном подходе нет необходимости привлекать МГ-концепцию внешней группы и выводить абстрактную



**Рис. 3.** Автономное формирование “полевковых” очагов чумы (0. PE) на маршрутах экспансии трех исходных геновариантов микроба 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1 из трех географических популяций монгольского сурка-тарбагана. 1 – 0. PE4x, 2 – 0. PE5u, 3 – 0. PE4a, 4 – 0. PE4q, 5 – 0. PE7, 6 – 0. PE4t, 7 – 0. PE4h, 8 – 0. PE2. В очагах 9 и 10, расположенных в Юннани в популяциях полевки *Eothenomys miletus*, циркулируют не “полевковые” (сурочки) геноварианты ветви 1.IN (Zhang et al., 2009; Wang et al., 2018; Shi et al., 2021).

анцестральную экологически не интерпретируемую форму чумного микроба MRCA: бесспорным предком возбудителя чумы является возбудитель ДСЛ из Центральной Азии, а тремя прямыми потомками возбудителя ДСЛ стали возбудители чумы из трех географических популяций монгольского сурка-тарбагана. Вполне очевидной представляется полярность признаков, которая задается направлениями маршрутов территориальной естественной и антропогенной экспансии (Сунцов, 2020). С позиции адаптациогенеза находит вполне правдоподобное биологическое объяснение возникновение политомии в популяциях монгольского сурка. Ручная пазл-методология состоит в тщательном подборе связанных признаков, когда каждый последующий шаг реконструкции предполагает подбор каждого нового признака в соответствии с филогенетическими презумпциями традиционной филогенетики (Расницын, 2002; Лухтанов, 2010, 2013). Результат реконструкции начального этапа формирования внутривидового разнообразия микроба чумы “ручным” способом представлен на рис. 4.

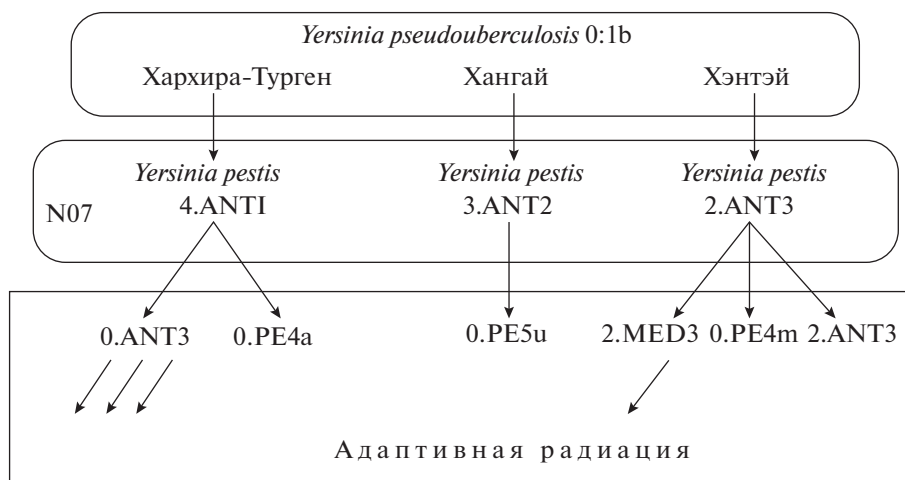
#### ПЕРСПЕКТИВЫ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНЕЗА *Y. PESTIS*

Итак, несоответствие филогений *Y. pestis*, построенных на основе молекулярного и экологического подходов, совершенно очевидно, в то время как история этого патогена однозначно инвариантна. Важно понять причину этого несоответствия.

Экологический подход к проблеме происхождения микроба чумы, проанализированный известным эволюционистом А.С. Северцовым (2007), не имеет очевидных изъянов с точки зрения положений синтетической теории эволюции и методологии экологических, зоолого-паразитологических и биогеографических исследований.

В МГ-подходе филогении выстраиваются на основе анализа молекулярных маркеров, т.е. фактически конструируются не филогенезы (история организмов, таксонов), а сегогенезы (история признаков, маркеров) (Павлинов, 2005, 2006; Лухтанов, 2010, 2013). По сути, создаются не деревья таксонов (реальные филогении), а деревья генов/маркеров, и эти деревья гипотетически синонимизируются с деревьями таксонов. В то же время известно, что сегогенезы не всегда могут полноценно отражать истинные филогенезы. В сомнительных случаях, подобных нашему объекту исследований с “взрывной” эволюцией, в филогенетическое исследование следует включать как можно больше самых разнообразных признаков/маркеров и использовать различные подходы и методологии. В случае рецентного видообразования и территориальной экспансии микроба чумы экологические (экстрасоматические) признаки, характеризующие взаимоотношения предкового и производного микробов со средами их обитания, представляются крайне полезными и высоко информативными.

Мейнстримная методология МГ-филогенетических построений в случае *Y. pestis*, похоже, не

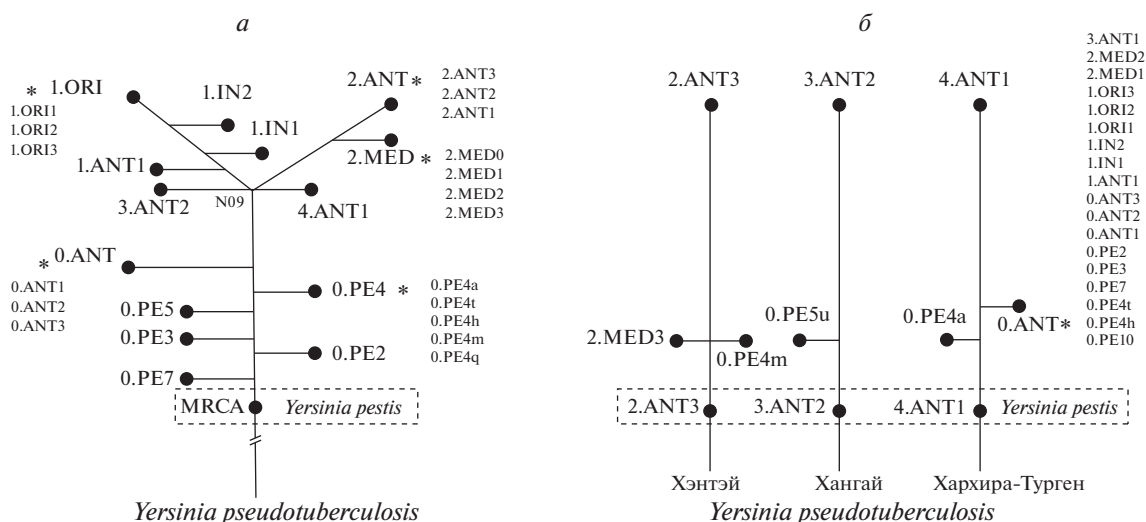


**Рис. 4.** Политомия (трихотомия) микроба *Y. pestis* (узел N07 или “Big Bang”), вызванная политопным (трилопным) видообразованием, и стартовый этап внутривидовой адаптивной радиации. Обозначения геновариантов даны по: Cui et al., 2013; Kuttyrev et al., 2018; Demeure et al., 2019.

срабатывает, так как не учитывает уникальность объекта исследований. Для реконструкции его истории заимствуются традиционные эволюционные модели (общие и частные) и универсальные МГ-методы, разработанные и применяемые для возбудителей широкого круга кишечных и иных инфекций. В то же время при выборе эволюционной модели анализируемых признаков и адекватных им методов для реконструкции филогенеза микроба чумы следует учитывать его эволюционную молодость, “квантовый”, макроэволюционный и политопный характер преобразования центральноазиатских клонов *Y. pseudotuberculosis* 0:1b в популяции *Y. pestis*, а также наличие региональных генетических особенностей псевдотуберкулезного предка, множественных параллелизмов и “бутылочных горлышек” в микроэволюционных процессах при адаптивной радиации производного чумного потомка (Сунцов, Сунцова, 2008; Сунцов, 2015, 2018а, 2020; Erpinger et al., 2007). Так, с эффектом бутылочного горлышка следует связывать утерю чумным микробом плазмид вирулентности при экспансии микроба из Центральной Азии – района видообразования – в Прибалхашье и на Кавказ.

Филогенетические схемы *Y. pestis*, построенные разными популярными МГ-методами с использованием IS, DFR, VNTR, CRISPR, SNP и других маркеров, являются вполне сопоставимыми (Vogler et al., 2016; Вагайская и др., 2019; Кисличкина и др., 2019), что придает уверенность в их адекватности реальным филогенетическим деревьям. Но полноценным результатом изучения филогении любого таксона является построение дерева, иллюстрирующего всеобъемлющий сценарий эволюции этого таксона с увязкой и при-

вязкой ко всей доступной биологической, палеонтологической, географической, биохимической, МГ и другой релевантной информации. В отношении возбудителя чумы создание такого дерева вполне реально. Его уникальное трилопное формирование как самостоятельного вида прошло в недалеком историческом прошлом, и среда обитания в значительной мере сохранила свои былые черты, поэтому при реконструкции филогенеза могут быть использованы не только МГ и фенотипические (биохимические) признаки микроба, но и экstrasоматические (экологические, биогеографические, зоолого-паразитологические, палео-климатические, исторические), характеризующие структуру и динамику среды обитания чумного микроба – паразитарные системы грызун/пищуха–блоха и цельные биогеоценозы, а также среды обитания его прямого предка – псевдотуберкулезного микроба 1-го серотипа. Разнообразие сред обитания псевдотуберкулезного и чумного микробов позволяет выявить и проследить их эволюционные тенденции. Использование характеристик среды обитания этих патогенов для реконструкции филогенеза *Y. pestis* стало возможным благодаря достижениям МГ. Ключевыми факторами для рождения нового взгляда на историю чумы были: а) открытие прямого предка чумного микроба (им оказался возбудитель ДСЛ; Skurnik et al., 2000) и б) выявление его эволюционной молодости (Achtman et al., 1999, 2004) (классическая теория природной очаговости чумы датировала происхождение возбудителя олигоценом-плиоценом; Кучерук, 1965; Ралль, 1965). То есть МГ-достижения позволили четко определить и характеризовать корень филогенетического дерева, а фактология классиче-



**Рис. 5.** Топология филогенетических деревьев *Y. pestis*: *a* — молекулярно-генетический подход, одна голофилетическая группа; *b* — экологический подход, три голофилетических группы. \* — диверсификация филогенетических ветвей, показаны только доминантные геноварианты. Ветвь 4.ANT, согласно экологической версии, стала основным источником генетического разнообразия микроба чумы в природных очагах Азии и в мире.

ской теории природной очаговости чумы указывает полярность МГ и других признаков, которая соответствует направлениям адаптивной радиации исходных геновариантов 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1 из географических популяций исходного хозяина. Понимание параллельной микроэволюции исходных геновариантов, в свою очередь, позволяет задать топологию филогенетического дерева *Y. pestis* с тремя самостоятельными голофилетическими группами, вместо одной при МГ-подходе. То есть трихотомия на филогенетическом дереве *Y. pestis*, по нашим представлениям, отражает перипатрический и политопный способ видообразования микроба чумы и парафилетическую структуру видообразования. Такая ситуация не является уникальной для чумного микроба, параллельные эволюционные процессы обычны в природе. Три исходные филогенетические формы чумного микроба 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1 в дальнейшем имели самостоятельные пути экспансии. В зонах симпатрии с популяциями новых норových хозяев-млекопитающих они порождали иррадирующие и параллельные филогенетические линии с множеством производных гостальных геновариантов (биовары ANT, MED, PE, IN, ORI), характеризующих конкретные местные природные очаги чумы Азии (рис. 5).

Экологический подход предписывает в некотором смысле обратное прочтение истории распространения микроба чумы в мире из района происхождения, нежели МГ-подход, т.е. имеет отличное видение отношений предок—потомок, древний—молодой, делеции—инсерции. Если в МГ-филогениях появление “более древнего” ге-

новарианта 0.ANT3 (0.ANT1?) предшествовало возникновению трихотомии (Riehm et al., 2012; Demeure et al., 2019; Sebbane et al., 2020), то “экологическая” филогения свидетельствует в пользу первичности трихотомии и линии 4.ANT, возникшей в популяциях монгольского сурка на западе Монголии и породившей более молодую линию 0.ANT, сформировавшуюся в процессе распространения микроба чумы из районов Монгольского и Горного Алтая на Тянь-Шань и Памир (Сунцов, 2020). То же можно сказать о геновариантах ветви 2.MED, в которой базовым и наиболее древним геновариантом считают кавказский 2.MED0 (Носов и др., 2016; Pisarenko et al., 2021). По экологической версии этот геновариант наиболее удален от района видообразования микроба чумы в Центральной Азии, что в соответствии с моделью территориальной экспансии по принципу “масляного пятна” позволяет считать его наиболее молодым. Таким образом, наличие трихотомии в популяциях монгольского сурка-тарбагана, обозначенной на МГ-филогенетических деревьях как узел N07 или “Big Bang”, находит вполне правдоподобное экологическое истолкование.

Что касается в целом проблемы происхождения чумы, то экологический сценарий свидетельствует в пользу представлений о наибольшей древности сурочьих геновариантов чумного микроба биовара Antiqua (ANT) и о гомоплазийном сходстве МГ-признаков полевковых геновариантов *Y. pestis*, но не об их непосредственном родстве и наличии единой древней генеалогической ветви 0.PE. Иными словами, реальной генеалогии-



ческой ветви полевковых подвидов 0.PE не существует, а кластер 0.PE не является филогенетической категорией (голофилетической группой) и не может характеризовать филогенетическое единство “полевковых” подвидов.

Принятая в МГ-подходе концепция абстрактных филогенетических ветвей 0, 1, 2, 3 и 4 с экологической точки зрения является мало содержательной. Абстрактная ветвь (ствол) 0 и ее источник MRCA охарактеризованы молекулярными признаками только статистически, экологически эта ветвь не интерпретируется, в то время как клон псевдотуберкулезного микроба преобразовался в исходные популяции микроба чумы, которые должны быть отнесены к определенным геновариантам с определенными свойствами. При этом предположения о возможном вымирании исходных геновариантов, составлявших ствол 0, не имеют какой-либо фактологической поддержки. Голоценовая история, биогеография и экология основных хозяев микроба чумы достаточно глубоко изучены. То же самое следует отнести к другим ветвям и субветвям.

Хотя филогенетические деревья при МГ и экологическом подходе в большой мере различаются, оба подхода преследуют одну цель – выяснение истории *Y. pestis*, которая инвариантна. Поэтому должно существовать консенсусное решение этого вопроса. Более богатое биологическое содержание экологического подхода и его наглядность позволяют принять экологический сценарий как нуль-гипотезу для будущего эколого-молекулярно-генетического синтеза в проблеме происхождения и эволюции возбудителя чумы. Имеющиеся в настоящее время молекулярные филогении и данные о средах обитания чумного и псевдотуберкулезного микробов позволяют реконструировать эволюционную историю чумного микроба совмещением методов традиционной (“ручной”) и компьютерной филогенетики и создать более наглядный, более достоверный, биологически насыщенный интегративный сценарий происхождения и адаптивной радиации возбудителя чумы. Некоторый опыт подобных филогенетических реконструкций накоплен в энтомологических исследованиях (Расницын, 2002).

Необходимо иметь четкое представление об уникальном травматическом способе массового заражения псевдотуберкулезом (ДСЛ) популяций сурка-тарбагана при биогеоценотических обстоятельствах, сложившихся в Центральной Азии в сартанское время на рубеже плейстоцена и голоцена. Видообразование чумного микроба произошло в гетеротермной, гетероиммунной, высоко стрессовой среде – популяциях гибернающих сурков-тарбаганов, температура тела которых и,

соответственно, активность иммунных ответов радикально и быстро, в течение 1–5 ч, меняется при регулярной смене физиологических состояний эутермия–торпор. Это предписывает разработку и применение для *Y. pestis* уникальной *ad hoc* модели эволюции признаков, предусматривающей “квантовое” (быстрое, но не сальтационное, а постепенное, популяционно-генетическое) преобразование переходной формы *Y. pseudotuberculosis/Y. pestis* в переходной гетеротермной и гетероиммунной среде. Также необходимо более детально изучить и внести в международную базу данных NCBI GenBank геномы псевдотуберкулезного и чумного микробов, прежде всего из популяций сурка-тарбагана, обитающего в Центральной Азии, в районе происхождения чумы. Это даст возможность более корректного выбора референс-штамма и адекватной, ближайшей к *Y. pestis*, внешней группы при МГ-филогенетических реконструкциях этого уникального инфекционного агента. В подавляющем большинстве МГ-работ по филогении *Y. pestis* в качестве референс-штамма используют CO92 (1.OR11), изолированный от больного человека и секвенированный в США, а в качестве внешней группы – *Y. pseudotuberculosis* 0:1b IP32953, изолированный от больного человека во Франции. Методологически надежнее референс-штамм и представителя внешней группы выбрать из Центральной Азии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балахонов С.В., Ярыгина М.Б., Гладких А.С., Миронова Л.В., Феранчук С.И. и др., 2019. Молекулярно-генетическая характеристика штаммов *Yersinia pestis*, выделенных на монгольской территории трансграничного Сайлюгемского природного очага чумы // Пробл. особо опасн. инф. № 3. С. 34–42.
- Банников А.Г., 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР. 670 с.
- Вагайская А.С., Трунякова А.С., Дентовская С.В., 2019. Внутривидовая дифференциация *Yersinia pestis*: от фенотипа к полногеномному секвенированию // Бактериология. Т. 4. № 2. С. 42–54.
- Ерошенко Г.А., Джапарова А.К., Оглодин Е.Г., Альхова Ж.В., Куклева Л.М. и др., 2020. Филогеография штаммов *Yersinia pestis* ветви 0.ANT, выделенных в Тянь-Шане и Памиро-Алае в XX–XXI веках // Пробл. особо опасн. инф. № 1. С. 76–84.
- Кисличкина А.А., Платонов М.Е., Вагайская А.С., Богун А.Г., Дентовская С.В., Анисимов А.П., 2019. Рациональная таксономия *Yersinia pestis* // Мол. генет., микробиол. вирусол. Т. 37. № 2. С. 76–82.
- Куклева Л.М., Одинокоев Г.Н., Шавина Н.Ю., Ерошенко Г.А., Кутырев В.В., 2013. Сравнительный анализ питательных потребностей штаммов *Yersinia pestis* основного и неосновных подвидов и генетические

- причины их ауксотрофности // Пробл. особо опасн. инф. № 2. С. 33–36.
- Куклева Л.М., Шавина Н.Ю., Одинокоев Г.Н., Оглодин Е.Г., Носов Н.Ю., 2015. Анализ разнообразия и определение геновариантов штаммов возбудителя чумы из очагов Монголии // Генетика. Т. 51. № 3. С. 298–305.
- Куклева Л.М., Джапарова А.К., Оглодин Е.Г., Нарышкина Е.А., Краснов Я.М. и др., 2021. Комплексная характеристика штаммов *Yersinia pestis*, выделенных в Сарыджазском и Верхненарынском высокогорных очагах в 2019–2020 гг. // Пробл. особо опасн. инф. № 2. С. 114–122.
- Кучерук В.В., 1965. Вопросы палеогенезиса природных очагов чумы в связи с историей фауны грызунов // Фауна и экология грызунов. Вып. 7. С. 5–86.
- Лухтанов В.А., 2010. От геккелевской филогенетики и генниговской кладистики к методу максимального правдоподобия: возможности и ограничения современных и традиционных подходов к реконструкции филогенезов // Энтومол. обозр. Т. 89. № 1. С. 133–149.
- Лухтанов В.А., 2013. Принципы реконструкции филогенезов: признаки, модели эволюции и методы филогенетического анализа // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. № 2. С. 39–52.
- Носов Н.Ю., Оглодин Е.Г., Краснов Я.М., Куклева Л.М., Шавина Н.Ю. и др., 2016. Филогенетический анализ штаммов *Yersinia pestis* средневекового биоценоза из природных очагов чумы Российской Федерации и сопредельных стран // Пробл. особо опасн. инф. № 2. С. 75–78.
- Павлинов И.Я., 2005. Введение в современную филогенетику. М.: КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я., 2006. На пути к филогенезу // Природа. № 4. С. 32–40.
- Ралль Ю.М., 1965. Природная очаговость и эпизоотология чумы. М.: Медицина. 363 с.
- Расницын А.П., 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтومол. о-ва. Т. 73. СПб. 107 с.
- Северцов А.С., 2007. Рецензия. В.В. Сунцов, Н.И. Сунцова. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы. М.: Изд-во КМК, 2006. 247 с. // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 3. С. 334–336.
- Симпсон Дж., 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит. 358 с.
- Сомов Г.П., Покровский В.И., Беседнова Н.Н., Антоненко Ф.Ф., 2001. Псевдотуберкулез. 2-е изд. М.: Медицина. 254 с.
- Сунцов В.В., 2015. Происхождение возбудителя чумы – микроба *Yersinia pestis*: концепция популяционно-генетической макроэволюции в переходной среде // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 4. С. 310–318.
- Сунцов В.В., 2017. Монгольский сурок-тарбаган (*Marmota sibirica*) как исходный хозяин микроба чумы *Yersinia pestis* // Байкальский зоол. журн. № 2 (21). С. 129–137.
- Сунцов В.В., 2018а. “Квантовое” видообразование микроба чумы *Yersinia pestis* в гетероиммунной среде – популяциях гибернарующих сурков-тарбаганов (*Marmota sibirica*) // Сиб. экол. журн. № 4. С. 379–394.
- Сунцов В.В., 2018б. Исключительная роль специфической блохи сурков *Oropsylla silantiewi* (Ceratophyllidae: Siphonaptera) в видообразовании микроба чумы – микроба *Yersinia pestis* // Паразитология. Т. 52. № 1. С. 3–18.
- Сунцов В.В., 2019. Происхождение чумы. Перспективы эколого-молекулярно-генетического синтеза // Вестн. РАН. Т. 89. № 3. С. 260–269.
- Сунцов В.В., 2020. Гостальный аспект территориальной экспансии микроба чумы *Yersinia pestis* из популяций монгольского сурка-тарбагана (*Marmota sibirica*) // Зоол. журн. Т. 99. № 11. С. 1307–1320.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М.: КМК. 247 с.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2008. Макро- и микроэволюция в проблеме происхождения и мировой экспансии возбудителя чумы *Yersinia pestis* // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 389–395.
- Трухачев А.Л., Лебедева С.А., 2007. Способы диагностики и дифференциации возбудителя чумы: внутривидовая дифференциация *Yersinia pestis* (часть II) // Мол. генет., микробиол., вирусол. № 1. С. 3–8.
- Achtman M., 2012. Insights from genomic comparisons of genetically monomorphic bacterial pathogens // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 367. P. 860–867.
- Achtman M., Zurth K., Morelli G., Torrea G., Guiry A., Carniel E., 1999. *Yersinia pestis*, the cause of plague, is a recently emerged clone of *Yersinia pseudotuberculosis* // PNAS. V. 96. № 24. P. 14043–14048.
- Achtman M., Morelli G., Zhu P., Wirth T., Diehl I., Kusecek B., et al., 2004. Microevolution and history of the plague bacillus, *Yersinia pestis* // PNAS. V. 101. № 51. P. 17837–17842.
- Brandler O., 2018. Molecular diversity and taxonomy in marmots // Proc. 7th Intern. Conf. on the Genus *Marmota* “Marmots of the old and new world”. Ulan Bator: Narud Design LLC. P. 97–104.
- Cui Y., Yu C., Yan Y., Li D., Li Y., et al., 2013. Historical variations in mutation rate in an epidemic pathogen, *Yersinia pestis* // PNAS. V. 110. № 2. P. 577–582.
- Demeure C.E., Dussurget O., Fiol G.M., Le Guern A.-S., Savin C., Pizarro-Cerda J., 2019. *Yersinia pestis* and plague: An updated view on evolution, virulence determinants, immune subversion, vaccination, and diagnostics // Genes Immun. V. 20. № 5. P. 357–370.
- Eppinger M., Rosovitz M.J., Fricke W.F., Rasko D.A., Kokorina G. et al., 2007. The complete genome sequence of *Yersinia pseudotuberculosis* IP31758, the causative agent

- of Far East scarlet-like fever // PLoS Genet. V. 3. № 8. P. 1508–1523.
- Eppinger M., Worsham P.L., Nikolich M.P., Riley D.R., Sebastian Y. et al., 2010. Genome sequence of the deep-rooted *Yersinia pestis* strain Angola reveals new insights into the evolution and pangenome of the plague bacterium // J. Bacteriol. V. 192. № 6. P. 1685–1699.
- Fukushima H., Gomyoda M., Hashimoto N., Takashima I., Shubin F.N. et al., 1998. Putative origin of *Yersinia pseudotuberculosis* in western and eastern countries. A comparison of restriction endonuclease analysis of virulence plasmids // Int. J. Med. Microbiol. V. 288. P. 93–102.
- Fukushima H., Matsuda Y., Seki R., Tsubokura M., Takeda N. et al., 2001. Geographical heterogeneity between Far Eastern and Western countries in prevalence of the virulence plasmid, the superantigen *Yersinia pseudotuberculosis*-derived mitogen, and the high-pathogenicity island among *Yersinia pseudotuberculosis* strains // J. Clin. Microbiol. V. 39. № 10. P. 3541–3547.
- Haensch S., Bianucci R., Signoli M., Rajerison M., Schultz M. et al., 2010. Distinct clones of *Yersinia pestis* caused the Black Death // PLoS Pathog. V. 6. № 10. Art. e1001134.
- Kutyrev V.V., Eroshenko G.A., Motin V.L., Nosov N.Y., Krasnov J.M. et al., 2018. Phylogeny and classification of *Yersinia pestis* through the lens of strains from the plague foci of Commonwealth of Independent States // Front. Microbiol. V. 9. Art. 1106.
- Li Y., Cui Y., Hauck Y., Platonov M.E., Dai E. et al., 2009. Genotyping and phylogenetic analysis of *Yersinia pestis* by MLVA: Insights into the worldwide expansion of Central Asia plague foci // PLoS One. V. 4. № 6. Art. e6000.
- McNally A., Thomson N.R., Reuter S., Wren B.W., 2016. ‘Add, stir and reduce’: *Yersinia* spp. as model bacteria for pathogen evolution // Nat. Rev. Microbiol. V. 14. № 3. P. 177–190.
- Morelli G., Song Y., Mazzoni C.J., Eppinger M., Roumagnac P. et al., 2010. *Yersinia pestis* genome sequencing identifies patterns of global phylogenetic diversity // Nat. Genet. V. 42. № 12. P. 1140–1143.
- Namouchia A., Guellila M., Kerstena O., Hänscha S., Ottonia C. et al., 2018. Integrative approach using *Yersinia pestis* genomes to revisit the historical landscape of plague during the Medieval Period // PNAS. V. 115. № 50. P. E11790–E11797.
- Octavia S., Lan R., 2014. The family Enterobacteriaceae // The Prokaryotes / Eds Rosenberg E., DeLong E.F., Lory S., Stackebrandt E., Thompson F. Berlin; Heidelberg: Springer. P. 225–286.
- Owen L.A., Richards B., Rhodes E.J., Cunningham W.D., Windley B.F. et al., 1998. Relict permafrost structures in the Gobi of Mongolia: age and significance // J. Quat. Sci. V. 13. № 6. P. 539–547.
- Pisarenko S.V., Evchenko A.Yu., Kovalev D.A., Evchenko Y.M., Bobrysheva O.V. et al., 2021. *Yersinia pestis* strains isolated in natural plague foci of Caucasus and Transcaucasia in the context of the global evolution of species // Genomics. V. 113. № 4. P. 1952–1961.
- Rascovan N., Sjogren K., Kristiansen K., Rasmussen N., Willerslev E. et al., 2019. Emergence and spread of basal lineages of *Yersinia pestis* during the Neolithic decline // Cell. V. 176. P. 295–305.
- Rasmussen S., Allentoft M.E., Nielsen K., Orlando L., Sikora M. et al., 2015. Early divergent strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 years ago // Cell. V. 163. P. 571–582.
- Riehm J.M., Vergnaud G., Kiefer D., Damdindorj T., Dashdavaa O. et al., 2012. *Yersinia pestis* lineages in Mongolia // PLoS One. V. 7. № 2. Art. e30624.
- Sebbane F., Uversky V.N., Anisimov A.P., 2020. *Yersinia pestis* plasminogen activator // Biomolecules. V. 10. № 11. Art. 1554.
- Shi L., Qin J., Zheng H., Guo Y., Zhang H. et al., 2021. New genotype of *Yersinia pestis* found in live rodents in Yunnan Province, China // Front. Microbiol. V. 12. Art. 628335.
- Skurnik M., Peippo A., Ervela E., 2000. Characterization of the O-antigen gene cluster of *Yersinia pseudotuberculosis* and the cryptic O-antigen gene cluster of *Yersinia pestis* shows that the plague bacillus is most closely related to and has evolved from *Y. pseudotuberculosis* serotype O:1b // Mol. Microbiol. V. 37. № 2. P. 316–330.
- Spyrou M.A., Tukhbatova R.I., Wang C.-C., Valtueña A.A., Lankapalli A.K. et al., 2018. Analysis of 3800-year-old *Yersinia pestis* genomes suggests Bronze Age origin for bubonic plague // Nat. Commun. V. 9. Art. 2234.
- Vogler A.J., Keim P., Wagner D.M., 2016. A review of methods for subtyping *Yersinia pestis*: From phenotypes to whole genome sequencing // Infect. Genet. Evol. V. 37. P. 21–36.
- Wang X., Zhou D., Qin L., Dai E., Zhang J. et al., 2006. Genomic comparison of *Yersinia pestis* and *Yersinia pseudotuberculosis* by combination of suppression subtractive hybridization and DNA microarray // Arch. Microbiol. V. 186. P. 151–159.
- Wang P., Shi L., Zhang F., Guo Y., Zhang Z. et al., 2018. Ten years of surveillance of the Yulong plague focus in China and the molecular typing and source tracing of the isolates // PLoS Negl. Trop. Dis. V. 12. № 3. Art. e0006352.
- Xu X., Cui Y., Xin Y., Yang X., Zhang Q. et al., 2018. Genetic diversity and spatial-temporal distribution of *Yersinia pestis* in Qinghai Plateau, China // PLoS Negl. Trop. Dis. V. 12. № 6. Art. e0006579.
- Zhang X., Hai R., Wei J., Cui Z., Zhang E. et al., 2009. MLVA distribution characteristics of *Yersinia pestis* in China and the correlation analysis // BMC Microbiol. V. 9. Art. 205.
- Zhang Y., Luo T., Yang C., Yue X., Guo R. et al., 2018. Phenotypic and molecular genetic characteristics of *Yersinia pestis* at an emerging natural plague focus, Junggar Basin, China // Am. J. Trop. Med. Hyg. V. 98. № 1. P. 231–237.
- Zhou D., Han Y., Song Y., Tong Z., Wang J. et al., 2004a. DNA microarray analysis of genome dynamics in *Yersinia pestis*: Insights into bacterial genome microevolution and niche adaptation // J. Bacteriol. V. 186. № 15. P. 5138–5146.
- Zhou D., Han Y., Song Y., Huang P., Yang R., 2004b. Comparative and evolutionary genomics of *Yersinia pestis* // Microbes Infect. V. 6. P. 1226–1234.

## **Polytopic speciation of the plague microbe *Yersinia pestis* as the cause of the trichotomy in the geographic populations of Mongolian marmot-tarbagan (*Marmota sibirica*)**

**V. V. Suntsov\***

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS  
Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia*

*\*e-mail: vvsuntsov@rambler.ru*

Modern phylogeny of the plague pathogen (*Yersinia pestis*), built on using molecular-genetic (MG) methods, postulates the emergence in the Middle Ages, between the first (6–8<sup>th</sup> century) and the second (14–18<sup>th</sup> century) pandemics, of a unique polytomy (trichotomy) – simultaneous “explosive” (“Big Bang”) formation in Central Asia in the populations of Mongolian marmot-tarbagan (*Marmota sibirica*) of three new phylogenetic lines of *Y. pestis* (genovariants 2.ANT3, 3.ANT2, and 4.ANT1), emanating from the basal hypothetical branch 0. These genovariants founded numerous natural plague foci in populations of Mongolian marmot during very short historical time, about  $1000 \pm 400$  y.a. The MG approach does not offer an adequate explanation of this declared questionable natural retro-phenomenon. As an alternative, environmental data show the formation of the specified polytomy in the process of the origin of polytopic genovariants 2.ANT3, 3.ANT2 and 4.ANT1 at the turn of the Pleistocene and the Holocene in the three geographical populations of the Mongolian marmot. Further adaptive radiation and microevolution of the genovariants followed separate paths and were accompanied by the parallel formation of numerous derivative genovariants, characterizing the modern natural plague foci in Asia. The dilemma of the emergence of polytomy on the phylogenetic tree of *Y. pestis* requires studying based on both approaches, MG and environmental.

НАУЧНЫЕ  
ДИСКУССИИ

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

**ЭВОЛЮЦИЯ ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИХ СТАТУСОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ. 1. ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ВЫМЕРШИХ И СОВРЕМЕННЫХ РЕПТИЛИЙ**

© 2021 г. В. А. Черлин\*

*Дагестанский государственный университет  
ул. Гаджиева, 43-а, Махачкала, Республика Дагестан, 367008 Россия*

\*E-mail: [cherlin51@mail.ru](mailto:cherlin51@mail.ru)

Поступила в редакцию 30.04.2021 г.

После доработки 30.08.2021 г.

Принята к публикации 01.09.2021 г.

В статье приводятся фактические и косвенные данные о температурах тела у многих групп вымерших и современных позвоночных животных. С начала развития синапсид уже у базовых “пеликозавров”<sup>1</sup> проявилась направленность на повышение температуры тела. В дальнейшем в кладах, приведших к млекопитающим, на уровне продвинутых терапсид — цинодонтов и дицинодонтов — появились высокая, более или менее постоянная температура тела и высокий уровень метаболизма. У диапсид, с появления и начала развития архозавров, уже была зафиксирована высокая температура тела, связанная иногда с эктотермией, а иногда с повышенным уровнем метаболизма. При этом у титанозавров, морских ящеров (ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров) и других групп повышение температуры тела было очевидно связано прежде всего с повышенным уровнем метаболизма. В процессе дальнейшего эволюционного развития практически во всех кладах динозавров были выявлены в большей или меньшей степени повышенные температуры тела от примерно 30 до 44°C у разных групп. Тенденция к повышению температуры тела также явно проявляется практически у всех современных рептилий.

DOI: 10.31857/S0044459621060038

Общий термобиологический статус какой-либо систематической или филетической группы животных — это ведущий тип отношений всех систем организма животных этой группы с температурой: получение тепла (термогенный статус), регуляция температуры тела (терморегуляционный статус), реакции на термальный фактор и адаптации к условиям внешней среды (поведение, термофизиология и термоэкология), морфофизиологическая организация, связанная с температурой. Этот общий тип термобиологической организации во многом определяет и координирует оперативные реакции и эволюционные направления развития.

<sup>1</sup> Пеликозавры сейчас считаются сборной группой и, строго говоря, не представляют собой целого таксона. Поэтому в специальной научной литературе это обозначение если и используется, заключается в кавычки. В нашем случае, поскольку мы не обсуждаем таксономическую принадлежность разных групп, этот термин удобен для применения и является вполне корректным. Но мы заключаем его в кавычки.

В настоящее время существует несколько вариантов оценки и описания термобиологического статуса разных групп животных: холоднокровные—теплокровные (Аристотель — IV в. до н. э.; Аристотель, 1937); эктотермные—эндотермные (Cowles, 1962); пойкилотермные—гомойотермные (Bligh, Johnson, 1973); брадиметаболические—тахиметаболические (Слоним, 1984). Но в свете последних исследований становится очевидным, что в попытках систематизировать знания по этой проблеме исследователи до сих пор не учитывают важнейших обстоятельств, свойств и характеристик, без осмысления которых описание и изучение этой сложнейшей проблемы становится неполным, далеким от реальности.

В задачи настоящего аналитического обзора входит выявление основных факторов и характеристик, позволяющих объективно отобразить суть термобиологических статусов у позвоночных животных, их классификация и описание их эволюционного развития.

## 1. ПРЕДПОСЫЛКИ ПРЕДПРИНЯТОГО АНАЛИЗА

### 1.1. Собственные исследования

За последние годы нам удалось описать несколько важных закономерностей и особенностей термобиологии рептилий:

а) описана закономерность, в соответствие с которой некоторые амфибии и практически все рептилии стремятся в течение части суток повысить и удерживать температуру тела выше 28–30°C (Черлин, 2014, и др.);

б) описан принцип стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных (Черлин, 1990, 2012, 2017, и др.); мы считаем этот принцип наиболее важным с точки зрения приспособления позвоночных животных к условиям жизни, он становится одной из важнейших движущих сил морфофизиологической эволюции у позвоночных (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б); здесь важно отметить, что принцип стабилизации наиболее ярко проявляется при сравнении не видов и родов, и тем более не представителей одного вида, а в ряду основных морфофизиологических типов: рыбы → амфибии → рептилии → эндотермы (т.е. птицы и млекопитающие), когда при переходе от одного морфофизиологического типа организации к другому в эволюции происходят серьезные ароморфные перестройки (Черлин, 2017);

в) описаны пути и механизмы адаптации рептилий к термальным условиям внешней среды; основная закономерность этого процесса заключается в том, что одними из важнейших его констант являются характеристики термального гомеостаза, а переменными, подстраивающими жизнедеятельность рептилий к внешним условиям и сохраняющими характеристики гомеостаза, являются в основном поведенческие терморегуляционные реакции и модификации пространственно-временной структуры активности (Черлин, 2015); это дало возможность оценить значение внутренних стабильных характеристик термального гомеостаза рептилий и других групп животных в процессе их взаимодействия с термальным фактором;

г) представлены схемы организации регуляции температуры тела в центральной нервной системе у рептилий и у других групп позвоночных животных (Черлин, 2014, и др.);

д) сформированы представления об организации общей системы связи жизнедеятельности и температурного фактора у разных животных (Черлин, 2014; Cherlin, 2015a, и др.).

### 1.2. Результаты изучения палеотемпературы тела у разных групп вымерших позвоночных животных

Существуют методики оценки уровня температур, определяемых по окаменелым останкам животных. Главный вариант такого анализа основан на том, что в карбонате ( $\text{CaCO}_3$ ), образующемся при окаменении тканей, частота связей между тяжелыми изотопами углерода  $^{13}\text{C}$  и кислорода  $^{18}\text{O}$  (и другими парами изотопов) зависит от температуры. Эта методика позволяет с достаточной степенью точности определять температуру тканей в момент их формирования (Urey, Greiff, 1935; Urey, 1948; Тейс, 1955; Тейс, Найдин, 1973; Ghosh et al., 2006, и др.). Основными тканями, исследованными в рамках интересующей нас проблемы, стали, например, окаменелости хорошо сохраняющейся эмали зубов динозавров. Изучив изотопный состав карбоната, входящего в состав биоапатита зубной эмали, можно определить температуру тех тканей динозавра, где шло формирование зубов (Eagle et al., 2010, и др.). По такому же принципу определяют и температуру других костных окаменелостей, окаменелой скорлупы яиц и т.п.

Конкретные данные о температурах тела разных групп вымерших животных приведены в статье далее.

### 1.3. Косвенные данные, связанные с термобиологическим статусом позвоночных животных

**1.3.1. Структура компактных костей.** Беннетт и Рубен (Bennett, Ruben, 1986) показали, что у эктотермов компактные кости в основном ламеллярно-зонального типа (lamellar-zonal), при котором компактная кость формируется в основном за счет отложения надкостницы; она многослойная, неплохо видны линии роста, в ней мало первичных остеонов и кровеносных сосудов, т.е. она плохо васкуляризирована (присутствует в основном у современных амфибий и рептилий). У эндотермов компактные кости в основном фиброламеллярного типа (fibro-lamellar), при котором в ткани много остеонов, формирующих вид тканевых волокон, и она хорошо васкуляризирована (присутствует в основном у птиц и млекопитающих; Ricqles, 1969a, 1972a, b; Bennett, Ruben, 1986). Превалирующий тип кости у животных, скорее всего, не прямо связан с уровнями метаболизма и внутренней теплопродукции, но является отражением ускоренного эмбрионального и ювенильного роста у эндотермов (Bennett, Ruben, 1986), т.е. может с определенной долей вероятности быть сопутствующей, “сигнальной” характере

ристикой высокого уровня метаболизма и внутренней теплопродукции.

**1.3.2. Наличие на туловище теплообменных радиаторов.** Расчеты показывают, что нагревание туловища исключительно с помощью больших теплообменных радиаторов различной структуры на спинах позвоночных для некрупных и средне-размерных животных вполне эффективно и допустимо (Bramwell, Fellgett, 1973), а для крупноразмерных животных — неэффективно и почти бессмысленно (Gould, 1998). Поэтому наличие на спинах у некрупных и среднеразмерных вымерших животных специальных по-разному морфологически организованных теплообменных парусов (например, у “пеликозавров”) говорит о том, что, скорее всего, им необходимо было ускорение нагревания тела и поддержание его высокой температуры. Наличие подобных образований у средне- и особенно у крупноразмерных животных (спинозавров, стегозавров, трицератопсов) говорит, видимо, об их достаточно высоком уровне метаболизма и теплопродукции, и эти паруса предназначены для рассеивания избытков произведенного организмом тепла во избежание перегрева тела (Barrick et al., 1998).

Однако терморегуляционное назначение таких парусов у “пеликозавров” неоднократно обсуждалось и подвергалось сомнениям. Изучая на палеонтологическом материале форму, внутреннюю анатомическую структуру костей позвоночника, предполагаемые скорости роста отдельных их частей, возможное расположение в них и на них нервов и кровеносных сосудов, некоторые авторы делают вывод, в частности, о том, что система кровоснабжения этих парусов у “пеликозавров” недостаточно развита, чтобы они выполняли терморегуляционную функцию (Huttenlocker et al., 2011; Shelton, 2015; Shelton, Sander, 2017; Agliano et al., 2020, и др.). Предполагается, что основная функция этих образований — демонстративная, имеющая значение в социальных, сексуальных, внутривидовых и межвидовых контактах.

С этими возражениями можно было бы согласиться, если бы не ряд обстоятельств.

Трудно (да и просто бесполезно) спорить с результатами палеоанатомических исследований. Но, как отмечают и сами авторы этих исследований, в части оценки наличия мощных кровеносных сосудов в отдельных частях позвоночника их выводы пока не могут быть однозначно подтверждены и интерпретированы. Кроме того, ламеллярно-зональный и фибро-ламеллярный типы костей далеко не всегда четко соответствуют холодно- и теплокровным животным. Так что де-

лать категоричные выводы, опираясь на эти исследования, опасно.

Но самое главное, на наш взгляд, заключается в том, что при рассмотрении вопроса о возможном значении парусов в терморегуляции необходимо учитывать несколько важных дополнительных обстоятельств.

Значение кожи в терморегуляции не просто механическое, статическое. У современных рептилий известно свойство накопления крови в участках кожи, подвергающихся нагреванию солнцем, после чего этот объем нагретой крови шунтируется внутрь организма, а его место занимает более холодная кровь изнутри организма. Это многократно повторяется и значительно ускоряет нагревание тела в целом. Эти динамические физиологические реакции очень эффективны (Heath, 1964; Morgareidge, White, 1969; Georges, 1979; Hochscheid et al., 2002).

Такие динамические реакции не требуют дополнительных анатомических изменений в кровеносной системе кожи или других органов, но значительно усиливают их терморегуляционную функцию. В случае же, когда динамические реакции невозможны (например, костные пластины на спинах у стегозавров), сама кость оказывается рыхлой и сильно васкуляризированной (Farlow et al., 2010; Hayashi et al., 2012, и др.).

Демонстративные функции различных образований на туловище животных чаще всего связаны с цветовыми знаками или с их подвижностью — птицы и рептилии обычно используют их в поведенческих актах: трясут, раскрывают и сворачивают, растягивают и сжимают и т.п. Все паруса и костные выросты у древних рептилий были совершенно неподвижными.

Большие парусные выросты сами по себе ограничивают подвижность животных, делают их более заметными и уязвимыми для огромного количества хищников, мешают им скрываться от них в зарослях и пользоваться любыми убежищами и т.п. То есть они создают для этих животных множество неудобств и опасностей. Это значит, что эти образования должны были иметь для них такое огромное значение, которое должно было перекрывать все эти неудобства. Думается, необходимость повышения температуры тела — одна из тех ключевых причин, которая в своем значении перевесит все опасности.

Эти и другие обстоятельства все-таки возвращают нас к большой вероятности именно терморегуляционного значения парусов у “пеликозавров” и других древних рептилий. Тем более что ни

один из приведенных доводов против не отвергает категорически эту возможность.

**1.3.3. Размеры тела.** Гигантизм (титанозавры и др.) больше всего подходит для динозавров со средним уровнем метаболизма. В данной статье нам придется неоднократно говорить о рептилиях (современных и, главное, древних) с низким, средним и высоким уровнем метаболизма (в частности, термометаболизма, повышающего эндогенным путем температуру тела). Но о конкретных уровнях метаболизма, характерных для вымерших групп рептилий разных размеров, можно судить только по косвенным данным, отталкиваясь от данных по современным рептилиям и теплокровным животным. При недостаточной развитости систем физиологической терморегуляции, т.е. при невозможности оперативно и четко регулировать уровень метаболизма (особенно термометаболизма), что явно было присуще древним рептилиям, у животных с разными размерами складываются весьма различные ситуации. При низком уровне метаболизма, т.е. в случае, когда для нагревания тела им приходится пользоваться внешними источниками тепла, более всего подходят мелкие и средне-мелкие размеры тела, чтобы тепловая инерция была низкой и можно было оперативно использовать солнечное излучение для изменения и регулирования температуры тела. При высоком уровне метаболизма и термометаболизма большие размеры животных (и, соответственно, большая термальная инерция и меньшая относительная поверхность тела) могут привести к опасному для жизни перегреву, или им потребуются специальные механизмы для рассеивания избытков тепла (например, теплообменные радиаторы на спине). Мелкие и средне-мелкие размеры для таких животных подходят более всего. При среднем уровне метаболизма и термометаболизма опасность перегрева уменьшается, а стремление сократить теплопотери, чтобы более экономно расходовать энергетически дорого достаемое тепло, может способствовать увеличению размеров тела.

В дальнейшем тексте о возможных конкретных уровнях метаболизма будет сказано отдельно.

**1.3.4. Инсуляция.** Инсуляция — мех и перья, толстый слой подкожного жира — говорят, скорее всего, о высоком уровне метаболизма и термогенеза у мелких и некрупных животных (птицеподобных динозавров, териодонтов и др.), приближающихся к настоящим теплокровным птицам и млекопитающим. Функциональное значение этих признаков — недопущение или уменьшение потери тяжело достаемого тепла.

Скорее всего, в дальнейших исследованиях данной проблемы появятся и новые сведения, позволяющие усовершенствовать наши представления о термобиологическом статусе современных и вымерших позвоночных животных.

## 2. ПРЯМЫЕ И КОСВЕННЫЕ ДАННЫЕ О ТЕМПЕРАТУРАХ ТЕЛА У ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП ВЫМЕРШИХ И СОВРЕМЕННЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

### 2.1. Синапсиды

“Пеликозавры” обладали типичной ламеллярно-зональной костью (Enlow, Brown, 1956, 1957, 1958; Peabody, 1961; Enlow, 1969; Ricqlès, 1974, 1978a). В диафизах их длинных костей видны кольца роста, и они плохо васкуляризированы. Это с большой долей вероятности говорит об их холоднокровном статусе.

Но параллельно с “пеликозаврами”, обладавшими большими спинными парусами, в это же время (примерно 270 млн лет назад) на Земле жили и другие представители “пеликозавров” — котилоринхи (*Cotylorhynchus*). Они не имели спинных парусов, были длиной 1–6 м и весом самых крупных видов до 2 т, обладали немного уплощенным бочкообразным телом, длинным хвостом, короткими сильными ногами с большими когтями. Об их термобиологическом статусе доподлинно ничего не известно. Но предположения на этот счет можно высказать.

Если допустить, что котилоринхи были типичными эктотермами, то их массивное тело, его термальная инерционность вряд ли могли способствовать эффективной регуляции температуры тела поведенческими приемами: нагревать этот двухтонный “бочонок” явно малоподвижного животного с помощью солнечного излучения, поддерживать поведенческими способами его температуру и т.п.

Если же предположить, что эти животные были в основном эндотермными, т.е. что у них был высокий уровень аэробного метаболизма и теплопродукции, то ситуация выглядит более логичной. Увеличение размеров (не до гигантской, но до средне-крупной размерной категории) помогало за счет большой массы и тепловой инерции сохранять температуру тела на достаточно высоком и более или менее постоянном уровне. Кроме того, для энергетического обеспечения эндотермности котилоринхи должны были потреблять, переваривать и усваивать много пищи. Этому, видимо, способствовали хорошо развитые, объемные органы пищеварения, заполнившие их туловище и придавшие ему бочкообразную форму, как, на-



пример, у жвачных парнокопытных млекопитающих.

У котилоринхов отмечено наличие диафрагмы. Правда, она слабее, чем у развитых млекопитающих, и для нормальной работы ей нужна была поддержка других групп мышц (Lambertz et al., 2016). Однако наличие диафрагмы помогает значительно улучшить вентиляцию легких, а это — эволюционный шаг в сторону млекопитающих.

Так что, скорее всего, котилоринхи были теплокровными и имели высокую температуру тела.

Многие ученые изучали строение костей у терапсид и ранних синапсид, не связанных с терапсидами (Enlow, Brown, 1956, 1957, 1958; Ricqlès, 1969b, 1972c, 1974, 1976, 1978a, b, 1979; Bennett, Ruben, 1986; Botha, Chinsamy, 2001, 2004; Botha, 2003; Ray et al., 2004; Huttenlocker et al., 2010; Shelton et al., 2012; Olivier et al., 2017; Shelton, Sander, 2017, и др.). Исследования показали, что у некоторых групп терапсид имеются фибро-ламеллярные, хорошо васкуляризированные кости, что говорит о наличии у них повышенной метаболической активности.

Возраст появления меха и волос в результате последних находок сдвинулся с ~165 млн лет у *Castorocauda* и *Megaconus* (Ji et al., 2006; Zhou et al., 2013) до ~462–240 млн лет назад у *Prozostrodon* (Benoit et al., 2016).

Кроме того, в черепе цинодонтов *Dvinia* носовая полость делилась на этмоидную и максиллярную турбиналии, что наблюдается только у теплокровных птиц и млекопитающих, поскольку связано это с нагреванием вдыхаемого воздуха. Таким образом, имеются серьезные основания полагать, что теплокровность появилась уже на уровне пермских цинодонтов (Важнейшие результаты..., 2013).

Рей с соавторами (Rey et al., 2017) посредством химического изотопного анализа определяли палеотемпературу в окаменелых костях и зубах. Анализ показал, что 1) некоторые роды терапсид могут считаться экзотермическими, но представители двух триасовых клад терапсид (*Lystrosauridae* + *Kannemeyeriiformes* и *Eucynodontia*) имели эндотермоподобную терморегуляцию; 2) по крайней мере продвинутые териодонты — цинодонты и дицинодонты (из известных и исследованных групп терапсид) — могли обладать высокой скоростью метаболизма и быть эндотермными (Rey et al., 2017).

Однако если эти терапсиды были эндотермными, то температура их тела могла быть относительно низкой, как у однопроходных млекопитающих — около 30–32°C (Dawson, 1973; Crompton

et al., 1978; Dawson, Grant, 1980; Eisenberg, 1980), но могла и подниматься до уровня плацентарных млекопитающих. Венцом этого направления развития стали истинно эндотермные плацентарные млекопитающие со всеми характерными для них свойствами.

Приведенные данные об эволюции синапсид дают возможность предполагать, что важнейшее физиологическое свойство всех этих животных, видимо, заключалось в необходимости по крайней мере периодически повышать температуру тела примерно до 30°C или выше.

## 2.2. Диансиды

### 2.2.1. Базовые архозавры и архозавроморфы.

Одними из ранних базовых архозавров были сухопутные ктенозаурисциды с теплообменными парусами на спине. Эти паруса существенно меньше, чем у “пеликозавров”. Они явно недостаточны по размеру, чтобы нагревать их тело с помощью солнечной радиации, но вполне успешно могли выполнять другую функцию — помогать рассеиванию избытков тепла, произведенного организмами с признаками эндотермии.

У юрских водных крокодилморфов (архозавроморфов) были повышенные температуры тела. Так, у телеозаврид (*Teleosauridae*), похожих на современных гавиалов, температуры тела были 27–31°C, а у водных метриоринхов (*Metriorhynchidae*), напоминавших крокодилов без остеодерм и лап, вместо которых имелись ласты, а на конце хвоста — плавник, температуры тела были 29–37°C (Séon et al., 2020).

У примитивного архозавра азендозавра *Azendohsaurus laaroussii*, имевшего длину 2–3 м, была высокая скорость метаболизма в покое. Это свойство было первичным состоянием для клады *Pro-lacerta*–*Archosauriformes*, и оно было приобретено последним общим предком клады *Azendohsaurus*–*Archosauriformes*, а *Crocodylia* стали вторично экзотермными животными (Cubo, Jalil, 2019).

Все эти данные, касающиеся базовых архозавров и архозавроморфов, свидетельствуют о том, что уже в самом начале своего эволюционного развития архозавры имели отчетливые признаки эндотермной физиологии, и у них присутствовали повышенный аэробный метаболизм и эндогенный термогенез.

**2.2.2. Ящеротазовые динозавры.** Изучение изотопного состава яичной скорлупы троодона *Troodon* — небольшого, стройного, двуногого ящеротазового динозавра 2–2.4 м в длину, около 1 м в высоту, весом до 50 кг — показало, что яйца

формировались у них при температуре тела примерно 38°C (Vi et al., 2020). Это высокая температура тела, сходная с температурами многих современных птиц. У овирапторид, которые достигали 2 м в длину и весили около 40–50 кг, температура тела была около 32°C (Eagle et al., 2015).

У многих ящеротазовых титанозавров температуры тела также оказались достаточно высокими. Так, у брахиозавра *Brachiosaurus brancai*, длиной 18–21 м и весом 30–38 т, зафиксирована температура тела 38.2°C, у диплодока *Diplodocinae*, длиной 30–35 м и весом от 20–50 до 80 т, температура тела оказалась 33.6°C, а у камаразавра *Camarasaurus* до 23 м длины и 47 т веса – 32.4–36.9°C по разным особям (Eagle et al., 2011).

Температура тела тираннозавров *Tyrannosaurus rex*, длиной до 13 м и весом до 9.5 т, также оказалась немного больше 30°C (Barrick, Showers, 1994, 1999). При этом температуры позвоночника и берцовой кости у них отличались не более чем на 4–5°C. По мнению исследователей, небольшая разница в температуре туловища и конечностей говорит о том, что тираннозавр поддерживал постоянную внутреннюю температуру тела, т.е. был гомойотермным, и что его уровень метаболизма был средним между метаболизмами холоднокровных рептилий и теплокровных млекопитающих (Barrick, Showers, 1994, 1999). Тем не менее некоторые исследователи считают, что тираннозавр был пойкилотермным, хотя и с высокой температурой тела (Millard, 1995).

**2.2.3. Птицетазовые динозавры.** Яичная скорлупа птицетазовых утконосых динозавров майазавров *Maiasaura* из разных географических точек имела температуру 36–44°C (Vi et al., 2020). Майазавр – птицетазовый динозавр длиной около 9 м, высотой 2–3 м и весом около 4 т. Уровень его температуры еще ближе к температурам эндотермных животных, чем у овирапторов.

Стоит также упомянуть об имеющихся данных о том, что у одного из птицетазовых динозавров в грудной клетке обнаружилось окаменевшее образование, в котором некоторые авторы опознали четырехкамерное сердце, характерное для эндотермных птиц и млекопитающих, но не все ученые этот вывод признают (Fisher et al., 2000; Rowe, McBride, 2001, и др.).

Динозавры часто имели средние и крупные размеры, порой – очень крупные. В связи с этим, как мы указывали ранее, повышать температуру тела посредством дополнительных теплообменных радиаторов на теле с помощью солнечной радиации для них было неэффективно и нецелесообразно (Gould, 1998). По всей видимости, прин-

ципы организации термобиологической сферы у динозавров сводились к тому, чтобы в большей степени эндогенным путем поднимать и поддерживать высокую температуру тела.

**2.2.4. Птерозавры.** Летающие ящеры птерозавры имели размах крыльев от 25 см до иногда 13 м. Они обладали машущим и парящим полетом, благодаря очень сильным мышцам крыльев, которые использовались ими и для полета, и для передвижения на четырех конечностях по земле (Witton, 2013).

У птерозавров на коже были волосоподобные нити – пикнофибры, похожие либо на шерсть млекопитающих (Kellner et al., 2009), либо, и даже более, на пуховые перья птиц (Witton, 2013). Это обстоятельство наталкивает на мысль о том, что у них, скорее всего, была относительно высокая и постоянная температура тела, которую им нужно было поддерживать, т.е. внутренний контроль интенсивности обменных процессов, как у современных птиц и млекопитающих. Похоже, что они действительно могли быть теплокровными животными. На возможную теплокровность указывает и обильное кровоснабжение костей, подобное тому, что наблюдается у теплокровных птиц и млекопитающих (Bouver, 1977; Steel, 2008, и др.).

**2.2.5. Морские ящеры.** Ихтиозавры и плезиозавры имели температуры тела ~33–40°C (Billon-Bruyat et al., 2005; Motani, 2010, и др.), а морские лепидозавры мозазавры – ~35–39°C (Bernard et al., 2010; Harrell et al., 2016, и др.).

### 2.3. Анапсиды

Об эволюционной термобиологии анапсид, к которым из современных групп рептилий относятся только черепахи, практически ничего не известно. Термобиология черепах тоже изучена крайне недостаточно. На наш взгляд, проблема заключается в том, что исследователи изучают и описывают их термобиологию в рамках той же схемы, что и термобиологию современных чешуйчатых – ящериц и змей. Но по имеющимся немногочисленным данным создается впечатление, что организация термобиологической сферы у лепидозавров и анапсид может быть различна, причем различаться они могут достаточно сильно (Черлин, 2014). Для получения дополнительной информации требуется большой объем научных исследований.

### 2.4. Некоторые дополнительные рассуждения

Некоторые древние рептилиеподобные ящеры из синапсид и диапсидные рептилии имели на ту-

ловищах образования в виде парусов, представляющих собой ряд сильно удлиненных остистых отростков спинных позвонков с натянутой на них кожей, и другие увеличивающие площадь поверхности тела “конструкции”. Среди синапсид такими парусами обладали, например, “пеликозавры” – эдафозавры, диметродоны, ктеноспондилы и др. Среди диапсид паруса имелись у ктенозаурицид и спинозавров, а на спинах стегозавров располагались выросты из обильно снабженной большим количеством тонких сосудов костной ткани (Hayashi et al., 2012). Были динозавры и с другими увеличивающими площадь поверхности тела образованиями – например, большой костный воротник и “рога” у трицератопсов.

Ромер (Romer, 1948) первым предположил, что паруса на спинах у “пеликозавров” могли быть предназначены именно для терморегуляции. Брамвелл и Феллгетт (Bramwell, Fellgett, 1973) определили, что если 250-килограммовый диметродон *Dimetrodon grandis*, имеющий, по их расчетам, примерную площадь боковой проекции тела 1.88 м<sup>2</sup>, из которых 1.15 м<sup>2</sup> приходится на парус, расположится перпендикулярно солнечным лучам, то он разогревался бы с 26 до 32°C без паруса за 205 мин, а с парусом за 80 мин.

Все “пеликозавры” были относительно некрупными животными, длиной от 1 до 6.5 м. Нагревание на солнце их тел действительно могло ускоряться за счет увеличения площади нагрева. Таким приемом пользуются и современные мелкие пресмыкающиеся – гадюковые змеи и агамовые ящерицы “расплющивают” тело в дорсо-вентральном направлении и располагают его перпендикулярно солнечным лучам (Черлин, 2014).

Многие крупные по современным меркам ящерицы (например, вараны, вплоть до самых больших из современных – *Varanus komodoensis*, размеры которых сходны с “пеликозаврами”, и более мелких видов – *V. griseus*) имеют температуру тела в природе примерно в диапазоне 34–38°C (Целлариус и др., 1991; Harlow et al., 2010, и др.) и вполне благополучно живут и процветают без каких-либо дополнительных морфологических структур, ускоряющих нагревание. По нашему мнению, однозначная “нагревательная” причина появления и развития “теплообменных радиаторов” у “пеликозавров” и древних рептилий (пока мы говорим только о животных мелких и средних размеров) может вызывать некоторые сомнения и, по крайней мере, не исчерпывает их возможных функций. Не исключено, что в определенных ситуациях их функции могли быть различными: в прохладных условиях эти радиаторы

могли использоваться в качестве дополнительных источников внешнего тепла, а в жарких – служить инструментом отдачи избыточного тепла, полученного при слабо контролируемом высоком уровне термогенеза.

Итак, теоретически возможно использование теплообменных спинных парусов для нагревания тела от солнечных лучей у таких относительно некрупных эктотермных животных, как “пеликозавры”. А как могут обстоять дела у крупных животных?

По расчетам ряда исследователей (Gould, 1998, и др.), у динозавров весом около 10 т для повышения температуры тела всего на 1°C (!) при нагревании преимущественно за счет инсоляции с помощью парусных образований на спине потребовалось бы 86 ч непрерывного пребывания на солнцепеке. А некоторые спинозавры, например, достигали 17 м в длину и веса около 13.5 т. Поэтому регулярно нагреваться с помощью паруса до температуры, на 10–15°C превышающей температуру воздуха, такому крупному животному в реальной климатической обстановке, при 24-часовой продолжительности суток и капризах погоды, было бы практически невозможно.

Следовательно, использование паруса на спине в качестве дополнительного источника нагрева с помощью инсоляции у эктотермных животных средне-крупных и крупных размеров на деле недостаточно эффективно и маловероятно, а у животных средне-мелких и мелких размеров – функционально оправдано и теоретически возможно.

На наш взгляд, очень эффективно спинные паруса могут выполнять функцию отдачи, рассеивания избытков тепла, произведенного животным внутри организма (Черлин, 2017, 2021a, и др.). Это не уникальная ситуация – таким приемом, т.е. увеличением площади тела, способной эффективно отдавать тепло, пользуются многие животные: псовые высовывают язык; у казуара на голове имеется гребень, который при повышении окружающей температуры сильно нагревается и рассеивает тепло (Eastick et al., 2019); такую же функцию несет и большой клюв тукана (Ven et al., 2016), и т.п. (Черлин, 2021a). Есть данные о том, что костные выросты у растительноядного трицератопса (*Triceratops*, из птицетазовых динозавров) играли существенную роль в терморегуляции, особенно в регуляции температуры мозга, а через костяной “воротник” шел очень существенный тепловой поток (Barrick et al., 1998).

Анализ имеющихся в литературе материалов приводит к заключению, что многие древние

крупные рептилиеподобные ящеры и динозавры, на туловищах которых имелись специальные образования, увеличивающие площадь поверхности (спинные паруса у ящеротазовых спинозавров, костные выросты из губчатой, сильно васкуляризированной кости на спинах птицетазовых стегозавров и др.), могли обладать повышенным метаболизмом, интенсивной эндогенной, несократительной теплопродукцией и высокой температурой тела. Однако в случае некрупных “пеликозавров” можно предполагать также и то, что они использовали паруса двояко: при необходимости или нагревать с их помощью тело, или рассеивать избытки произведенного внутри тела тепла (Черлин, 2021а).

Наличие теплообменных парусов у “пеликозавров” может говорить и еще об одном важном обстоятельстве. Вне зависимости от того, было ли основной функцией их парусов нагревание тела посредством теплового солнечного излучения или рассеивание избыточного внутреннего тепла, само наличие таких парусов автоматически означает, что данным животным (т.е. уже “пеликозаврам”) было необходимо тем или иным способом повышать температуру своего тела до достаточно высокого уровня и поддерживать ее на этом уровне. Другими словами, в базисных свойствах группы, эволюционное развитие которой привело в дальнейшем к появлению высших эндотермных животных — млекопитающих, лежала необходимость иметь постоянно высокую температуру тела. И именно это явилось канализирующей силой в развитии всей клады (Черлин, 2021а, б).

### 2.5. Современные рептилии

У современных рептилий отмечаются оба вида эндогенного термогенеза — сократительный и несократительный.

Способность повышать температуру тела за счет **сократительного** термогенеза отмечена в разных ситуациях у рептилий в основном средних и крупных размеров — игуан, варанов, черепах и крокодилов (Benedict, 1932; Galvao et al., 1965; Hutchison et al., 1966; Brattstrom, Collins, 1972; Fair et al., 1972; Cloudsley-Thompson, 1974; Johnson, 1974; Dutton, Fitzpatrick, 1975; Smith, 1975; Sapsford, Hughes, 1978; Bartholomew, 1982; Standora et al., 1982; Орлов, 1986; Seebacher et al., 1999; Burness et al., 2001; Legendre, Davesne, 2020). Так, у кожистой морской черепахи *Dermochelys coriacea*, самой большой из современных видов черепах, весом до 700 кг (Paladino et al., 1990), была описана гомеотермия: она способна поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне — около 25°C

(Greer et al., 1973), что на 18°C выше, чем температура окружающей холодной воды, — даже во время глубоких погружений и активного плавания в холодной воде или в приполярных водах при температуре воды меньше 5°C (Bostrom et al., 2010; Kohler et al., 2012). Эта терморегуляция обеспечивается очень толстым изолирующим слоем субэпидермально васкуляризированной жировой ткани, аналогичной жировой ткани китообразных и ластоногих (Davenport et al., 2009). Кроме того, в переднем и заднем плавниках имеются противоточные теплообменники (Greer et al., 1973), которые обеспечивают активную терморегуляцию через контролируемое рассеивание тепла в зависимости от температуры окружающей воды (Bostrom et al., 2010) и функционируют как локальный способ возвращать тепло, выделяемое при мышечном термогенезе внутри конечности, и предотвращать гипертермию в остальной части тела (Davenport et al., 2015).

Наличие эндогенной теплопродукции, большого размера туловища и высокой инсуляции у кожистой морской черепахи объясняют причины своеобразного типа гомеотермии кожистых черепах (гигантотермии), которая делает возможным сохранение тепла в организме, не требуя высокой скорости метаболизма (Paladino et al., 1990). Гигантотермия впоследствии была описана как терморегуляторный механизм у крупных динозавров (Benton, 1979; Sup, Shine, 1988; Paladino et al., 1990; Chinsamy-Turan, 2005; Snow et al., 2010; Burton et al., 2011; Sander et al., 2011; Brashears, DeNardo, 2013; Seymour, 2013).

В разных ситуациях описаны также и случаи отчетливо проявляющегося, хотя не слишком эффективного, но тем не менее **несократительного** термогенеза у разных видов ящериц, змей и черепах (Engbretson, Livezey, 1972; Tattersall et al., 2004, 2016; Tattersall, 2016, и др.).

Широко известны проявления у рептилий *поведенческой терморегуляции* (Черлин, 2014, и др.). Суть ее заключается в том, чтобы с помощью внешних источников тепла реализовывать физиологически необходимый суточный режим температуры тела и в течение некоторого времени поддерживать достаточно высокую температуру.

Таким образом, с одной стороны, температура тела современных рептилий очень сильно зависит от температурных условий внешней среды, и у них нет возможностей эффективно менять ее с помощью эндогенных механизмов. С другой стороны, рептилии с помощью поведенческих реакций, благодаря внешним источникам тепла, поддерживают в течение некоторого времени необ-

ходимый уровень высокой температуры тела и ее суточную динамику.

А что касается крокодилов, существует вполне обоснованное предположение о том, что современные крокодилы – вторично эктотермные животные, которые произошли от эндотермных предков (Seymour et al., 2004; Cubo, Jalil, 2019, и др.).

\*\*\*

Мы согласны с выводами ряда исследователей, которые на основе экспериментальных и других данных утверждают, что развитие эндотермии птиц и млекопитающих начиналось с усиления метаболизма покоя (Bennett et al., 2000, и др.), и что теплокровность птиц зародилась у ящеротазовых динозавров (Seebacher, 2003; Amiot et al., 2006; Grady et al., 2014) или даже раньше – у первоначальных архозавров (Farmer, Carrier, 2000; Ricqlès et al., 2003; Seymour et al., 2004; Summers, 2005; Gower et al., 2014; Legendre et al., 2016). Мы считаем, что возрастание температуры тела не было безусловно связано с усилением интенсивности метаболизма покоя, но, скорее всего, было одной из важнейших причин этого усиления (Черлин, 2012, 2017, 2021а, и др.).

В результате все материалы, приведенные в данной статье, свидетельствуют в пользу нашей гипотезы о том, что двумя ключевыми ароморфозами при развитии основных ветвей в эволюции синапсидных и диапсидных позвоночных животных явились: а) необходимость и направленность периодического или постоянного повышения и стабилизации температуры тела до примерно 30°C и выше, организованные системой регуляции температуры тела; б) а вслед и в связи с этим – реальное повышение температуры тела, уровня базального метаболизма и эндогенной теплопродукции. Мы считаем, что именно это повлекло за собой все дальнейшее их канализированное морфофизиологическое эволюционное развитие, приведшее к появлению современных “потенциально теплокровных” рептилий (Рюмин, 1939, 1940), эндотермных птиц и млекопитающих (Черлин, 2012, 2017, 2021а; Cherlin, 2015b).

По нашему представлению, важнейшая характерная черта термобиологии у всех архозавроморфов вместе с последовавшими за ними птицами, как и у базовых “пеликозавров” и последовавших за ними териоморфов и млекопитающих, – стремление повысить и поддерживать высокую температуру тела.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе результатов анализа современных данных о температурах тела и ее регуляции у разных групп вымерших и современных животных можно сделать ряд важных выводов.

С начала развития синапсид уже у базовых “пеликозавров” проявилась направленность на повышение температуры тела. В дальнейшем в кладах, приведших к млекопитающим, на уровне продвинутых терапсид – цинодонтов и дицинодонтов – появились высокая, более или менее постоянная температура тела и высокий уровень метаболизма.

У диапсид, с появления и начала развития архозавров, уже была зафиксирована высокая температура тела, связанная иногда с эктотермией, а иногда с повышенным уровнем метаболизма. В процессе дальнейшего эволюционного развития практически во всех кладах динозавров, и птицетазовых, и ящеротазовых, были выявлены в большей или меньшей степени повышенные температуры тела от примерно 30 до 44°C. При этом у титанозавров, морских ящеров (ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров) и других групп повышение температуры тела было очевидно связано с повышенным уровнем метаболизма.

Также стремление к повышению температуры тела ясно проявляется практически у всех современных рептилий. При этом крокодилы – вторично эктотермные животные, которые, видимо, произошли от эндотермных предков.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристотель*, 1937. О частях животных. М.: Гос. изд-во биол. и мед. лит. 220 с.
- Важнейшие результаты исследований, завершённые в 2013 г. // ФГБУН Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН. Отчет за 2013 г. М.: ПИН. 49 с.
- Орлов Н.Л.*, 1986. Факультативная эндогенная терморегуляция питонов (Boidae, Pythoninae) и корреляция между эндотермными реакциями и поведенческой терморегуляцией // Зоол. журн. Т. 65. № 4. С. 551–559.
- Рюмин А.В.*, 1939. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм // Сб. студ. науч. работ МГУ. Вып. 6. С. 55–84.
- Рюмин А.В.*, 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биологии. Т. 12. № 3. С. 504–515.
- Слоним А.Д.*, 1984. Физиология терморегуляции. Л.: Наука. 378 с.
- Тейс Р.В.*, 1955. Метод изотопной палеотермометрии // Успехи химии. Т. 24. № 2. С. 163–180.

- Тейс Р.В., Найдин Д.П., 1973. Палеотермометрия и изотопный состав кислорода органогенных карбонатов. М.: Наука. 255 с.
- Целлариус А.Ю., Черлин В.А., Меньшиков Ю.Г., 1991. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии // Герпетологические исследования. Вып. 1. Л.: ЛИСС. С. 61–103.
- Черлин В.А., 1990. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. Т. 109. № 3. С. 440–452.
- Черлин В.А., 2012. Организация процесса жизни как системы. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”. 124 с.
- Черлин В.А., 2014. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 442 с.
- Черлин В.А., 2015. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. Т. 4. № 1. С. 17–76.
- Черлин В.А., 2017. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. Т. 137. № 5. С. 479–497.
- Черлин В.А., 2021а. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 1. Эволюция, связанная с высокой температурой тела // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 1. С. 78–104.
- Черлин В.А., 2021б. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 2. Некоторые механизмы эволюционного процесса у позвоночных // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 2. С. 189–208.
- Agliano A., Sander P.M., Wintrich T., 2020. Bone histology and microanatomy of *Edaphosaurus* and *Dimetrodon* (Amniota, Synapsida) vertebrae from the Lower Permian of Texas // Anat. Rec. V. 304. № 3. P. 570–583.
- Amiot R., Lecuyer C., Buffetaut E., Escarguel G., Fluteau F., Martineau F., 2006. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in cretaceous dinosaurs // Earth Planet. Sci. Lett. V. 246. P. 41–54.
- Barrick R.E., Showers W.J., 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes // Science. V. 265. P. 222–224.
- Barrick R.E., Showers W.J., 1999. Thermophysiology and biology of *Giganotosaurus*: comparison with *Tyrannosaurus* // Palaeontol. Electron. V. 2. № 2. P. 1–22.
- Barrick R.E., Stoskopf M.K., Marcot J.D., Russell D.A., Showers W.J., 1998. The thermoregulatory functions of the *Triceratops* frill and horns: Heat flow measured with oxygen isotopes // J. Vertebr. Paleontol. V. 18. P. 746–750.
- Bartholomew G.A., 1982. Physiological control of body temperature // Biology of the Reptilia. V. 12. Physiology C. Physiological Ecology / Eds Gans C., Pough F.H. N.Y.: Academic Press. P. 167–211.
- Benedict F.G., 1932. The Physiology of Large Reptiles with Special Reference to the Heat Production of Snakes, Tortoises, Lizards and Alligators. Washington: Carnegie Institution. 539 p.
- Bennett A.F., Ruben J.A., 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids // The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles / Eds Hotton N. III, MacLean P.D., Roth J.J., Roth E.C. Washington: Smithsonian Institution. P. 207–218.
- Bennett A.F., Hicks J.W., Cullum A.J., 2000. An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy // Evolution. V. 54. № 5. P. 1768–1773.
- Benoit J., Manger P.R., Rubidge B.S., 2016. Palaeoneurological clues to the evolution of defining mammalian soft tissue traits // Sci. Rep. V. 6. Art. 25604.
- Benton M.J., 1979. Ectothermy and the success of dinosaurs // Evolution. V. 33. P. 983–997.
- Bernard A., Lecuyer C., Vincent P., Amiot R., Bardet N., et al., 2010. Regulation of body temperature by some mesozoic marine reptiles // Science. V. 328. № 5984. P. 1379–1382.
- Bi S., Amiot R., Peyre de Fabrègues C., Pittman M., Lamanna M.C. et al., 2020. An oviraptorid preserved atop an embryo-bearing egg clutch sheds light on the reproductive biology of non-avian theropod dinosaurs // Sci. Bull. V. 66. № 9. P. 947–954.
- Billon-Bruyat J.-P., Lecuyer C., Martineau F., Mazin J.M., 2005. Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of western Europe: Implications for the ecology of fish, turtles, and crocodylians // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. V. 216. P. 359–375.
- Bligh J., Johnson K.G., 1973. Glossary of terms for thermal physiology // J. Appl. Physiol. V. 35. P. 941–961.
- Bostrom B.L., Jones T.T., Hastings M., Jones D.R., 2010. Behaviour and physiology: The thermal strategy of leatherback turtles // PLoS One. V. 5. Art. e13925.
- Botha J., 2003. Biological aspects of the Permian dicynodont *Oudenodon* (Therapsida: Dicynodontia) deduced from bone histology and cross-sectional geometry // Palaeontol. Afr. V. 39. P. 37–44.
- Botha J., Chinsamy A., 2001. Growth patterns deduced from the bone histology of the cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus* // J. Vertebr. Paleontol. V. 20. P. 705–711.
- Botha J., Chinsamy A., 2004. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology // Acta Palaeontol. Pol. V. 49. P. 619–627.
- Bouver M., 1977. Dinosaur haversian bone and endothermy // Evolution. V. 31. № 2. P. 449–450.
- Bramwell C.D., Fellgett P.P., 1973. Thermal regulation in sail lizards // Nature. V. 242. P. 203–205.
- Brashears J.A., DeNardo D.F., 2013. Revisiting python thermogenesis: Brooding Burmese pythons (*Python bivittatus*) cue on body, not clutch, temperature // J. Herpetol. V. 47. P. 440–444.

- Brattstrom B.H., Collins R.*, 1972. Thermoregulation // Int. Turtle Tortoise Soc. J. V. 16. № 5. P. 15–19.
- Burness G., Diamond J., Flannery T.*, 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size // PNAS USA. V. 98. № 25. P. 14518–14523.
- Burton T., Killen S.S., Armstrong J.D., Metcalfe N.B.*, 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? // Proc. Biol. Sci. V. 278. P. 3465–3473.
- Cherlin V.A.*, 2015a. Some Important Aspects of Thermal Biology of Reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 302 p.
- Cherlin V.A.*, 2015b. The biochemical basis of staging in evolution of vertebrates // Some Important Aspects of Thermal Biology of Reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. P. 140–192.
- Chinsamy-Turan A.*, 2005. The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 195 p.
- Cloudsley-Thompson J.L.*, 1974. Physiological thermoregulation in the spurred tortoise (*Testudo graeca*) // J. Natur. Hist. V. 8. № 5. P. 577–587.
- Cowles R.B.*, 1962. Semantics in biothermal studies // Science. V. 135. № 3504. P. 670.
- Crompton A.W., Taylor C.R., Jagger J.A.*, 1978. Evolution of homeothermy in mammals // Nature. V. 272. P. 333–336.
- Cubo J., Jalil N.-E.*, 2019. Bone history of *Azendohsaurus laaroussii*: Implication for the evolution of thermometabolism in Arcosauromorpha // Paleobiology. V. 45. № 2. P. 317–330.
- Davenport J., Jones T.T., Work T.M., Balazs G.H.*, 2015. Topsy-turvy: Turning the counter-current heat exchange of leatherback turtles upside down // Biol. Lett. V. 11. Art. e20150592.
- Davenport J., Fraher J., Fitzgerald E., McLaughlin P.D., Doyle T., et al.*, 2009. Fat head: An analysis of head and neck insulation in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) // J. Exp. Biol. V. 212. P. 2753–2759.
- Dawson T.J.*, 1973. “Primitive” mammals // Comparative Physiology of Thermoregulation. V. 3. Special Aspects of Thermoregulation / Ed. Whittow G.C. N.-Y.: Academic Press. P. 1–46.
- Dawson T.J., Grant T.R.*, 1980. Metabolic capabilities of monotremes and the evolution of homeothery // Comparative Physiology: Primitive Mammals / Eds Schmidt-Nielsen K., Bolis L., Taylor C.R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 140–147.
- Dutton R.H., Fitzpatrick L.C.*, 1975. Metabolic compensation to metabolic temperatures in the rusty lizard, *Sceloporus olivaceus* // Compar. Biochem. Physiol. A. V. 51. № 2. P. 309–318.
- Eagle R.A., Schauble E.A., Tripathi A.K., Tütken T., Hulbert R.C., Eiler J.M.*, 2010. Body temperatures of modern and extinct vertebrates from  $^{13}\text{C}$ – $^{18}\text{O}$  bond abundances in bioapatite // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 107. P. 10377–10382.
- Eagle R.A., Tütken T., Martin T.S., Tripathi A.K., Fricke H.C., et al.*, 2011. Dinosaur body temperatures determined from isotopic ( $^{13}\text{C}$ – $^{18}\text{O}$ ) ordering in fossil biominerals // Science. V. 333. № 6041. P. 443–445.
- Eagle R.A., Enriquez M., Grellet-Tinner G., Perez-Huerta A., Hu D. et al.*, 2015. Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggests differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs // Nat. Commun. V. 6. Art. 8296.
- Eastick D.L., Tattersall G.J., Watson S.J., Lesku J.A., Robert K.A.*, 2019. Cassowary casques act as thermal windows // Sci. Rep. V. 9. Art. e1966.
- Eisenberg J.F.*, 1980. Biological strategies of living conservative mammals // Comparative Physiology: Primitive Mammals / Eds Schmidt-Nielsen K., Bolis L., Taylor C.R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 13–30.
- Engbretson G.A., Livezey R.L.*, 1972. The effects of aggressive display on body temperature in the fence lizard *Sceloporus occidentalis occidentalis* Baird and Girard // Physiol. Zool. V. 45. P. 247–254.
- Enlow D.H.*, 1969. The bone of reptiles // Biology of the Reptiles. V. 1 (Morphology A) / Eds Gans C., Bellairs A.d'A., Parsons T.S. N.-Y.: Academic Press. P. 45–80.
- Enlow D.H., Brown S.O.*, 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I // Texas J. Sci. V. 8. P. 405–443.
- Enlow D.H., Brown S.O.*, 1957. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues, Part II // Texas J. Sci. V. 9. P. 186–214.
- Enlow D.H., Brown S.O.*, 1958. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues, Part VI // Texas J. Sci. V. 10. P. 187–230.
- Fair W., Ackman R.G., Mrosovsky N.*, 1972. Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water // Science. V. 177. P. 791–793.
- Farlow J.O., Hayashi S., Tattersall G.J.*, 2010. Internal vascularity of the dermal plates of *Stegosaurus* (Ornithischia, Thyreophora) // Swiss J. Geosci. V. 103. P. 173–185.
- Farmer C.G., Carrier D.R.*, 2000. Ventilation and gas exchange during treadmill locomotion in the American alligator (*Alligator mississippiensis*) // J. Exp. Biol. V. 203. P. 1671–1678.
- Fisher P.E., Russell D.A., Stoskopf M.K., Barrick R.E., Hammer M., Kuzmitz A.A.*, 2000. Cardiovascular evidence for an intermediate or higher metabolic rate in an Ornithischian dinosaur // Science. V. 288. P. 503–505.
- Galvao P.E., Tarasantchi J., Guertzenstein P.*, 1965. Heat production of tropical snakes // Am. J. Physiol. V. 209. № 3. P. 501–506.
- Georges A.*, 1979. Head-body temperature differences in the Australian blue-tongued lizard, *Tiliqua scincoides* during radiant heating // J. Therm. Biol. V. 4. № 3. P. 213–217.

- Ghosh P., Adkins J., Affek H., Balta B., Guo W. et al., 2006.  $^{13}\text{C}$ – $^{18}\text{O}$  bonds in carbonate minerals: A new kind of paleothermometer // *Geochim. Cosmochim. Acta*. V. 70. P. 1439–1456.
- Gould S.J., 1998. Sex, drugs, disasters, and the extinction of dinosaurs // *75 Readings Plus* / Eds Buscemi S., Smith C. N.Y.: McGraw Hill. P. 448–454.
- Gower D.J., Hancox P.J., Botha-Brink J., Sennikov A.G., Butler R.J., 2014. A new species of *Garjainia* Ochev, 1958 (Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae) from the Early Triassic of South Africa // *PLoS One*. V. 9. Art. e111154.
- Grady J.M., Enquist B.J., Dettweiler-Robinson E., Wright N.A., Smith F.A., 2014. Evidence for mesothermy in dinosaurs // *Science*. V. 344. P. 1268–1272.
- Greer A.E., Lazell J.D., Wright R.M., 1973. Anatomical evidence for a counter-current heat exchanger in the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) // *Nature*. V. 244. P. 181.
- Harlow H.J., Purwandana D., Jessop T.S., Phillips J.A., 2010. Body temperature and thermoregulation of Komodo dragons in the field // *J. Therm. Biol*. V. 35. P. 338–347.
- Harrell T.L., Perez-Huerta A., Suarez C.A., 2016. Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of Late Cretaceous Mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil bioapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds // *Palaeontology*. V. 59. № 3. P. 351–363.
- Hayashi S., Carpenter K., Watabe M., McWhinney L.A., 2012. Ontogenetic histology of *Stegosaurus* plates and spikes // *Palaeontology*. V. 55. № 1. P. 145–161.
- Heath J.E., 1964. Head-body temperature differences in horned lizards // *Physiol. Zool*. V. 37. № 3. P. 273–279.
- Hochscheid S., Bentivegna F., Speakman J.R., 2002. Regional blood flow in sea turtles: Implications for heat exchange in an aquatic ectotherm // *Physiol. Zool*. V. 75. № 1. P. 66–76.
- Hutchison V.H., Dowling H.D., Vinegar A., 1966. Thermoregulation in a brooding female Indian python, *Python molurus bivittatus* // *Science*. V. 151. P. 694–696.
- Huttenlocker A.K., Rega E., Sumida S.S., 2010. Comparative anatomy and osteohistology of hyperelongate neural spines in the sphenacodontids *Sphenacodon* and *Dime-trodon* (Amniota: Synapsida) // *J. Morphol*. V. 271. P. 1407–1421.
- Huttenlocker A.K., Mazierski D., Reisz R.R., 2011. Comparative osteohistology of hyperelongate neural spines in the Edaphosauridae (Amniota: Synapsida) // *Palaeontology*. V. 54. № 3. P. 573–590.
- Ji Q., Luo Z.X., Yuan C.X., Tabrum A.R., 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals // *Science*. V. 311. P. 1123–1127.
- Johnson C.R., 1974. Thermoregulation in crocodylians. I. Headbody temperature control in the Papuan-New Guinean crocodiles, *Crocodylus novoaguineae* and *Crocodylus porosus* // *Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol*. V. 49. № 1. P. 3–28.
- Kellner A.W.A., Wang X., Tischlinger H., Campos D., Hone D.W.E., Meng X., 2009. The soft tissue of *Jeholopterus* (Pterosauria, Anurognathidae, Batrachognathinae) and the structure of the pterosaur wing membrane // *Proc. Roy. Soc. B*. V. 277. № 1679. P. 321–329.
- Kohler M., Marin-Moratalla N., Jordana X., Aanes R., 2012. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology // *Nature*. V. 487. P. 358–361.
- Lambertz M., Shelton C.D., Spindler F., Perry S.F., 2016. A casein point for the evolution of a diaphragm homologue among the earliest synapsids // *Ann. N. Y. Acad. Sci*. V. 1385. № 1. P. 3–20.
- Legendre L.J., Davesne D., 2020. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy // *Phil. Trans. R. Soc. B*. V. 375. № 1793. Art. e20190136.
- Legendre L.J., Guenard G., Botha-Brink J., Cubo J., 2016. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in Archosaurs // *Syst. Biol*. V. 65. P. 989–996.
- Millard A.R., 1995. The body temperature of *Tyrannosaurus rex* // *Science*. V. 267. № 5204. P. 1666–1667.
- Morgareidge K.R., White F.N., 1969. Cutaneous vascular changes during heating and cooling in the Galapagos marine iguana // *Nature*. V. 223. P. 587–591.
- Motani R., 2010. Warm-blooded “sea dragons”? // *Science*. V. 328. № 5984. P. 1361–1362.
- Olivier C., Houssaye A., Jalil N.-E., Cubo J., 2017. First palaeohistological inference of resting metabolic rate in an extinct synapsid, *Moghreberia nmachouensis* (Therapsida: Anomodontia) // *Biol. J. Linn. Soc*. V. 121. P. 409–419.
- Paladino F.V., O'Connor M.P., Spotila J.R., 1990. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy and thermoregulation of dinosaurs // *Nature*. V. 344. P. 858–860.
- Peabody F.E., 1961. Annual growth zones in living and fossil vertebrates // *J. Morphol*. V. 108. № 1. P. 11–62.
- Ray S., Botha J., Chinsamy A., 2004. Bone histology and growth patterns of some nonmammalian therapsids // *J. Vertebr. Paleontol*. V. 24. № 3. P. 634–648.
- Rey K., Amiot R., Fourel F., Abdala F., Fluteau F. et al., 2017. Oxygen isotopes suggest elevated thermometabolism within multiple Permo-Triassic therapsid clades // *eLife*. V. 6. Art. e28589.
- Ricqlès A., de, 1969a. L'Histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tetrapodes fossils // *C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D*. V. 268. P. 782–785.
- Ricqlès A., de, 1969b. Recherches palehistologiques sur les os longs des tetrapodes. 11. Quelques observations sur la structure des os longs des theriodontes // *Ann. Paleontol*. V. 55. P. 1–52.
- Ricqlès A., de, 1972a. Vers une histoire de la physiologie thermique. Les données histologiques et leur interpre-



- tation fonctionnelle // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D. V. 275. P. 1745–1749.
- Ricqlès A., de, 1972b. Vers une histoire de la physiologie thermique. L'apparition de l'endothermie et le concept de reptile // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D. V. 275. P. 1875–1878.
- Ricqlès A., de, 1972c. Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. III. Titanosuchiens, Dinocéphales et Dicynodontes // Ann. Paleontol. V. 58. № 1. P. 17–60.
- Ricqlès A., de, 1974. Recherches paleohistologiques sur les os longs des tetrapodes. IV. Eotheriodontes et pelycosaures // Ann. Paleontol. V. 60. P. 1–39.
- Ricqlès A., de, 1976. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance // Morphology and Biology of Reptiles / Eds Bellairs A.d'A., Cox C.B. L.: Academic Press. P. 123–150.
- Ricqlès A., de, 1978a. Recherches paleohistologiques sur les os longs des tetrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tetrapodes // Ann. Paleontol. V. 64. P. 85–111.
- Ricqlès A., de, 1978b. Recherches paleohistologiques sur les os longs des tetrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissue osseux des tetrapodes // Ann. Paleontol. V. 64. P. 153–184.
- Ricqlès A., de, 1979. Quelques remarques sur l'histoire évolutive des tissus squelettiques chez les Vertébrés et plus particulièrement chez les Tétrapodes // Ann. Biol. V. 18. P. 1–35.
- Ricqlès A.J., de, Padian K., Horner J.R., 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa // Ann. Paleontol. V. 89. P. 67–101.
- Romer A.S., 1948. Relative growth in pelycosaurian reptiles // Royal Society of South Africa Special Publications Robert Broom Commemorial. P. 45–55.
- Rowe T., McBride E.F., 2001. Dinosaur with a heart of stone // Science. V. 291. № 5505. P. 783.
- Sander P.M., Christian A., Clauss M., Fechner R., Gee C.T. et al., 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: The evolution of gigantism // Biol. Rev. V. 86. P. 117–155.
- Sapsford C.W., Hughes G.R., 1978. Body temperature of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* and the leatherback sea turtle *Dermochelys coriacea* during nesting // Zool. Afr. V. 18. № 1. P. 63–69.
- Seebacher F., 2003. Dinosaur body temperatures: The occurrence of endothermy and ectothermy // Paleobiology. V. 29. P. 105–122.
- Seebacher F., Grigg G.C., Beard L.A., 1999. Crocodiles as dinosaurs: Behavioural thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatures // J. Exp. Biol. V. 202. № 1. P. 77–86.
- Séon N., Amiot R., Martin J.E., Young M.T., Middleton H. et al., 2020. Thermophysiology of Jurassic marine crocodylomorphs inferred from the oxygen isotope composition of their tooth apatite // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 375. № 1793. Art. 20190139.
- Seymour R.S., 2013. Maximal aerobic and anaerobic power generation in large crocodiles versus mammals: Implications for dinosaur gigantothermy // PLoS One. V. 8. Art. e69361.
- Seymour R.S., Bennett-Stamper C.L., Johnston S.D., Carrier D.R., Grigg G.C., 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution // Physiol. Biochem. Zool. V. 77. P. 1051–1067.
- Shelton C.D., 2015. Origins of endothermy in the mammalian line-age the evolutionary beginning of fibrolamellar bone in the “mammal-like” reptiles. PhD Diss. Bonn: Univ. of Bonn. 350 p.
- Shelton C.D., Sander P.M., 2017. Long bone histology of *Ophiacodon* reveals the geologically earliest occurrence of fibrolamellar bone in the mammalian stem lineage // Comptes Rendus Palevol. V. 16. P. 397–424.
- Shelton C.D., Sander P.M., Stein K., Winkelhorst H., 2012. Long bone histology indicates sympatric species of *Dimeetrodon* (Lower Permian, Sphenacodontidae) // Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb. V. 103. P. 217–236.
- Smith E.N., 1975. Thermoregulation of the American alligator, *Alligator mississippiensis* // Physiol. Zool. V. 48. № 2. P. 177–194.
- Snow R.W., Wolf A.J., Greeves B.W., Cherkiss M.S., Hill R., 2010. Thermoregulation by a brooding Burmese python (*Python molurus bivittatus*) in Florida // Southeast. Nat. V. 9. P. 403–405.
- Standora E.A., Spotila J.R., Foley R.E., 1982. Regional endothermy in the sea turtle, *Chelonia mydas* // J. Therm. Biol. V. 7. № 3. P. 159–165.
- Steel L., 2008. The palaeohistology of pterosaur bone: An overview // Zitteliana. B28. P. 109–125.
- Summers A.P., 2005. Evolution: Warm-hearted crocs // Nature. V. 434. P. 833–834.
- Sup D.J., Shine R., 1988. Reptilian endothermy: A field study of thermoregulation by brooding diamond pythons // J. Zool. V. 216. P. 367–378.
- Tattersall G.J., 2016. Reptile thermogenesis and the origins of endothermy // Zoology. V. 119. P. 403–405.
- Tattersall G.J., Milsom W.K., Abe A.S., Brito S.P., Andrade D.V., 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes // J. Exp. Biol. V. 207. P. 579–585.
- Tattersall G., Leite C., Sanders C., Cadena V., Andrade D.V., et al., 2016. Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards // Sci. Adv. V. 2. Art. e1500951.
- Urey H.C., 1948. Oxygen isotopes in nature and in the laboratory // Science. V. 108. № 2810. P. 489–496.
- Urey H.C., Greiff L.J., 1935. Isotopic exchange equilibria // J. Amer. Chem. Soc. V. 57. № 2. P. 321–327.
- Ven T.M.F.N., van de, Martin R.O., Vink T.J.F., McKechnie A.E., Cunningham S., 2016. Regulation of heat exchange across the hornbill beak: Functional similarities with toucans? // PLoS One. V. 11. № 5. Art. e0154768.
- Witton M., 2013. Why pterosaurs weren't so scary after all. <https://www.theguardian.com/science/2013/aug/11/pterosaurs-fossils-research-mark-witton>
- Zhou C.F., Wu S., Martin T., Luo Z.X., 2013. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations // Nature. V. 500. P. 163–167.

**Evolution of thermobiological status in vertebrate animals.****1. Body temperatures of the extinct and recent reptiles****V. A. Cherlin\****Dagestan State University**Gadzhieva, 43-a, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367008 Russia**\*e-mail: cherlin51@mail.ru*

This is the first part of the analytical review on the evolution of thermobiological status in vertebrates. The article provides factual and indirect data on body temperatures in many groups of extinct and modern vertebrates. From the beginning of the development of synapsids, already in the basic pelicosaur, a tendency towards an increase in body temperature has been manifested. Later, in the clades that led to mammals, at the level of advanced therapsids – cynodonts and dicynodonts – a high, more or less constant body temperature and a high level of metabolism appeared. In diapsids, starting from the emergence and early development of archosaurs, a high body temperature had already occurred, being associated sometimes with ectothermia and sometimes with an increased metabolism. At the same time, in titanosaurs, ichthyosaurs, plesiosaurs and mosasaurs, and other groups, an increase in body temperature was obviously associated primarily with an increased metabolism level. In the process of further evolutionary development, in almost all clades of dinosaurs, the increased body temperatures (~30 to 44°C) were revealed in different groups. Also, the tendency to increase body temperature is clearly manifested in almost all modern reptiles.

НАУЧНЫЕ  
ДИСКУССИИ

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

ЭВОЛЮЦИЯ ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИХ СТАТУСОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ. 2. РАЗВИТИЕ ОТНОШЕНИЙ С ТЕМПЕРАТУРОЙ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 2021 г. В. А. Черлин\*

Дагестанский государственный университет  
ул. Гаджиева, 43-а, Махачкала, Республика Дагестан, 367008 Россия

\*E-mail: cherlin51@mail.ru

Поступила в редакцию 30.04.2021 г.

После доработки 30.08.2021 г.

Принята к публикации 01.09.2021 г.

Вторая часть аналитического обзора, посвященная происхождению и эволюционному развитию отношений позвоночных животных с температурным, тепловым фактором. Предложен новый вариант видения и описания термобиологических статусов позвоночных животных. Основной признак, лежащий в основе классификации термобиологических статусов – физиологическая необходимость повышать и поддерживать температуру тела выше 28–30°C. При этом способ реализации этого свойства (гомойо- или пойкилотермия, экто- или эндотермия, бради- или тахиметаболизм) имеет лишь второстепенное значение. Хамилотермия – термобиологический статус животных, при котором температура тела близка к температурам окружающей среды, а ее уровень направленно не поднимается и не поддерживается животными выше 28–30°C (рыбы, амфибии). Псилотермия – термобиологический статус животных, при котором температура тела обычно выше температур окружающей среды, и который предусматривает физиологическую необходимость периодического или постоянного повышения и поддержания температуры тела выше 28–30°C. Один из важнейших признаков первых появившихся в эволюции рептилий – псилотермия. Все животные, развившиеся в ходе дальнейшей эволюции на их базе, были уже псилотермами. Брадиметаболические псилотермы – “пеликозавры” и все современные рептилии. Мезометаболические псилотермы – многие териодонты, архозавроморфы, динозавры, птерозавры. Тахиметаболические псилотермы – некоторые эволюционно продвинутые териодонты (цинодонты, дицинодонты) и птицеподобные динозавры (овирапторы, троодоны, археоптериксы и др.), крупные морские рептилии (мозазавры, ихтиозавры и плезиозавры), а также настоящие птицы и млекопитающие. Описаны некоторые важнейшие биохимические различия в обеспечении эндотермии у птиц и млекопитающих.

DOI: 10.31857/S004445962106004X

ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИЕ СТАТУСЫ

**Термобиологический статус** – тип отношений морфофизиологической системы организма с температурным фактором, благодаря которому температура тела животного может отличаться от температуры окружающей среды, функциональное значение низкой (<25–28°C) и высокой (>28–30°C) температур в активности, экологии и физиологии животных.

Термобиологический статус учитывает и включает в себя типы термогенного и терморегуляционного статусов.

**Термогенный статус** – тип организации термогенных систем организма животных, определяющий возможности проявить эндогенный термогенез, способный существенно повысить и поддер-

живать высокий уровень локальной или общей температуры тела.

**Терморегуляционный статус** – тип организации терморегуляционных систем организма, определяющий возможности поддерживать тот или иной режим температуры тела, используя различные источники тепла.

“**Теплокровность** – тепловое состояние животного, при котором его внутренняя температура поддерживается на значительно более высоком уровне, чем температура окружающей среды, когда оно подвергается воздействию низкой температуры окружающей среды” (Glossary..., 2003, p. 103).

“**Холоднокровность** – тепловое состояние животного, при котором внутренняя температура остается близкой к температуре окружающей сре-

ды при воздействии низкой температуры окружающей среды” (Glossary..., 2003, p. 79).

Кроме того, для описания термобиологического статуса разных групп позвоночных животных используются и другие пары терминов: эктотермные—эндотермные, пойкилотермные—гомойотермные, брадиметаболические—тахиметаболические. Однако все используемые варианты терминов, определяющие и классифицирующие явления в области термобиологической сферы в эволюции позвоночных, оказываются достаточно условными и, к сожалению, не отражают важнейших сторон термобиологии разных групп животных.

Для того чтобы система описания и классификации данных биологических явлений стала объективной, нужно обосновывать главные принципы, на которых происходит разделение и классификация явлений в области термобиологии, важнейшие признаки, лежащие в основе организации термобиологической сферы у позвоночных. Анализ показывает, что такой главный признак есть, и это — физиологическая направленность позвоночных животных на повышение и стабилизацию температуры тела на высоком уровне (выше 28–30°C), что проиллюстрировано в первой статье (Черлин, 2021в). Именно это свойство должно лежать в основе классификации, а принципы его реализации будут являться вариантами более подробного подразделения.

Таким образом, мы предлагаем ввести новую этимологически и научно выверенную и обоснованную пару терминов — “хамилотермия” и “псилотермия”, — основанную на реально действующих в природе биологических закономерностях.

**Хамилотермия (chamilohermia)** (греч. χαμηλός — низкий, θερμή — тепло) — тип термобиологического статуса, при котором животные имеют температуру тела, мало отличающуюся от температур внешней среды, чаще всего ниже 28–30°C, и не стремятся направленно ее повышать. Хамилотермическими животными (chamilohermic animals) являются рыбы и подавляющая часть амфибий. У хамилотермических рыб, например, в специальных экспериментальных условиях при фоновых температурах воды 15–20°C периодически может проявляться избирательность участков с температурой воды около 25–28°C (Голованов, 2013). Но такое избирательное, периодическое повышение температуры тела наблюдается у них именно в экспериментальных условиях и не является обязательным для их существования.

**Хамилотермия с региональной эндотермией.** Хотя у рыб наблюдается региональная эндотермия, т.е. местное повышение температуры тела в основном благодаря двигательной активности красных

аэробных мышц вокруг позвоночника у активно плавающих пелагических рыб, или даже за счет специфического несократительного термогенеза глазодвигательных мышц (Legendre, Davesne, 2020; Черлин, 2021а), тем не менее специальных действий по существенному повышению температуры тела у рыб и большинства амфибий не отмечено. И даже региональная эндотермия рыб позволяет поднять температуру тела всего на несколько градусов выше температуры внешней среды. Так, например, у опавов (*Lampris guttatus*) — от 11°C (температура воды) до максимально 13–15°C в основной части туловища и 17°C в небольшом участке головы вокруг глазодвигательных мышц (Wegner et al., 2015). Уровни метаболизма у хамилотермов находятся в границах примерно 0.05–0.08 мг O<sub>2</sub>/(г · ч) (табл. 1). То есть стабилизация температуры тела (определенная степень гомойотермии) у них есть, а вот о ее подъеме и стабилизации в области 28–30°C и выше здесь нет и речи. Хамилотермия с региональной эндотермией отмечается у акул, скумбриевых, тунцов, сарганов, опавовых рыб.

**Псилотермия (psilohermia)** (от греч. ψηλός — высокий, θερμή — тепло) — тип термобиологического статуса, при котором животные периодически или постоянно поднимают и удерживают температуру тела в пределах 28–45°C (чаще всего в разных более узких диапазонах: ~28–35, 35–39, 36–42, 38–45°C в зависимости от вида животного; иногда у редких групп этот диапазон составляет 24–26°C, как, например, у гаттерии *Sphenodon punctatus* (Werner, Whitaker, 1978)). Температура тела оказывается хотя бы на несколько градусов выше основного фона температуры окружающей среды. Причем животные могут поднимать и удерживать температуру тела на высоком уровне разными способами: 1) в основном за счет перераспределения в тепловом балансе тела идущих извне тепловых потоков благодаря поведенческим реакциям, или же 2) за счет изменения интенсивностей метаболизма и внутреннего термогенеза (сократительного или несократительного) и теплоотдачи, и т.п. Главное для псилотермических животных (psilohermic animals) — постоянный или временный подъем и удержание температуры тела на высоком уровне (более 28–30°C, в общем диапазоне ~28–45°C в зависимости от вида).

Чтобы избежать непонимания и разночтений, следует определить для данного текста понятие “направленность”. Итак, *направленность на повышение температуры тела* — комплекс регуляторных реакций, сконцентрированный на периодический или постоянный подъем и поддержание температуры тела до уровня примерно 28–30°C и

Таблица 1. Стандартный обмен у разных групп позвоночных животных

Животные	Вес тела (г)	Потребление O <sub>2</sub> мг/(г · ч)	Температура окружающей среды и тела (°C)	Источник
Рыбы				
Карась, <i>Carassius</i>	33	0.077	15	Beamish, Mookherjee, 1964
Солнечник, <i>Lepomis</i>	30	0.06	20	Проссер, 1977
Карп, <i>Cyprinus</i>	146	0.067	20	Проссер, 1977
Нототения, <i>Notothenia</i>	200	0.056	0	Ralph, Everson, 1968
Амфибии				
Амбистома, <i>Amphystoma</i>	13.4	0.075	14	Проссер, 1977
Лягушка, <i>Rana</i>	32	0.055	15	Проссер, 1977
Жаба, <i>Bufo</i>	61	0.052	15	Проссер, 1977
Рептилии				
<i>Ящерицы</i>				
Сцинк, <i>Lugosoma</i>	1.5	0.295	30	Hudson, Bertram, 1966
Ошейниковая игуана, <i>Crotaphytus</i>	30	0.2	30	Dawson, Templeton, 1966
Бородатая агама, <i>Amphibolurus</i>	373	0.14	28	Проссер, 1977
Степная агама, <i>Trapelus sanguinolentus</i>	40	0.38	40	Четанов и др., 2014
Такырная круглоголовка, <i>Phrynoscephalus helioscopus</i>	6–7	0.42	30	Четанов и др., 2014
		0.54	40	
<i>Змеи</i>				
Южноамериканский удав, <i>Epicrates cenchria</i>	3270	0.018	20	Galvao et al., 1965
Обыкновенный уж, <i>Natrix natrix</i>	84	0.07	16	Проссер, 1977
<i>Крокодилы</i>				
Аллигатор, <i>Alligator</i>	49000	0.079	28	Проссер, 1977
<i>Черепахи</i>				
Расписная черепаха, <i>Chrysemys picta</i>	100–300	0.031	18	Проссер, 1977
Украшенная черепаха, <i>Pseudemys</i>	150–350	0.08	24	Проссер, 1977
Птицы				
<i>Колибри</i>				
Колибри-селасфорус, <i>Selasphorus</i>	3.0	4.0	–	Lasiewski, 1963
<i>Воробьинообразные</i>				
Зебровая амадина, <i>Taeniopygia guttata</i>	11.7	3.28	–	Проссер, 1977
Воробей домовый, <i>Passer domesticus</i>	25.0	3.53	–	Hudson, Kimzey, 1966
Воробей Харриса, <i>Passer melanurus</i>	33	4.1	–	Dawson, Tordoff, 1959

Таблица 1. Окончание

Животные	Вес тела (г)	Потребление O <sub>2</sub> мг/(г · ч)	Температура окружающей среды и тела (°С)	Источник
<i>Другие птицы</i>				
Волнистый попугайчик, <i>Melopsittacus undulatus</i> (в покое)	30–40	4.5	—	Tucker, 1973
(в активности)		21.9	—	
Перепел, <i>Coturnix</i>	97	2.06	—	Проссер, 1977
Курица, <i>Gallus</i>	2000	0.43	—	Проссер, 1977
Эму, <i>Dromaius novaehollandiae</i>	38300	0.023	—	Campbell, 1970
Млекопитающие				
<i>Мелкие млекопитающие</i>				
Землеройка, <i>Sorex</i>	4.8	7.40	—	Hawkins et al., 1960
Домовая мышь, <i>Mus musculus</i>	25	1.65	—	Brody, 1945
Рыжая полевка, <i>Myodes glareolus</i>	21.7	2.27	—	Проссер, 1977
Обыкновенная полевка, <i>Microtus arvalis</i>	31	2.65	—	Проссер, 1977
<i>Млекопитающие средних размеров</i>				
Кролик	2700–3700	0.55	—	Проссер, 1977
Кошка	3000	0.45	—	Benedict, 1938
Собака	10000	0.36	—	Проссер, 1977
Бабуин, <i>Papio cynocephalus</i>	17000	0.49–0.6	—	Проссер, 1977
Тюлень	26000	0.59	—	Andersen, 1966
<i>Крупные млекопитающие</i>				
Овца	46800	0.25	—	Проссер, 1977
Свинья	48000	0.35	—	Проссер, 1977
Человек	70000	0.21	—	Brody, 1945
Дельфин	170000	0.22–0.34	—	Andersen, 1966
Слон	3833000	0.07	—	Brody, 1945
<i>Летучие мыши</i>				
Трубноносая летучая мышь, <i>Myotis</i>	28.2	1.43	—	Bartholomew et al., 1970
<i>Однопроходные, сумчатые млекопитающие</i>				
Ехидна, <i>Tachyglossus</i>	3800	0.22	—	Проссер, 1977
Малый мешотчатый прыгун, <i>Perognathus longimembris</i>	15.2	1.8	—	Bartholomew, McMillen, 1961
Гребнехвостая сумчатая мышь, <i>Dasyurus</i>	22.1	1.53	—	Lord et al., 1962

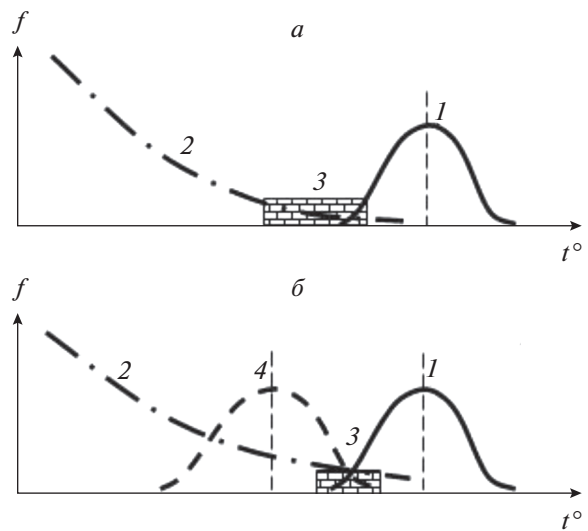
выше. Эффекторами этого регуляторного механизма могут выступать произвольные поведенческие реакции, а также реакции, изменяющие уровень термометаболизма. Кроме того, эта направленность должна иметь под собой вполне

определенный, специальный регуляторный механизм в центральной нервной системе. Проявления его действия вполне очевидны, но сам он, к сожалению, пока не описан. Тем не менее именно возникновение в эволюции (на этапе появле-

ния рептилий) этого регуляторного механизма, действие которого направлено на повышение температуры тела до 28–30°C и выше, как раз и является, на наш взгляд, тем самым ключевым ароморфозом, превратившим рептилий и их потомков в псилотермов. Именно поэтому имеет смысл говорить о том, что псилотермия – это **направленность** на повышение температуры тела (именно в этом заключается ароморфоз), а не сам факт повышения температуры, который является лишь следствием, проявлением действия указанного ароморфного механизма.

В свое время мы описывали предполагаемую организацию терморегуляционных реакций у рыб, амфибий и рептилий (рис. 1; Черлин, 2014). В связи с рассматриваемой проблемой обращает на себя внимание № 2 на рис. 1 – проявление реакции на максимизацию температуры тела. Создается впечатление, что тогда мы обратили внимание на реакцию, которая как раз и может оказаться проявлением сути псилотермии. Кроме того, с появлением новых материалов и с новым их осмыслением нам кажется, что эта реакция была нами ошибочно указана для рыб и амфибий (во всяком случае, для большинства амфибий). Более подробный разбор того, в чем состоит и как проявляется избирание температуры у рыб (Голованов, 2013, и др.) и земноводных (кроме некоторых пустынных жаб), привел к мысли о том, что у них, в отличие от рептилий, реакция максимизации температуры тела практически не проявляется, и эта часть рисунка (рис. 1а) к ним не относится.

Высокая и относительно постоянная температура внутренней среды тела дает животным много преимуществ. В частности, это связано с тем, что при высокой температуре подавляющее большинство химических реакций происходит быстрее и с меньшими затратами энергии; быстрее протекают в этих условиях и физиологические процессы, и процессы в нервной системе, и т.п. Особенно это важно для огромных по размерам и массе ящеротазовых динозавров, титанозавров (бронтозавров, диплодоков, брахиозавров и др.) длиной до 30–35 м и весом до 50–80 т и даже более, огромных спинозавров и т.п. При низких температурах тела (даже около 25°C) их движения, реакции на внешние раздражители (даже на опасности), требующие порой быстрых, стремительных, оперативных ответов, были бы намного более медленными, плавными. Такие животные не способны были бы ни добывать большое количество необходимых для них кормов, ни их переваривать и усваивать, ни избегать хищников и других внешних опасностей. Они просто в реальной природной обстановке были бы не способны выжить! Так что иметь высокую температуру тела,



**Рис. 1.** Схема регуляции температуры тела в период полной активности (по: Черлин, 2014): 1 – проявление реакций избегания высокой температуры, 2 – проявление реакции на максимизацию температуры тела, 3 – зона температурного предпочтения (диапазон термостабилизации), 4 – проявление реакций избегания низких температур.  $t^{\circ}$  – температуры тела,  $f$  – относительная интенсивность терморегуляционных реакций. Регуляция температуры тела в период активности у: а – рыб (Pisces), амфибий (Amphibia), змей (Serpentes), гекконообразных ящериц (Gekkota), черепах (Chelonia) и крокодилов (Crocodylia); б – игуановых (Iguanomorpha), сцинковых (Scincomorpha) и безногих ящериц (Diploglossa), игуановых ящериц (Agamidae, Iguanidae), сцинцид (Scincidae).

и к тому же желательно независимую от климатических условий, для таких животных не абстрактное, отвлеченное, желательное условие, а насущная необходимость. На это же обстоятельство указывает и В.М. Гаврилов (Гаврилов, 2012; Gavrilov, 2020).

Но первым на это важное обстоятельство обратил внимание А.В. Рюмин (1939, 1940), который констатировал, что при повышении уровня эволюционного развития у позвоночных животных разных классов температура тела повышается и стабилизируется на высоком уровне. Вслед за ним И.Д. Стрельников (1948) показал, что все животные при активности стремятся повысить и удерживать температуру тела на высоком уровне. Причем касается это и беспозвоночных и позвоночных, и холодно- и теплокровных. Мало того, для всех них диапазон температур, к которому они стремятся, одинаковый: ~30–40°C.

И здесь возникает очень важная проблема, решения которой мы в ясной форме до сих пор не находим в литературе. Почему уровень температуры тела ~28–30°C является настолько важным, что становится неким “водоразделом” в эволю-

ции позвоночных животных? Каково физиологическое значение этого температурного уровня? Определенные ответы на эти вопросы еще предстоит дать будущим поколениям ученых. А пока мы можем только констатировать эмпирически выявленные факты, что тем не менее уже немало.

Одной из биологических основ псилотермии является, видимо, определенный уровень клеточного митохондриального дыхания, который примерно в 2 раза повысился по сравнению с исходным, амфибийным состоянием, став для дальнейшей эволюции позвоночных своеобразным ключевым ароморфозом и триггером (Черлин, 2017). Другой биологической основой псилотермии является механизм регуляции температуры тела, который на каком-то эволюционном этапе стал обеспечивать ее направленность на повышение по крайней мере до 28–30°C или выше. Что так повлияло на стабилизацию регулирующего параметра на этом уровне – также вопрос пока открытый. Но он явно требует решения.

Псилотермическими являются все рептилии с низким (большинство “пеликозавров”, современные рептилии), повышенным (например, ящеротазовые титанозавры) или высоким (многие эволюционно продвинутые териодонты и разные птицеподобные и морские динозавры) уровнем термометаболизма, а также настоящие эндотермные животные (птицы и млекопитающие).

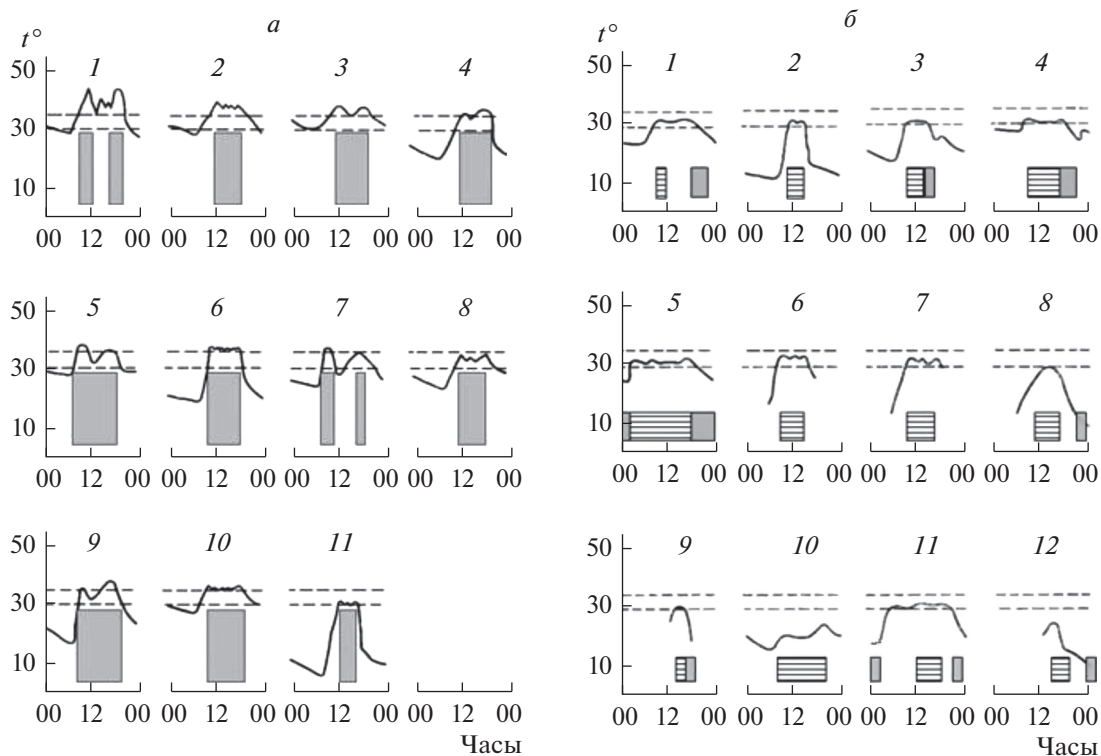
Статус псилотермии важно ввести потому, что он акцентирует внимание на основной характеристике всех отмеченных выше животных, которая оказывается важнейшей и одинаковой даже у кажущихся различными групп животных – физиологическая необходимость периодического или постоянного повышения и поддержания высокой температуры тела выше 28–30°C (Черлин, 2014). Эта направленность практически отсутствует у рыб и подавляющей части амфибий. Термины “гомойо-” и “пойкилотермия” акцентируют внимание на степени стабилизации температуры тела, “эндо-” и “эктотермия” – на преимущественных путях поступления тепла в организм, “бради-” и “тахиметаболизм” – на уровне метаболизма (и в частности термометаболизма), который обеспечивает животных необходимым уровнем эндогенной теплопродукции. Термин же “псилотермия” обращает первостепенное внимание на сам факт того, что определенная часть позвоночных животных, вне зависимости от способа получения тепла, степени стабилизации температуры тела и интенсивности термометаболизма, направлена на поддержание высокой температуры тела любыми доступными способами.

**Брадиметаболическая псилотермия** – тип термобиологического статуса, при котором животные, обычно размером не более 1–4 м, постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) в основном за счет внешних источников тепла при низком уровне термометаболизма, преимущественно посредством эктотермного, пойкилотермного типов терморегуляции.

Специфическая форма кривых суточной динамики температуры тела (рис. 2) у всех рептилий, принадлежащих к разным таксономическим и филетическим группам, из различных географических регионов с очень непохожими климатическими условиями, с очевидностью показывает, что температура их тела отражает не пассивное следование за температурными условиями внешней среды (что в значительной степени характерно для хамилотермов – рыб и подавляющего большинства амфибий), а является результатом произвольного, регулируемого действия, направленного на повышение и поддержание ее на определенном высоком уровне. Это, собственно, и является характерной особенностью псилотермов. Брадиметаболическое псилотермическое состояние характеризуется относительно низким уровнем термометаболизма и реализуется в основном эктотермным, пойкилотермным типом терморегуляции прежде всего у мелких, некрупных и среднеразмерных животных (примерно до 1–4 м). В этом названии подчеркивается то важнейшее обстоятельство, что брадиметаболическое состояние связано с псилотермией, и что оно не позволяет поддерживать псилотермию чисто эндогенными способами. Специальная задача для них – хотя бы периодически поддерживать высокую температуру тела благодаря внешним источникам и поведенческим приемам регулирования. Такой термобиологический тип характерен для всех современных рептилий, а также, скорее всего, для многих “пеликозавров” и, возможно, для некоторых других групп вымерших лепидозавров и ранних синапсид, о чем свидетельствует множество палеонтологических данных об их анатомии, экологии и т.п.

С одной стороны, энергетические затраты на получение тепла организмом в таком варианте невелики (уровни метаболизма у брадиметаболических псилотермов находятся в границах примерно 0.07–0.6 мг O<sub>2</sub>/(г · ч), в зависимости, в частности, от размеров – табл. 1), но с другой стороны, наличие тепла, как энергетического ресурса, во внешней среде ограничено флуктуациями погоды, сменой дня и ночи, сезонов года, биоти-





**Рис. 2.** Примеры суточной динамики температуры тела у современных рептилий (по: Черлин, 2014). Пунктиром обозначена область температур 30–33°C, в которой лежат диапазоны термостабилизации большей части видов рептилий. *a* – термостабильно активные виды (Черлин, 2014): 1 – *Dipsosaurus dorsalis* (McGinnis, Dickson, 1967); 2 – *Dipsosaurus dorsalis* (McGinnis, Falkenstein, 1971); 3 – *Sauromalus obesus* (Case, 1976); 4 – *Sauromalus obesus* (McGinnis, Falkenstein, 1971); 5 – *Sceloporus magister* (McGinnis, Falkenstein, 1971); 6 – *Ctenosaura pectinata* (Mackay, 1968); 7 – *Anolis sagrei* (Lee, 1980); 8 – *Varanus gouldii* (King, 1980); 9 – *Varanus varius* (Stebbins, Barwick, 1968); 10 – *Varanus griseus* (Соколов и др., 1975); 11 – *Liolemus multififormis* (Pearson, Bradford, 1976). *b* – термонеутрально активные виды (Черлин, 2014): 1 – *Boa constrictor* (McGinnis, Moore, 1969); 2–5 – *Echis multisquamatus* в разные сезоны: 2 – ранняя весна, 3 – середина весны, 4 – конец весны, 5 – лето (Черлин, Целлариус, 1981); 6 – *Vipera berus* и 7 – *V. aspis* (Saint-Girons, 1975); 8 – *Hoplodactylus maculatus* и 9 – *Heteropholis manucanus* (Werner, Whitaker, 1978); 10 – *Natrix fasciata* (Osgood, 1970); 11 – *Teratoscincus scincus* (Черлин и др., 1983; Черлин, 2013); 12 – *Sphenodon punctatus* (Werner, Whitaker, 1978). Серые прямоугольники обозначают время протекания активности; прямоугольники с горизонтальной штриховкой обозначают время протекания терминга, т.е. периода времени, когда рептилии заняты только тем, что греются и поддерживают температуру тела на высоком уровне.

ческими взаимодействиями. Поэтому животные вынуждены экономить полученную тепловую энергию. И решается эта задача в основном поведенческими приемами, физиологическими вазомоторными реакциями перераспределения тепла в теле и др.

**Тахиметаболическая псилотермия** – тип термобиологического статуса, при котором животные стремятся постоянно поднимать и удерживать температуру тела на достаточно высоком уровне (от 28–30 до примерно 44°C), что реализуется посредством относительно высокого уровня термометаболизма и в основном эндотермным, гомойотермным типом терморегуляции у животных разных размеров, часто связанным с развитием инсуляции (перья, мех, толстый слой подкожного жира). В этом названии подчеркивается то важнейшее обстоятельство, что тахиметаболическое

состояние связано с псилотермией, и что оно в значительной степени позволяет поддерживать псилотермию только эндогенными способами. Возможности для поддержания температуры тела на высоком уровне проявляются у таких животных в очень широком спектре условий внешней среды, даже в холодных климатических зонах.

Тахиметаболическая псилотермия характерна, в частности, для настоящих эндотермных псилотермов, у которых затраты на теплопродукцию оказываются очень значительными. Уровни метаболизма у брадиметаболических псилотермов примерно 0.02–22 мг O<sub>2</sub>/(г · ч), в зависимости от размеров: уровни 0.02–0.6 в основном присущи крупным и среднеразмерным животным, 1.4–7.6 – в основном мелким животным в покое, а в состоянии активности потребление кислорода у них может достигать до 22 мг O<sub>2</sub>/(г · ч), а возможно

и выше (табл. 1). В этом случае встает серьезная проблема экономного использования полученной тепловой энергии (чтобы полученное дорогой ценой тепло не расходовалось впустую, т.е. просто не рассеивалось), регуляции уровней ее прихода и расхода, а также сохранения внутри тела. Эта проблема решается эндотермами динамически. Так, многие настоящие теплокровные, с одной стороны, повышают температуру тела посредством усиления базального метаболизма и других биохимических свойств и реакций, а с другой – вынуждены обрабатывать специальные механизмы рассеивания избытков тепла (например, через высунутый язык у собак, посредством рассеивания тепла через гребень у казуара и клюв у тукана при повышении температуры внешней среды и многие другие; Черлин, 2021a). И в регулировании прихода и расхода тепла у эндотермов присутствуют, соответственно, два направления: усиление инсуляции (моховой покров) с целью снижения теплопотерь и уменьшение размеров с целью усиления теплопотерь (у мелких животных большая относительная поверхность тела). Именно такими – мелкими и покрытыми волосами – мы видим первых появившихся на Земле млекопитающих. Мало того, если животные, обладающие высоким уровнем базального метаболизма, будут очень крупными, у них будут слишком большие потребности в кормах. На самом деле это направление допустимо, но только не сразу, а когда выработаются соответствующие новым функциональным требованиям морфофизиологические характеристики опорно-двигательной, нервной, дыхательной, пищеварительной, сердечно-сосудистой и других систем.

В этой же связи В.Г. Горшков (1982) показал, что абсолютных энергетических ограничений на максимальные размеры сухопутных животных не существует, но есть некий критический размер, при превышении которого у самых крупных позвоночных возникают проблемы с эффективностью передвижения, и они вынуждены изыскивать различные экзотические способы повышения конкурентоспособности и приобретения приемлемой для существования экологической ниши (Горшков, 1983, 1995).

В целом такой термобиологический тип характерен для некоторых эволюционно продвинутых териодонтов (цинодонтов, дицинодонтов) и птицеподобных динозавров (овирапторов, троодонов, археоптериксов и др.), возможно и скорее всего, для крупных морских рептилий – мозазавров, ихтиозавров и плезиозавров (по нашему мнению, они, скорее всего, именно тахиметаболиче-

ские псилотермы), а также для развитых настоящих птиц и млекопитающих.

**Мезометаболическая псилотермия** – тип термобиологического статуса, при котором животные постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) посредством среднего уровня термометаболизма эндотермным, гомойотермным или гигантотермным типами терморегуляции. Некоторые авторы еще ранее предполагали, что ряд древних рептилий могли иметь промежуточный по интенсивности уровень метаболизма между холоднокровными и теплокровными животными (Barrick, Showers, 1994, 1999). В названии “мезометаболическое состояние” подчеркивается то важнейшее обстоятельство, что оно связано с псилотермией, и что оно, хоть и в относительно ограниченной степени, все-таки позволяет поддерживать псилотермию эндогенными способами. Уровень метаболизма для мезометаболических животных можно только предполагать, потому что все представители этой группы давно вымерли. Из наиболее крупных современных рептилий уровень метаболизма изучен у аллигатора весом примерно в 50 кг. Его метаболизм оценивается примерно в 0.08 O<sub>2</sub> мг/(г · ч). Можно предположить, что крупные древние рептилии могли иметь средний уровень метаболизма 0.1–0.5 O<sub>2</sub> мг/(г · ч). Мезометаболические псилотермные животные могли за счет эндогенных (хотя и ограниченных) возможностей стабилизировать высокую температуру тела, успешно противостоять быстрым сменам температурных условий внешней среды, закономерным и случайным колебаниям погодных условий, но не серьезным, долговременным климатическим сдвигам. Такой термобиологический тип характерен для многих вымерших рептилий – многих териодонтов, архозавроморфов, динозавров и, возможно, для крупных морских рептилий: мозазавров, ихтиозавров и плезиозавров (“возможно”, поскольку их точный термобиологический статус, т.е. являются ли они мезо- или тахиметаболическими псилотермами, еще предстоит выяснить).

Энергетические затраты на поддержание жизнедеятельности таких животных существенны, но не слишком велики. Конкретные их уровни определить невозможно, поскольку среди современных животных мезометаболических псилотермов нет. Изученные палеонтологами их морфофизиологические характеристики и приспособления могут быть связаны с необходимостью сохранять внутри тела полученное тепло. Эта задача может быть эффективно решена увеличением теплоинерционных свойств тела, благодаря увеличе-

нию его линейных размеров и массы (гигантотермия), и теплоизоляционных свойств усилением инсуляции оболочки тела, т.е. его теплоизолирующих свойств, за счет утолщения внутреннего подкожного жирового слоя или внешнего теплоизоляционного покрытия (мех, перья). Но создается впечатление, что при среднем уровне метаболизма и теплопродукции увеличение размеров является приоритетным, по каким-то причинам более выгодным направлением решения данной проблемы (вплоть до гигантских титанозавров, достигающих в отдельных случаях – *Bruhathkayosaurus* – 40 м в длину и веса 120 т, а также спинозавров, тираннозавров и др.), а развитие по крайней мере внешней инсуляции почему-то в данном направлении не используется. И лишь в некоторых случаях, причины которых следует еще попробовать объяснить, приоритетной становится задача рассеивания избытков тепла, полученного эндогенным путем. Тогда появляются животные с теплообменными парусами (паруса на спинах у ктенозаурицид и спинозавров, костные пластины на спинах у стегозавров), большими костными воротниками (у трицератопсов) и другими специальными морфологическими образованиями, способными эту проблему решать.

Несмотря на трудности, связанные с высокой температурой тела, позвоночные идут по пути ее повышения и стабилизации, по пути псилотермии, потому что необходимость этого направления диктуется, с одной стороны (изнутри организма), реализацией принципа стабилизации высокой температуры тела, а с другой (извне организма) – большими экологическими и конкурентными выгодами.

### ОБЩАЯ КОНЦЕПЦИЯ ЭВОЛЮЦИИ ТЕРМОБИОЛОГИЧЕСКИХ СТАТУСОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Ранее мы уже неоднократно высказывали предположение, что развитие эндотермии, как проявление общей морфофизиологической эволюции позвоночных животных, основанной и направляемой принципом стабилизации высокой температуры тела, происходило в три этапа. Общая схема этого процесса приведена на рис. 3.

#### *Хамилотермия*

В целом хамилотермия, безусловно, была исходным состоянием для позвоночных животных. Но уже у рыб наблюдаются некоторые эндотермические проявления, хотя бы региональные.

Хрящевые и костные рыбы независимо друг от друга развили специфические формы мышечной

эндотермии, позволяющие им поднять температуру тела относительно окружающей воды.

Этих специфических стратегий в основном две:

а) тепло становится побочным продуктом действий медленно сокращающихся аэробных красных мышц во время постоянного плавания (эндотермия красных мышц). Мало того, области вокруг красных мышц анатомически организуются в своеобразный термостат прежде всего за счет развития сети противоточных кровеносных сосудов (чудесная сеть), призванной сохранять тепло внутри тела (Graham et al., 1983; Graham, Dickson, 2000, 2001; Katz, 2002; Dickson, Graham, 2004);

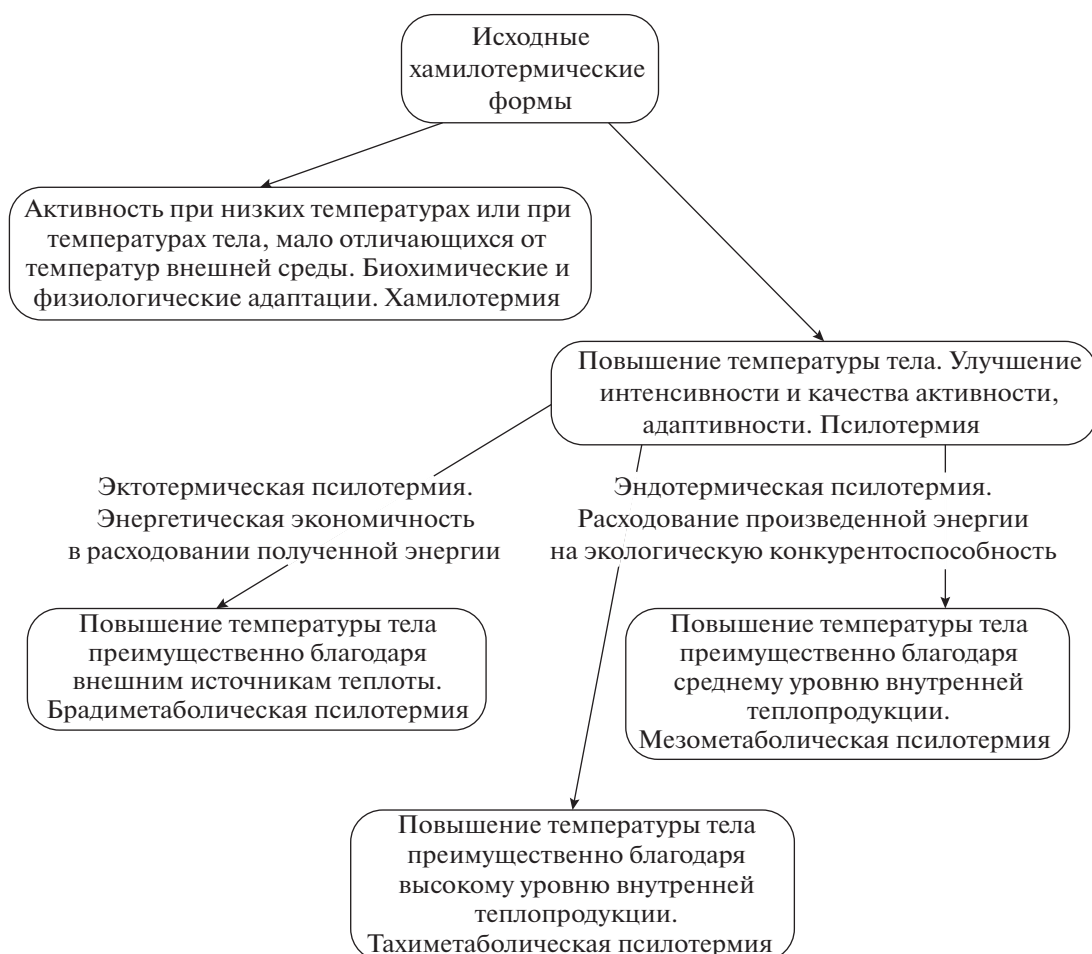
б) глазодвигательные мышцы превращаются в специализированный нагревательный орган, в котором мышечные волокна теряют сократительную активность и выполняют холостые циклы кальция между цитоплазмой и саркоплазматическим ретикулумом, происходящие с выделением тепла (Carey, 1982; Block, 1986, 1994; Morrissette et al., 2003).

Таким образом, можно заключить, что у позвоночных животных с самого начала их появления и эволюции имелись направленность, биохимические и физиологические преадаптации, предпосылки, база для постепенного повышения и стабилизации высокой температуры тела, для постепенного развития у них различных теплокровных, псилотермических состояний.

Однако появление полуводных, амфибийно-морфных позвоночных, видимо, было просто естественным стремлением к освоению сходной по свойствам влажной среды, не требующим слишком масштабных перестроек ни в области энергетики, ни в области термобиологии. Во всяком случае, у амфибий признаков эндотермии пока не обнаружено, хотя у немногих современных видов, например жаб, можно отметить развитие в сторону псилотермии. Так, у некоторых высокоспециализированных к обитанию в пустынных условиях жаб отмечено стремление к периодическому повышению температуры тела за счет внешних источников тепла и поведенческих терморегуляционных реакций, подобных таковым у рептилий, порой до 39°C (Pearson, Bradford, 1976), и даже у живущей далеко на севере обыкновенной жабы *Bufo bufo* температура тела при активности в дневное время может достигать до 34°C (Meek, Jolley, 2006).

#### *Появление и начало развития псилотермии*

Примерно 400 млн лет назад среди амфибиеподобных предков современных наземных позво-



**Рис. 3.** Общая схема направлений функциональной эволюции позвоночных животных в связи с их отношениями с температурой.

ночных появились животные с двумя ключевыми ароморфозами:

1) первое резкое, скачкообразное возрастание уровня митохондриального метаболизма, сопряженного и несопряженного окисления (это явление мы уже обсуждали в предыдущих работах – Черлин, 2017, 2021a, и др.);

2) псилотермия, т.е. физиологическая необходимость периодического или постоянного повышения температуры тела; кроме прочего, появление и становление псилотермии, скорее всего, должно быть связано с появлением и развитием определенных механизмов регуляции температуры тела в центральной нервной системе, хотя на эту тему пока практически ничего не известно.

Первое резкое повышение уровня клеточного и, как следствие, общего метаболизма привело к освоению суши. А на псилотермию, как на ключевое, важнейшее свойство, “нанизались” и все дальнейшие последовательные события эволюции этих животных. У псилотермов началось бо-

лее детальное, частное развитие, которое в конечном итоге привело к появлению современных рептилий – брадиметаболических псилотермов, что показано на рис. 3. Именно освоение этих новых свойств и качеств, “встройка” их в свою биологию, позволило этим животным, перестроив энергообеспечение, опорно-двигательный аппарат, кровеносную, сердечно-сосудистую, дыхательную, нервную и прочие внутренние системы организма, начать осваивать сушу (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б; Cherlin, 2015, и др.). Начался процесс рептилизации. Появилось большое количество рептилиеподобных ящеров, перешедших от полуводного к сухопутному образу жизни.

#### *Эволюционное развитие псилотермии*

Второе резкое повышение уровня митохондриального дыхания, а соответственно и базального метаболизма, способствовало дальнейшему развитию псилотермии, значительному улучшению качества активности, адаптивности и конку-

рентоспособности животных, усилило независимость их активности и вообще жизнедеятельности от внешних климатических условий (рис. 3) (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б; Cherlin, 2015, и др.).

Среди **синапсид** примерно 300–265 млн лет назад на Земле обитало большое число эдафозавров, диметродонов, других “пеликозавров”, у подавляющего большинства которых на спинах имелись большие паруса, использующиеся как дополнительное средство для нагревания от солнечных лучей либо для рассеивания избыточного тепла, произведенного эндогенным путем. Но вне зависимости от того, нагревались ли эти животные с помощью парусов или, наоборот, с помощью них они рассеивали тепло, важно другое: само по себе наличие парусов на спинах у большей части групп базовых “пеликозавров” говорит о том, что этим животным требовалось по крайней мере периодически повышать температуру тела, т.е. они изначально были псилотермами. Способ же получения тепла — был ли он преимущественно экзо- или эндогенным — имеет в данном случае второстепенное значение. Их исходный термобиологический статус, скорее всего, можно было бы определить как брадиметаболическую, эктотермическую псилотермию (рис. 3).

Физиологические механизмы поддержания высокой температуры тела, по крайней мере на начальном этапе, удобнее и эффективнее всего было развивать у мелко- или скорее среднеразмерных (редко — крупных, т.е. с длинным хвостом) животных. Именно таковыми в основном и были животные группы “пеликозавров”.

Пока невозможно понять, какие физиологические механизмы регуляции были для этого изначально задействованы, но у ранних мелких родственников млекопитающих — полуводного *Castorocauda* и “юрской белки” *Megaconus* — на окаменелостях уже просматривались остатки волосяного покрова (Ji et al., 2006; Zhou et al., 2013). Это косвенно свидетельствует о высоком уровне термометаболизма и о стремлении не терять впустую дорогой ценой получаемое тепло. Кроме того, вполне обосновано предположение о том, что высокий уровень температуры тела и метаболизма уже существовал у цинодонтот и дицинодонтот (Rey et al., 2017). Скорее всего, термобиологическое состояние всех этих животных можно охарактеризовать как тахиметаболическую, эндотермическую псилотермию (рис. 3).

**Диапсиды** сформировались на Земле примерно 300 млн лет назад. В это время появились и первые архозавры.

В океанах примерно 230 млн лет назад обитали плавающие ящеры ихтиозавры и плезиозавры, о которых известно, что они имели температуру тела ~32–40°C (Billon-Bruyat et al., 2005). Причем, скорее всего, у них была высокая скорость метаболизма, поскольку параллельно в данном исследовании были изучены остатки обитавших вместе с ними других животных: температуры тела этих ящеров были однозначно выше, чем у лучеперых рыб *Enchodus*, и сходны с температурами зубастых морских птиц *Ichthyornis* (Bernard et al., 2010; Hargrell et al., 2016, и др.). Мало того, учитывая голую кожу ихтиозавров и плезиозавров, их постоянное нахождение в воде и высокую двигательную активность, их теплопотери были, очевидно, очень высокими, что подтверждает идею об их тахиметаболической псилотермии.

*Архозавры* и *архозавроморфы* были базовыми формами для многих групп сухопутных диапсид. Для этого времени характерны архозавры ктенозаурициды, у которых на спинах имелись теплообменные паруса, что может свидетельствовать о высокой температуре тела. Среди наиболее старых архозавроморфов примерно 247–174 млн лет назад жил примитивный архозавр *Azendohsaurus laaroussii* с высокой температурой тела, 180–150 млн лет назад — телеозавриды *Teleosauridae* с температурой тела ~27–31°C, а 167–150 млн лет назад — метриоринхи *Metriorhynchidae* с температурой тела ~29–37°C (Séon et al., 2020).

Все эти данные с большей или меньшей степенью достоверности позволяют предполагать, что базовые архозавры однозначно были мезометаболическими псилотермами (Cubo, Jalil, 2019; Séon et al., 2020; Черлин, 2021в, и др.), и именно на этой базе эволюционировали остальные архозавроморфы — динозавры, птерозавры и птицы. Крокодилы же, в отличие от остальных групп, в целях экономии энергии и по другим, пока не совсем понятным, причинам вернулись к брадиметаболической псилотермии.

Похоже, что многие (или, возможно, все) *птицетазовые динозавры* были мезометаболическими псилотермами. Однако можно предполагать, что они имели различные уровни термометаболизма, т.е. мезометаболической псилотермии. Так, у трицератопсов (весом до 11 т) отмечен высокий тепловой поток через костяной воротник на шее (Barrick et al., 1998), а у стегозавров (до 4 т) имелись пронизанные тонкими каналами (т.е. кровеносными сосудами) костяные пластины на спине, безусловно предназначенные для терморегуляции (Hayashi et al., 2012) — скорее всего, для отдачи избытков тепла.

У майзавров (до 6 т) никаких специальных теплообменных радиаторов не было, и, возможно, поэтому достаточно высокий уровень их термометаболизма определял очень высокую температуру тела (до 44°C), благодаря которой они согревали в своих гнездах кладки яиц (Vi et al., 2020). Майзавры, тем не менее, скорее всего, тоже были мезометаболическими, а не тахиметаболическими псилотермами.

У некоторых *ящеротазовых динозавров* (например, у титанозавров – бронтозавров, диплодок, камаразавров) была отмечена достаточно высокая температура тела – до 38°C и даже более (Eagle et al., 2011). По всей видимости, сочетание мезометаболической псилотермии с гигантотермией было функционально эффективным, и поэтому на определенном этапе эволюционного развития, в рамках конкретных преадаптивных и модификационных возможностей у этой группы рептилий, оно оказалось весьма перспективным.

Свойство гигантотермии при небольших удельных энергетических затратах способствовало уменьшению тепловых потерь и поддержанию высокой температуры тела. Но уровень метаболизма и, соответственно, эндотермии был у разных динозавров различным.

Так, температура тела у тираннозавров была немногим выше 30°C (Barrick, Showers, 1994, 1999). Группой ученых были смоделированы характеристики их движения (Sellers et al., 2017). Авторы использовали цифровую реконструкцию ископаемого скелета и провели компьютерное моделирование с помощью двух методов – анализа динамики многотельных систем (multibody dynamic analysis) и стресс-анализа скелета (skeletal stress analysis). Для расчета была использована весьма скромная оценка веса тираннозавра – 7.2 т, хотя максимальная его оценка приближается к 10 т (Hutchinson et al., 2011). Результаты моделирования показали, что бег с таким весом вызвал бы “недопустимо высокую нагрузку на скелет”. Проще говоря, если бы тираннозавр с таким весом решил быстро пробежать, его кости просто сломались бы (Sellers et al., 2017). Мало того, с помощью оригинальной компьютерной модели (Natural Frequency Method), учитывающей работу главных мышц, нагрузку на связки, частоту движения разных частей тела и колебаний хвоста вверх-вниз во время движения, что для этих динозавров было чрезвычайно важно, поскольку только один хвост весил около тонны, голландские исследователи смоделировали походку тираннозавра, его оптимальную и максимально возможную скорость и другие параметры движения (Bijlert et al., 2021). По результатам расчетов

получилось, что тираннозавры двигались намного медленнее, чем от них можно было бы ожидать. Их средняя оптимальная скорость была сравнима со скоростью движения человека – около 5 км/ч, а максимальная возможная скорость могла достигать 16 км/ч и более (Bijlert et al., 2021), хотя, судя по всему, они нечасто это использовали.

Таким образом, эти гиганты, видимо, вели намного более спокойный образ жизни, чем тот, который навязан нам знаменитым фильмом Стивена Спилберга “Парк юрского периода”. Может быть иногда они быстро ходили, нападали на своих медлительных травоядных жертв, может быть используя эффект неожиданности, и вряд ли температура их тела существенно повышалась в результате их активности. То есть, скорее всего, их активность была такова, что они вряд ли от нее перегревались. И если у них не было специальных теплообменных образований на спинах, значит, у них не было и мощного эндогенного термогенеза, тем более представляющего опасность для жизни. Из этого следует, что дополнительный эндогенный термогенез, скорее всего, существовал у тех динозавров, у которых присутствовали теплообменные радиаторы. Или у динозавров именно с такими образованиями мог быть значимый дополнительный эндогенный термогенез.

В юрском периоде на Земле среди ящеротазовых динозавров появились первые птицеподобные группы, но тем не менее это пока еще были именно динозавры. Причины появления такого птицеподобного морфофизиологического типа могло быть несколько. Скорее всего, в базисе развития этого эволюционного направления лежали две важнейших группы свойств: 1) появившаяся в это время тахиметаболическая псилотермия, а также 2) преадаптации и потенциально возможные направления морфофизиологического развития. Весь этот комплекс морфофизиологических характеристик обеспечивал развитие адаптаций к быстрому бегу и освоению воздушного пространства (например, изначально – обитание в лесу с перепархиванием с дерева на дерево), где можно было получить серьезные экологические преимущества, в частности, в связи с отсутствием конкуренции в воздухе. И то, и другое ограничивало размеры тела, поскольку было целесообразным и эффективным только для некрупных животных.

Одной из характеристик этого нового морфофизиологического типа животных было наличие у них перьевого покрова, который создавал эффективный инсультационный слой, способствующий сохранению тепла в теле. Такая инсультация – признак, сопровождающий и сигнализирующий

о наличии тахиметаболической псилотермии, о чем уже говорилось выше.

Вообще, рвущиеся осваивать свободное от конкуренции пространство — небо — динозавры продемонстрировали множество эволюционных попыток освоить воздушную среду. Иногда эти попытки создавали весьма причудливых животных, сочетающих в себе самым неожиданным образом свойства из различных направлений развития. Так, у небольших динозавров амбоптерикса (*Ambopteryx*) и *Yi qi* (Xu et al., 2015) на крыльях имелись кожаные перепонки, как у летучих мышей, а тело было покрыто перьями, как у птиц.

Почти в то же время или чуть позже появились первые птицеподобные динозавры, имеющие много общих черт с птицами. Среди первых птицеподобных динозавров были аурорнис (*Aurornis*) размером с современного фазана (160 млн лет назад) и археорнис, или археоптерикс (*Archaeopteryx*) — зубастая первоптица величиной с ворону, с длинными перьями как на передних, так и на задних лапах, жившая примерно 150–147 млн лет назад.

Чуть позже появились первые настоящие некрупные птицы с беззубым клювом — конфуциусорнисы (*Confuciusornis*) размером с ворону (125–120 млн лет назад), а также разные беззубые или еще зубатые птицы: гансус (*Gansus*) размером с голубя, но выглядевший как гагара или нырок (110 млн лет назад); зубастый морской ихтиорнис (*Ichthyornis*) величиной примерно с голубя (90–84 млн лет назад); бескрылый нелетающий, но прекрасно плавающий, крупный, длиной до 1.8 м гесперорнис (*Hesperornis*) (75 млн лет назад), и др. Из всех этих ископаемых птиц у ихтиорниса была определена температура тела, и она составила около 39°C (Bernard et al., 2010; Harrell et al., 2016).

Примерно в то же время и даже немного позднее в кладе ящеротазовых параллельно появлялись некрупные птицеподобные динозавры, покрытые перьями: каудиптерикс (*Caudipteryx*) величиной с индейку (125–120 млн лет назад); синозавроптерикс (*Sinosauropteryx*) величиной с крупного фазана (125–122 млн лет назад); овираптор (*Oviraptor*) длиной около 2 м (90–70 млн лет назад); троодон (*Troodon*) до 2.5 м в длину и до 50 кг веса (78–75 млн лет назад); рахонавис (*Rahonavis*) длиной около 60 см и весом немногим более полукилограмма (примерно 72–66 млн лет назад). У них были птичьи крылья с длинными маховым и перьями, которые сочетались с совершенно рептильным строением остального тела. Были и другие подобные животные. Мы уже упоминали о том, что у некоторых из них отмечено наличие

постоянной высокой температуры тела — до 38°C (Eagle et al., 2015; Dawson et al., 2020).

По всей видимости, переходы от бради- к мезо- и тем более к тахиметаболической псилотермии были чрезвычайно важными эволюционными событиями. Возможно, они базировались на различных биохимических механизмах как в целом, так и у разных групп и клад в частности. Главное, как мы уже говорили выше, — физиологическая направленность на повышение и стабилизацию высокой температуры тела. Таким образом, по нашему представлению, проявления среднего, а затем и высокого уровней базального метаболизма и эндогенной теплопродукции появились у некоторых групп животных как дискретные биохимические характеристики, скорее всего, как важнейшие ароморфозы (Черлин, 2012, 2017, 2021a, б).

#### РАЗЛИЧИЯ В МЕХАНИЗМАХ ТЕПЛОКРОВНОСТИ МЕЖДУ ПТИЦАМИ И МЛЕКОПИТАЮЩИМИ

У нас нет возможности исследовать биохимические особенности термогенеза у динозавров или териодонтов. Но сравнение этих процессов у птиц и млекопитающих, являющихся конечными звеньями разных ветвей эволюционного развития, кое-что об этом может рассказать.

И млекопитающие, и птицы обладают настоящей эндотермией, т.е. высокая температура их тела поддерживается преимущественно за счет внутренней теплопродукции. Но тем не менее принципы ее организации у двух этих групп несколько различаются. Основным, хотя и не единственным термогенным органом у зверей (плацентарных млекопитающих), как высшей формы в плане развития эндотермии, является бурая жировая ткань. Ни у каких других млекопитающих (однопроходных и сумчатых), как и у других групп животных вообще, такой важной ткани нет.

Можно выделить два вида термогенеза. Первый — это обязательный термогенез, основанный на базальном метаболизме, необходимый для поддержания жизнедеятельности животного. Он включает индуцированный питанием термогенез, связанный с перевариванием пищи и ее усвоением. Но в контактах с неблагоприятными условиями внешней среды животные должны запускать физиологические процессы, называемые терморегуляторным термогенезом. Этот факультативный термогенез может происходить в скелетных мышцах при физической работе, или в ответ на холодовое воздействие (дрожательный термогенез), или в бурой жировой ткани у плацентарных млекопитающих (недрожательный

термогенез). Птицы могут демонстрировать мощную ответную реакцию на холодовой стресс как за счет дрожательного термогенеза, так и без него за счет увеличения скорости метаболизма (Vicudo et al., 2001). Это говорит о присутствии у птиц недрожательного термогенеза, несмотря на то, что у них нет бурого жира (Mozo et al., 2005).

Благодаря семейству разобщающих белков UCP(1–3) происходят экзотермические реакции. Но UCP млекопитающих и птиц различаются как по биохимической структуре, так и по физиологическим функциям.

В митохондриях присутствуют внутренняя и внешняя мембраны. На внутренней мембране находятся некоторые митохондриальные переносчики метаболитов, которые переносят анионы АТФ, АДФ, фосфат, оксоглутарат, малат или глутамат и др. К таким переносчикам относится и разобщающий белок UCP1. Носитель и канал различаются максимальной скоростью транспорта (в канале она намного выше) и типом взаимодействия с транспортируемыми молекулами. У носителей более тесное взаимодействие приводит к изменению структуры белка, необходимого для транспорта (Kramer, 1994), тогда как в канале ионы проходят через поры (Jan L., Jan Y., 1989). В 1980-х годах были секвенированы носитель АТФ/АДФ и UCP1 (Aquila et al., 1982, 1985; Saraste, Walker, 1982; Bouillaud et al., 1986).

При сравнении аминокислотной последовательности различных форм UCP птиц и млекопитающих выяснилось, что UCP птиц ближе по структуре к UCP2 и UCP3 (около 70%), чем к UCP1 (55%) (Raimbault et al., 2001; Vianna et al., 2001). Фактически физиологическая роль изоформ UCP2 и UCP3, их участие в термогенезе, их разобщающий эффект (по крайней мере для UCP2) и их значение *in vivo* до конца еще не определены (Ricquier, Bouillaud, 2000a, b). Специальные исследования на мышцах (Arsenijevic et al., 2000; Vidal-Puig et al., 2000; Clapham et al., 2000) показывают, что функция UCP птиц ближе к функциям UCP2 или UCP3, или же UCP птиц может выполнять разные роли в зависимости от локализации ткани или физиологического состояния. Например, известно, что переносчик АТФ/АДФ обладает разобщающей активностью при воздействии холода на крыс (Simonyan, Skulachev, 1998), что также предполагается и для птиц (Toyomizu et al., 2002).

При этом у однопроходных и сумчатых сильнее выражен сократительный, т.е. дрожательный термогенез, а у плацентарных — несократительный, недрожательный термогенез (Слоним, 1952,

1986, и др.). Дрожательный термогенез также превалирует и у птиц, хотя частично в мышцах и в других тканях у них может присутствовать и недрожательный термогенез, несмотря на отсутствие у них бурой жировой ткани (Toyomizu et al., 2002; Mozo et al., 2005; Legendre, Davesne, 2020, и др.).

Таким образом, можно сказать, что биохимические механизмы термогенеза у птиц и млекопитающих, так же как и механизмы их терморегуляции, отличаются друг от друга. Другими словами, обе группы достигают состояния тахиметаболической псилотермии, но разными эволюционными путями. А это, в свою очередь, свидетельствует о высокой значимости введенного нами понятия “псилотермии” в эволюции позвоночных животных.

### РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ПСИЛОТЕРМИЕЙ ПОЗВОНОЧНЫХ И ТЕПЛОЛЮБИВОСТЬЮ НЕКОТОРЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Еще с начала 1930-х годов И.Д. Стрельников изучал температуры тела у разных групп беспозвоночных животных в естественных условиях. Он выяснил, что многие активные насекомые нуждаются в высоких температурах тела (близких к 40°C), по поводу чего опубликовал целую серию статей (Стрельников, 1932, 1934, 1935а, б, и др.).

Но дело в том, что любое эндогенное повышение температуры тела у насекомых происходит только двумя путями: за счет нагревания от внешних источников (в основном от солнца) или за счет сократительного термогенеза (благодаря работе мышц, что является у них не действием, специально направленным на повышение температуры тела, а побочным следствием их активности). То есть у них не наблюдается той самой “направленности” на повышение температуры тела. В отличие от позвоночных, они специально нагреваются только для исполнения каких-то важных физиологических функций: переваривания, роста и развития, специальных форм деятельности (сбор в кулиги и коллективные перелеты у саранчи) и т.п. Таким образом, действие специального регуляторного механизма, заставляющего поднимать температуру тела, у беспозвоночных не отмечается. Поэтому, несмотря на то, что беспозвоночные имеют высокую температуру тела, они не являются псилотермами.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В связи с изменением понимания приоритетов в термобиологических взаимодействиях предложен новый вариант описания термобиологических статусов позвоночных животных. В основе



этого описания лежат два понятия. **Хамилотермия** – тип термобиологического статуса, при котором животные имеют температуру тела, мало отличающуюся от температуры внешней среды, чаще всего ниже 28–30°C, и не стремятся направленно ее повышать (рыбы и большая часть амфибий). **Псилотермия** – тип термобиологического статуса, при котором у животных отмечается направленность на периодическое или постоянное повышение и удержание температуры тела в пределах примерно от 28–30 до 45°C (в зависимости от вида). При этом температура тела псилотермов обычно выше температуры внешней среды, что достигается использованием либо внешнего тепла, либо эндогенного термогенеза.

2. Появление рептилий в эволюции ознаменовало и появление псилотермии, поскольку сами они и все животные, развившиеся в эволюции на их основе, стали псилотермами.

3. Именно псилотермия стала той базой, основой, на которой произошли дальнейшее становление и морфофизиологическая эволюция позвоночных.

4. Псилотермия может быть разделена на несколько основных типов.

*Брадиметаболическая псилотермия* – тип термобиологического статуса, при котором животные, в размерах обычно не превышающие 1–4 м, постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) в основном за счет внешних источников тепла при низком уровне термометаболизма, преимущественно посредством эктотермного, пойкилотермного типов терморегуляции. К брадиметаболическим псилотермам относятся все современные рептилии и, возможно, “пеликозавры”.

*Мезометаболическая псилотермия* – тип термобиологического статуса, при котором животные постоянно или часть времени суток (периодически) поднимают и удерживают температуру тела на достаточно высоком уровне (выше 28–30°C) посредством среднего уровня термометаболизма эндотермным, гомойотермным или гигантотермным типами терморегуляции. К мезометаболическим псилотермам относятся многие териодонты, архозавроморфы, динозавры.

*Тахиметаболическая псилотермия* – тип термобиологического статуса, при котором животные стремятся постоянно поднимать и удерживать температуру тела на достаточно высоком уровне (от 28–30 до примерно 44°C), что реализуется посредством относительно высокого уровня термометаболизма и в основном эндотермным, гомой-

отермным типом терморегуляции у животных разных размеров, часто связанным с развитием инсуляции (перья, мех, толстый слой подкожного жира). К тахиметаболическим псилотермам относятся некоторые эволюционно продвинутые териодонты (цинодонты, дицинодонты), птицеподобные динозавры (овирапторы, троодоны, археоптериксы и др.), крупные морские рептилии (мозазавры, ихтиозавры и плезиозавры), а также развитые настоящие птицы и млекопитающие.

Описаны некоторые важнейшие биохимические различия в обеспечении эндотермии у птиц и млекопитающих.

5. Псилотермия – важнейшая характеристика рептилий и всех позвоночных животных, развившихся на их основе. Но остается неизвестным регуляционный механизм в центральной нервной системе и, возможно, какие-то другие (биохимические, физиологические и пр.) особенности, которые определяют и поддерживают проявления этого свойства у рептилий, птиц и млекопитающих, в том числе и у человека.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гаврилов В.М.*, 2012. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 2. С. 88–113.
- Голованов В.К.*, 2013. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс. 300 с.
- Горшков В.Г.*, 1982. Энергетика передвигающихся животных // Экология. № 1. С. 1–14.
- Горшков В.Г.*, 1983. Мощность и скорость передвижения животных разных размеров // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 5. С. 661–678.
- Горшков В.Г.*, 1995. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ. 470 с.
- Проссер Л.*, 1977. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир. 608 с.
- Рюмин А.В.*, 1939. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм // Сб. студ. науч. работ МГУ. Вып. 6. С. 55–84.
- Рюмин А.В.*, 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных // Успехи соврем. биологии. Т. 12. № 3. С. 504–515.
- Слоним А.Д.*, 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих М.; Л.: Изд-во АН СССР. 328 с.
- Слоним А.Д.*, 1986. Эволюция терморегуляции. Л.: Наука. 74 с.
- Соколов В.Е., Сухов В.П., Чернышев Ю.М.*, 1975. Радиотелеметрическое исследование суточных колеба-

- ний температуры тела серого варана – *Varanus griseus* // Зоол. журн. Т. 54. № 9. С. 1347–1356.
- Стрельников И.Д., 1932. Действие солнечной радиации и ветра на температуру тела и поведение личинок саранчи *Locusta migratoria* L. // Сб. ВИЗР. № 4. С. 76–81.
- Стрельников И.Д., 1934. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных (к экологии животных пустыни Каракумы) // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. Т. 17–18. С. 313–372.
- Стрельников И.Д., 1935а. К вопросу о продукции теплоты насекомых при движении и под действием солнечной радиации // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. Т. 19. Вып. 1. С. 243–255.
- Стрельников И.Д., 1935б. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи *Locusta migratoria* L. // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 2. № 4. С. 637–734.
- Стрельников И.Д., 1948. Значение солнечной радиации и взаимодействия физико-географических факторов в экологии животных различных ландшафтов (К вопросу о значении физической географии в экологии животных) // Проблемы физ. географии. № 13. С. 145–155.
- Черлин В.А., 2012. Организация процесса жизни как системы. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”. 124 с.
- Черлин В.А., 2013. Сравнение термобиологии сцинкового (*Teratoscincus scincus scincus*) и гребнепалого (*Crossobamon evermanni*) гекконов // Вестн. Тамбов. ун-та. Сер. Естеств. и техн. науки. Т. 18. Вып. 6. С. 3110–3112.
- Черлин В.А., 2014. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. 442 с.
- Черлин В.А., 2017. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи соврем. биологии. Т. 137. № 5. С. 479–497.
- Черлин В.А., 2021а. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 1. Эволюция, связанная с высокой температурой тела // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 1. С. 78–104.
- Черлин В.А., 2021б. Гипотеза о механизмах эволюционного процесса и его канализации на примере позвоночных животных. 2. Некоторые механизмы эволюционного процесса у позвоночных // Успехи соврем. биологии. Т. 141. № 2. С. 189–208.
- Черлин В.А., 2021в. Эволюция термобиологических статусов у позвоночных животных. 1. Температуры тела вымерших и современных рептилий // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 6. С. 445–458.
- Черлин В.А., Целлариус А.Ю., 1981. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin, 1981 от температурных условий в Южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука. С. 96–108.
- Черлин В.А., Целлариус А.Ю., Громов А.В., 1983. К температурной биологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в Каракумах // Экология. № 2. С. 84–87.
- Четанов Н.А., Литвинов Н.А., Югов М.В., 2014. Влияние температуры на интенсивность метаболизма у двух видов круглоголовков // Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 16. № 5 (1). С. 445–447.
- Andersen H.T., 1966. Physiological adaptations of diving vertebrates // *Physiol. Rev.* V. 46. P. 213–243.
- Aquila H., Link T.A., Klingenberg M., 1985. The uncoupling protein from brown fat mitochondria is related to the mitochondrial ADP/ATP carrier. Analysis of sequence homologies and of folding of the protein in the membrane // *EMBO J.* V. 4. P. 2369–2376.
- Aquila H., Misra D., Eulitz M., Klingenberg M., 1982. Complete amino acid sequence of the ATP/ADP carrier from beef heart mitochondria // *Hoppe Seylers Z. Physiol. Chem.* V. 363. № 3. P. 345–349.
- Arsenijevic D., Onuma H., Pecqueur C., Raimbault S., Manning B.S. et al., 2000. Disruption of the uncoupling protein-2 gene in mice reveals a role in immunity and reactive oxygen species production // *Nat. Genet.* V. 26. P. 435–439.
- Barrick R.E., Showers W.J., 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes // *Science.* V. 265. P. 222–224.
- Barrick R.E., Showers W.J., 1999. Thermophysiology and biology of *Giganotosaurus*: comparison with *Tyrannosaurus* // *Palaeontol. Electron.* V. 2. № 2. P. 1–22.
- Barrick R.E., Stoskopf M.K., Marcot J.D., Russell D.A., Showers W.J., 1998. The thermoregulatory functions of the *Triceratops* frill and horns: Heat flow measured with oxygen isotopes // *J. Vertebr. Paleontol.* V. 18. P. 746–750.
- Bartholomew G.A., McMillen R.E., 1961. Oxygen consumption, estivation, and hibernation in the kangaroo mouse, *Microdipodops pallidus* // *Physiol. Zool.* V. 34. P. 177–183.
- Bartholomew G.A., Dawson W.R., Lasiewski R.C., 1970. Thermoregulation and heterothermy in some of the smaller flying foxes (Megachiroptera) of New Guinea // *Z. Vergl. Physiol.* V. 70. P. 196–209.
- Beamish F.W.H., Mookherjee P.S., 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. 1. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus* L. // *Can. J. Zool.* V. 42. № 2. P. 161–175.
- Benedict F.G., 1938. *Vital Energetics: A Study in Comparative Basal Metabolism.* Washington: Carnegie Inst. Washington. 215 p.
- Bernard A., Lecuyer C., Vincent P., Amiot R., Bardet N. et al., 2010. Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles // *Science.* V. 328. № 5984. P. 1379–1382.

- Bi S., Amiot R., Peyre de Fabrègues C., Pittman M., Lamanna M.C. et al., 2020. An oviraptorid preserved atop an embryo-bearing egg clutch sheds light on the reproductive biology of non-avian theropod dinosaurs // *Sci. Bull.* V. 66. № 9. P. 947–954.
- Bicudo J.E.P.W., Vianna C.R., Chaui-Berlinck J.G., 2001. Thermogenesis in birds // *Biosci. Rep.* V. 21. № 2. P. 181–188.
- Bijlert P.A., van, Soest A.J.K., van, Schulp A.S., 2021. Natural frequency method: Estimating the preferred walking speed of *Tyrannosaurus rex* based on tail natural frequency // *R. Soc. Open Sci.* V. 8. Art. 201441.
- Billon-Bruyat J.-P., Lécuyer C., Martineau F., Mazin J.M., 2005. Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of western Europe: Implications for the ecology of fish, turtles, and crocodylians // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* V. 216. P. 359–375.
- Block B.A., 1986. Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, and spearfishes // *J. Morphol.* V. 190. P. 169–189.
- Block B.A., 1994. Endothermy in fish: thermogenesis, ecology and evolution // *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes* / Eds Hochachka P.M., Mommsen T. Amsterdam: Elsevier. P. 269–311.
- Bouillaud F., Weissenbach J., Ricquier D., 1986. Complete cDNA-derived amino acid sequence of rat brown fat uncoupling protein // *J. Biol. Chem.* V. 261. P. 1487–1490.
- Brody S., 1945. *Bioenergetics and Growth*. N.Y.: Reinhold Publ. Corp. 1023 p.
- Carey F.G., 1982. A brain heater in the swordfish // *Science*. V. 216. P. 1327–1329.
- Case T.J., 1976. Seasonal aspects of thermoregulatory behavior in the chuckwalla, *Sauromalus obesus* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae) // *J. Herpetol.* V. 10. № 2. P. 85–95.
- Cherlin V.A., 2015. The biochemical basis of staging in evolution of vertebrates // *Some Important Aspects of Thermal Biology of Reptiles*. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing. P. 140–192.
- Clapham J.C., Arch J.R., Chapman H., Haynes A., Lister C. et al., 2000. Mice overexpressing human uncoupling protein-3 in skeletal muscle are hyperphagic and lean // *Nature*. V. 406. P. 415–418.
- Crawford E.C., Lasiewski R.C., 1968. Oxygen consumption and respiratory evaporation of emu and rhea // *Condor*. V. 70. № 4. P. 333–339.
- Cubo J., Jalil N.-E., 2019. Bone history of *Azendohsaurus laaroussii*: Implication for the evolution of thermometabolism in Arcosauromorpha // *Paleobiology*. V. 45. № 2. P. 317–330.
- Dawson W.R., Templeton J.R., 1966. Physiological responses to temperature in the alligator lizard, *Gerrhonotus multicarinatus* // *Ecology*. V. 47. № 5. P. 759–765.
- Dawson W.R., Tordoff H.B., 1959. Relation of oxygen consumption to temperature in the Evening Grosbeak // *Condor*. V. 61. № 6. P. 388–396.
- Dawson R.R., Field D.J., Hull P.M., Zelenitsky D.K., Therrien F., Affek H.P., 2020. Eggshell geochemistry reveals ancestral metabolic thermoregulation in Dinosauria // *Sci. Adv.* V. 6. № 7. Art. eaax9361.
- Dickson K.A., Graham J.B., 2004. Evolution and consequences of endothermy in fishes // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 77. P. 998–1018.
- Eagle R.A., Tütken T., Martin T.S., Tripathi A.K., Fricke H.C. et al., 2011. Dinosaur body temperatures determined from isotopic ( $^{13}\text{C}$ – $^{18}\text{O}$ ) ordering in fossil biominerals // *Science*. V. 333. № 6041. P. 443–445.
- Eagle R.A., Enriquez M., Grellet-Tinner G., Perez-Huerta A., Hu D. et al., 2015. Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggests differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs // *Nat. Commun.* V. 6. Art. 8296.
- Galvao P.E., Tarasantchi J., Guertzenstein P., 1965. Heat production of tropical snakes in relation to body weight and body surface // *Am. J. Physiol.* V. 209. № 3. P. 501–506.
- Gavrilov V.M., 2020. Territoriality and flock formation as possible mechanisms for maintaining species stability: Commentary on V.G. Gorshkov, A.M. Makarieva (2020) “Key ecological parameters of immobile and locomotive life” // *Russ. J. Ecosyst. Ecol.* V. 5. № 3. P. 1–7.
- Glossary of terms for thermal physiology, 2003. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission) // *J. Therm. Biol.* V. 28. P. 75–106.
- Graham J.B., Dickson K.A., 2000. The evolution of thunniform locomotion and heat conservation in scombrid fishes: New insights based on the morphology of *Allothunnus fallai* // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 129. P. 419–466.
- Graham J.B., Dickson K.A., 2001. Anatomical and physiological specialization for endothermy // *Tuna: Physiology, Ecology, and Evolution. Fish Physiology*. V. 19 / Eds Block B.A., Stevens E.D. San Diego: Academic Press. P. 121–165.
- Graham J.B., Koehn F.J., Dickson K.A., 1983. Distribution and relative proportions of red muscle in scombrid fishes: Consequences of body size and relationships to locomotion and endothermy // *Can. J. Zool.* V. 61. P. 2087–2096.
- Harrell T.L., Perez-Huerta A., Suarez C.A., 2016. Endothermic mosasaurs? Possible thermoregulation of late Cretaceous Mosasaurs (Reptilia, Squamata) indicated by stable oxygen isotopes in fossil biapatite in comparison with coeval marine fish and pelagic seabirds // *Palaeontology*. V. 59. № 3. P. 351–363.
- Hawkins A.E., Jewell P.A., Tomlinson G., 1960. The metabolism of some British shrews // *Proc. Zool. Soc. London*. V. 135. № 1. P. 99–103.
- Hayashi S., Carpenter K., Watabe M., McWhinney L.A., 2012. Ontogenetic histology of *Stegosaurus* plates and spikes // *Palaeontology*. V. 55. № 1. P. 145–161.

- Hudson J.W., Bertram F.W., 1966. Physiological responses to temperature in the ground skink, *Lygosoma laterale* // *Physiol. Zool.* V. 34. P. 21–29.
- Hudson J.W., Kimzey S.L., 1966. Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the house sparrow, *Passer domesticus* // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 17. № 1. P. 203–217.
- Hutchinson J.R., Bates K.T., Molnar J., Allen V., Makovicky P.J., 2011. A computational analysis of limb and body dimensions in *Tyrannosaurus rex* with implications for locomotion, ontogeny, and growth // *PLoS One.* V. 6. № 10. Art. e26037.
- Jan L.Y., Jan Y.N., 1989. Voltage-sensitive ion channels // *Cell.* V. 56. № 1. P. 13–25.
- Ji Q., Luo Z.X., Yuan C.X., Tabrum A.R., 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals // *Science.* V. 311. P. 1123–1127.
- Katz S.L., 2002. Design of heterothermic muscle in fish // *J. Exp. Biol.* V. 205. № 15. P. 2251–2266.
- King D., 1980. The thermal biology of free-living sand goannas (*Varanus gouldii*) in southern Australia // *Copeia.* № 4. P. 755–767.
- Kramer R., 1994. Functional principles of solute transport systems: concepts and perspectives // *Biochim. Biophys. Acta.* V. 1185. № 1. P. 1–34.
- Lasiewski R.C., 1963. Oxygen consumption of torpid, resting, active, and flying hummingbirds // *Physiol. Zool.* V. 36. P. 122–140.
- Lee J.C., 1980. Comparative thermal ecology of two lizards // *Oecologia.* V. 44. № 2. P. 171–176.
- Legendre L.J., Davesne D., 2020. The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 375. № 1793. Art. e20190136.
- Lord R.D., Bellrose F.C., Cochran W.W., 1962. Radio telemetry of the respiration of a flying duck // *Science.* V. 137. P. 39–40.
- Mackay R.S., 1968. Observations on peristaltic activity versus temperature and circadian rhythms in undisturbed *Varanus flavescens* and *Ctenosaura pectinata* // *Copeia.* № 2. P. 252–259.
- McGinnis S.M., Dickson L.M., 1967. Behavioural thermoregulation in the desert iguana // *Science.* V. 158. № 3783. P. 1757–1759.
- McGinnis S.M., Falkenstein M., 1971. Thermoregulatory behavior in three sympatric species of iguanid lizards // *Copeia.* № 3. P. 552–554.
- McGinnis S.M., Moore R.G., 1969. Thermoregulation in the *Boa constrictor* // *Herpetologica.* V. 25. № 1. P. 38–45.
- Meek R., Jolley E., 2006. Body temperatures of the Common toad, *Bufo bufo*, in the Vendee, France // *Herpetol. Bull.* V. 95. P. 21–24.
- Morrisette J.M., Franck J.P.G., Block B.A., 2003. Characterization of ryanodine receptor and Ca<sup>2+</sup>-ATPase isoforms in the thermogenic heater organ of blue marlin (*Makaira nigricans*) // *J. Exp. Biol.* V. 206. P. 805–812.
- Mozo J., Emre Y., Bouillaud F., Ricquier D., Criscuolo F., 2005. Thermoregulation: What role for UCPs in mammals and birds? // *Biosci. Rep.* V. 25. № 3–4. P. 227–249.
- Osgood D.W., 1970. Thermoregulation in water snake studied by telemetry // *Copeia.* № 3. P. 568–571.
- Pearson O.P., Bradford D.F., 1976. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // *Copeia.* № 1. P. 155–170.
- Raimbault S., Dridi S., Denjean F., Lachuer J., Couplan E. et al., 2001. An uncoupling protein homologue putatively involved in facultative muscle thermogenesis in birds // *Biochem. J.* V. 353. P. 441–444.
- Ralph R., Everson I., 1968. The respiratory metabolism of some Antarctic fish // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 27. P. 299–307.
- Rey K., Amiot R., Fourel F., Abdala F., Fluteau F. et al., 2017. Oxygen isotopes suggest elevated thermometabolism within multiple Permo-Triassic therapsid clades // *eLife.* V. 6. Art. e28589.
- Ricquier D., Bouillaud F., 2000a. The uncoupling protein homologues: UCP1, UCP2, UCP3, StUCP and AtUCP // *Biochem. J.* V. 345. P. 161–179.
- Ricquier D., Bouillaud F., 2000b. Mitochondrial uncoupling proteins: from mitochondria to the regulation of energy balance // *J. Physiol.* V. 529. P. 3–10.
- Saint-Girons H., 1975. Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe // *Vie Milieu.* V. 25. Fasc. 1. Ser. C. P. 137–168.
- Saraste M., Walker W.E., 1982. Internal sequence repeats and the path of polypeptide in mitochondrial ADP/ATP translocase // *FEBS Lett.* V. 144. P. 250–254.
- Sellers W.I., Pond S.B., Brassey C.A., Manning P.L., Bates K.T., 2017. Investigating the running abilities of *Tyrannosaurus rex* using stress-onstrained multibody dynamic analysis // *PeerJ.* V. 5. Art. e3420.
- Séon N., Amiot R., Martin J.E., Young M.T., Middleton H. et al., 2020. Thermophysiology of Jurassic marine crocodylomorphs inferred from the oxygen isotope composition of their tooth apatite // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 375. № 1793. Art. 20190139.
- Simonyan R.A., Skulachev V.P., 1998. Thermoregulatory uncoupling in heart muscle mitochondria: Involvement of the ATP/ADP antiporter and uncoupling protein // *FEBS Lett.* V. 436. P. 81–84.
- Stebbins R.C., Barwick R.E., 1968. Radiotelemetric study of thermoregulation in a land monitor // *Copeia.* № 3. P. 541–547.
- Toyomizu M., Masatoshi U., Shinichi S., Yoshinori S., Kan S., Yukio A., 2002. Cold-induced mitochondrial uncoupling and expression of chicken UCP and ANT mRNA in chicken skeletal muscle // *FEBS Lett.* V. 529. P. 313–318.
- Tucker V.A., 1973. Bird metabolism during flight: evaluation of a theory // *J. Exp. Biol.* V. 58. P. 689–709.
- Vianna C.R., Hagen T., Zhang C.Y., Bachman E., Boss O. et al., 2001. Cloning and characterization of an uncoupling homolog in hummingbirds // *Physiol. Genomics.* V. 5. P. 137–145.
- Vidal-Puig A.J., Grujic D., Zhang C.Y., Hagen T., Boss O. et al., 2000. Energy metabolism in uncoupling protein 3 gene knockout mice // *J. Biol. Chem.* V. 275. P. 16258–16266.

- Wegner N.C., Snodgrass O.E., Dewar H., Hyde J.R., 2015. Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus* // Science. V. 348. № 6236. P. 786–789.
- Werner Y.L., Whitaker A.H., 1978. Observations and comments on the body temperatures of some New Zealand reptiles // New Zeal. J. Zool. V. 5. № 2. P. 375–393.
- Xu X., Zheng X., Sullivan C., Wang X., Xing L. et al., 2015. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings // Nature. V. 521. № 7550. P. 70–73.
- Zhou C.F., Wu S., Martin T., Luo Z.X., 2013. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations // Nature. V. 500. P. 163–167.

## Evolution of thermobiological status in vertebrate animals.

### 2. Development of the relationship with temperature in vertebrate animals

V. A. Cherlin\*

*Dagestan State University*

*Gadzhieva, 43-a, Makhachkala, Republic of Dagestan, 367008 Russia*

*\*e-mail: cherlin51@mail.ru*

This is the second part of the analytical review devoted to the origin and evolutionary development of relations between different aspects of vertebrate biology with the temperature and heat factor. A new vision and description of the thermobiological statuses of vertebrates has been proposed. The main feature underlying the classification of thermobiological statuses is the physiological need and orientation to increase and maintain periodically or constantly the body temperature above 28–30°C. Moreover, the way by which this property is realized (homeo- or poikilothermy, ecto- or endothermy, brady- or tachymetabolism) is only of secondary importance. Hamilothermia is the thermobiological status of vertebrate animals, in which the body temperature is close to the ambient temperatures, and its level did not rise in a directed manner and was not maintained by the animals above 28–30°C (fish, amphibians). Psilothermy is the thermobiological status of vertebrates, in which the body temperature is usually higher than the ambient temperature, and which provides the physiological need of a periodic or constant increase and maintenance of body temperature above 28–30°C. One of the most important features of the first reptiles that appeared in evolution is their psilothermy. All animals that developed on their basis in course of further evolution were already psilothermic. “Pelicosaurs” and all modern reptiles belong to bradymetabolic psilotherms. To mesometabolic psilotherms belong many theriodonts, archosauromorphs, dinosaurs, pterosaurs. To tachymetabolic psilotherms – some evolutionarily advanced theriodonts (cynodonts, dicynodonts) and birdlike dinosaurs (oviraptors, troodonts, archeopteryx, etc.), large marine reptiles (mosasaurs, ichthyosaurs and plesiosaurs), as well as present birds and mammals. Some of the most important biochemical differences in the maintenance of endothermia in birds and mammals are described.

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

DOI: 10.31857/S0044459621330010

### ИНФОРМАЦИЯ О ЖУРНАЛЕ

“Журнал общей биологии” выпускается 6 раз в год Российской академией наук и публикует материалы по проблематике, представляющей интерес для широкого круга биологов. Узкоспециальные материалы могут быть опубликованы в исключительных случаях по предварительному согласованию с Редакционной коллегией в том случае, если они связаны с новейшими достижениями в “точках роста” современной науки или представляют особый интерес в методическом отношении. Часть опубликованных статей, отбираемых по решению Редколлегии, публикуется в англоязычной версии журнала в составе издания “**Biology Bulletin Reviews**”, выпускаемого международным издательством. Авторы переводных статей, совместно с редакцией журнала, участвуют в подготовке статей на стадии перевода на английский язык и корректуры текста.

### ТИПЫ ПУБЛИКАЦИЙ

Журнал публикует оригинальные и обзорные статьи, а также рецензии и хроники. Серии статей под общим названием принимаются в исключительных случаях по решению Редакционной коллегии после представления автором всех статей серии и их положительной оценки. Публикация материалов конференций, симпозиумов, “круглых столов”, школ и т.п. возможна по согласованию с Редколлекцией. Соответствующим Оргкомитетам следует обращаться с предложениями к Главному редактору или в Редакцию “Журнала общей биологии”. Все представляемые материалы проходят рецензирование внешних специалистов, отбираемых Редакционной коллегией, и публикуются после положительного отзыва рецензентов и членов Редакционной коллегии. Редакция оставляет за собой право производить сокращения или стилистические изменения текста, не затрагивающие содержательной стороны статьи, без согласования с автором(ами). Представляемые в Редакцию рукописи не могут быть опубликованы ранее в других изданиях (издательствах) или одновременно направлены в другие издания (издательства) для опубликования. К рассмотрению не принимаются статьи, нарушающие этику публикаций: статья содержит плагиат (в том числе самоплагиат) и заимствования без разрешений правообладателей.

Подготовленную к печати рукопись следует передавать в Редакцию журнала через издательский портал Pleiades Publishing (<https://publish.sciencejournals.ru/login>) или направлять на электронный адрес Редакции – [obbio@pleiadesonline.com](mailto:obbio@pleiadesonline.com). Новые статьи редакция принимает только в электронной версии в формате DOC. Бумажный вариант предоставлять не нужно!

В состав электронной версии рукописи должны входить: файлы, содержащие все элементы статьи (текст, таблицы, иллюстрации), и исходные файлы иллюстраций, соответствующие техническим требованиям.

### ПРАВООТНОШЕНИЯ С ИЗДАТЕЛЬСТВОМ

Рассмотрение представляемых материалов возможно только после заключения “Договора о передаче авторского права” между автором (авторами) и Российской академией наук в лице главного редактора “Журнала общей биологии”. К рукописи необходимо приложить заполненный автором (авторами) “Договор о предоставлении права использования статьи в научном журнале” (образец см. на сайте Издательства [http://sciencejournals.ru/pub/license\\_agreement\\_ru.docx](http://sciencejournals.ru/pub/license_agreement_ru.docx)).

### ОФОРМЛЕНИЕ РУКОПИСЕЙ

Авторам следует обратить серьезное внимание на оформление направляемых в “Журнал общей биологии” рукописей, так как отход от требований Редакции может сильно задержать публикацию или стать основанием для отклонения рукописи без ее рассмотрения по существу.

1. **Объем** рукописи не должен превышать 35 стр., включая таблицы, иллюстрации и список литературы. **Язык** публикаций русский.

2. **Первая страница** рукописи обязательно должна содержать: код УДК (кроме кратких рецензий и информационных сообщений), название статьи, инициалы и фамилию(и) автора(ов), почтовый адрес организации, сотрудником которой является автор(ы), аннотацию (см. ниже) (кроме кратких рецензий и информационных сообщений). Необходимо также указать адрес электронной почты, по которому можно связываться с автором.

3. **Название статьи** должно кратко, но максимально точно отражать затронутую проблему. Избегайте неконкретных названий типа “К вопросу о роли энзима N в гастрюляции X”, помните, что слова, фигурирующие в названии, используются как ключевые в различных информационных системах. Четкое и точное название статьи – важнейший способ привлечь внимание широкого круга ученых к Вашей работе. Названия организмов целесообразно давать в заголовке по-латински, полностью (род, вид) и указывать принадлежность к высшим таксонам (за исключением общеизвестных объектов вроде *Drosophila melanogaster*, *Escherichia coli* и т.п.).

4. **Аннотация.** Приступая к написанию аннотации, помните, что для большого круга читателей все знакомство с Вашей статьей ограничится прочтением ее названия и аннотации. Поэтому относитесь к аннотации как к чрезвычайно важной и ответственной работе. Не употребляйте выражений типа “статья посвящена обсуждению проблемы...” или “обсуждены причины и высказаны некоторые соображения о природе...”, которые не несут никакой информации о Вашем вкладе в разработку проблемы, а также чисто декларативных предложений вроде “данная проблема имеет существенное теоретическое и немаловажное практическое значение”. Текст аннотации должен быть максимально информативным и отражать прежде всего основные результаты Вашей работы и, по мере возможности, способы их получения. Иногда целесообразно привести краткое обоснование основной задачи Вашей работы, желательно указывать место проведения исследования и названия использованных объектов. Все видовые названия организмов следует давать полностью, если необходимо – с указанием их принадлежности к высшему таксону [например, *Asellus aquaticus* (Isopoda: Crustacea)]; авторов при латинских названиях приводите только тогда, когда это принципиально важно для понимания содержания статьи. Если основным результатом работы являются определенные количественные показатели или же математические формулы, постарайтесь включить их в текст аннотации с указанием значений всех элементов формулы. Оптимальный объем аннотации – от 0.5 до 1 страницы.

К рукописи должно быть приложено резюме на английском языке, включающее название статьи, транслитерацию фамилий авторов и общепринятое название учреждения, где выполнена работа.

5. **Текст** всех разделов статьи, включая текстовую часть таблиц, должен быть напечатан через 1.5 интервала 12 кеглем, шрифт Times New Roman, на стандартных листах формата A4 с левым полем не менее 3.5 см. Старайтесь избегать подстрочных примечаний. Если же они необходимы,

то должны быть снабжены сквозной нумерацией и приведены на той (тех) странице, на которой к ним дана отсылка. Допустимы только стандартные сокращения. Обратите особое внимание на четкое написание математических формул и специальных символов, не забудьте указать размерность величин и обозначения всех членов формул; к символам, которые легко могут быть спутаны с другими знаками, следует дать соответствующее пояснение в примечаниях. При первом упоминании таксона следует привести его полное название (родовое название и видовой эпитет); латинские названия родов и видов печатаются курсивом (названия таксонов прочих рангов не печатаются курсивом). На полях рукописи в соответствующих местах желательно указать место в тексте рисунков и таблиц.

6. **Рубрикация текста** – необходимый элемент всех статей, кроме кратких рецензий и информационных сообщений. Чем четче рубрицирован Ваш текст, тем выше вероятность адекватного понимания Ваших идей читателями. Редакция приветствует традиционное членение текста на разделы Введение (само слово “Введение” при этом не печатается), Материалы и методы, Результаты, Обсуждение результатов, Заключение (Выводы), но приемлет и иную структуру соответственно специфике конкретной статьи при условии ограниченного объема и четкого именовании разделов. После Заключения размещаются разделы Благодарности (коллегам и рецензентам), Финансирование (информация о грантах и любой другой финансовой поддержке исследований), Конфликт интересов (наличие или отсутствие конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере).

При подаче статей в журналы биологической тематики обязательным является раздел о Соблюдении этических стандартов: если работа связана с исследованиями, в которых в качестве объекта исследований используются животные, то необходимо указать, что стандарты работы с ними соблюдены. Если же эксперименты на животных не проводились, то следует написать: “Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов”.

7. **Цитирование литературы.** В тексте следует ссылаться следующим образом на работы, напечатанные кириллическими шрифтами: (Юрцев, 1992) или “...в смысле А.И. Толмачева (1931)...” (с неизменным указанием инициалов), на работы, напечатанные латиницей: (Schulte, 1989) или “...по Ротмалеру (Rothmaler, 1976)...” (без инициалов автора). При ссылке на несколько работ одного автора их следует перечислять в хронологическом порядке, используя при необходимости буквенные индексы для обозначения разных ра-

бот, опубликованных в один и тот же год, например (Schaffer, 1984, 1985b) или Б.М. Миркин (1989, 1996). При одновременной ссылке на несколько работ разных авторов их следует перечислять в хронологическом порядке, отделяя друг от друга точкой с запятой: (Fogg, 1965; Шнюкова, 1977; Зимица, Сазыкина, 1987). При ссылке на совместную работу более двух авторов следует использовать сокращения **и др.** или **et al.** после фамилии первого автора: (Tufail et al., 1989; Бурковский и др., 1997). При прямом цитировании текста необходимо в ссылке указывать номер страницы. Необходимо максимально избегать ссылок на неизданные и неопубликованные материалы, а также на ненадежные источники в интернете. Если ссылка на источник содержит только URL адрес, то такая ссылка должна быть оформлена прямо в тексте статьи в виде гиперлинки.

Список цитированной литературы прилагается с новой страницы после основного текста. Работы печатаются с левым абзацным отступом (выступом влево) в алфавитном порядке по фамилиям авторов и в хронологическом порядке — работы одного автора. Сначала перечисляются работы на основе кириллицы, затем — на основе латинской азбуки.

Образец цитирования работ в списке:

А) журнальные статьи:

*Гаузе Г.Ф.*, 1993. Математический подход к проблемам борьбы за существование // Зоол. журн. Т. 12. № 3. С. 170–177.

*Schaffer W.M.*, 1985. Order and chaos in ecological systems // Ecology. V. 11. № 1. P. 93–106.

Б) статьи из сборников:

*Кондаков Ю.П.*, 1974. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 206–265.

В) монографии:

*Базыкин А.Д.*, 1985. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука. 181 с.

*Berryman A.A.*, 1981. Population Systems: A General Introduction. N.Y.: Plenum Press. 222 p.

Г) коллективные монографии:

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах, 2004 / Под ред. Алимова А.Ф., Богуцкой Н.Г. М.: Т-во науч. изд. КМК. 436 с.

Д) публикации с DOI:

*Shadrin N.V., Anufriieva E.V.*, 2020. Structure and Trophic Relations in Hypersaline Environments // Biol. Bull. Rev. V. 10. P. 48–56.  
<https://doi.org/10.1134/S2079086420010065>

8. **Таблицы** прилагаются на отдельных страницах после списка цитированной литературы, они должны быть снабжены номерами в порядке отсылки к ним в основном тексте. Все таблицы должны иметь четкие названия. Текстовая часть таблицы печатается через 1.5 интервала, без горизонтальных разделительных линий за исключением линии, отделяющей названия колонок от собственно табличных данных. Все колонки таблицы должны иметь понятные названия (для экономии места допустимы сокращения, расшифровка которых должна быть приложена в примечаниях к таблице). Данные таблиц не должны дублировать основной текст.

9. **Иллюстрации, фотографии и графики** должны быть черно-белыми, контрастными и содержать минимум текстовой информации, которую следует выносить в подписи к рисункам, за исключением расшифровки графических символов, которая должна быть размещена в теле рисунка в виде легенды. Публикация иллюстраций в цвете допускается только после согласования с Редакцией журнала. Иллюстрации должны иметь размеры, соответствующие их информативности: 8–8.5 см (на одну колонку) или 17–17.5 см (на две колонки); для надписей и обозначений используйте стандартные TrueType шрифты. Графики и диаграммы желательно готовить в векторных графических редакторах с разрешением не ниже 600 dpi, толщина линий не должна быть меньше 0.5 pt; для векторной графики все использованные шрифты должны быть включены в файл.

10. **Подписи к иллюстрациям.** Все иллюстрации, будь то графические рисунки, графики или фотографии, именуется “рисунками” с общей сквозной нумерацией соответственно цитированию их в основном тексте. Каждый рисунок должен иметь общее название, фрагменты рисунка также должны быть поименованы как *a*, *b*, *v* и т.д. Подписи к рисункам представляют на последней странице текста, далее следуют сами рисунки без подписей. При этом с рукописью обязательно должны быть сданы исходные файлы иллюстраций.

11. К рукописи также может быть приложено **Популярное резюме** для публикации на сайте журнала. В популярном резюме объемом 1–5 стр. авторы должны предельно простым и понятным языком, желательно без специальной терминологии, объяснить актуальность темы и изложить наиболее важные и интересные результаты и выводы, представленные в статье.

12. **Получение электронного оттиска.** По завершении подготовки статьи Вы получите окончательную версию публикации в формате PDF.