

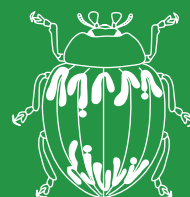
ISSN 0042-1324

Том 143, Номер 6

Ноябрь - Декабрь 2023



УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 143, номер 6, 2023

Репродуктивные критерии многоклеточности и исходные способы репродукции <i>И. А. Гаврилов-Зимин</i>	523
Современная концепция гормезиса: обзор проблемы и значение для экологии <i>Е. А. Ерофеева, Д. Б. Гелашвили, Г. С. Розенберг</i>	553
<i>Brevibacillus laterosporus</i> как агент биологического контроля <i>Т. А. Смирнова, М. В. Зубашева, Н. В. Шевлягина, Ю. А. Смирнов, В. Г. Жуховицкий</i>	565
Анализ субпопуляций моноцитов у пациентов при кардиохирургических вмешательствах в условиях модифицированного искусственного кровообращения с применением гемодиализа <i>В. М. Земсков, М. Н. Козлова, М. С. Соловьева, А. В. Балбуцкий, Н. С. Шишкина, А. Н. Куликова, В. С. Демидова, А. М. Земсков, В. А. Попов, Г. П. Плотников, А. В. Шаранда, Р. А. Корнелюк, О. С. Васильев</i>	580
Волк (<i>Canis lupus</i> L.) как модель в исследованиях структурно-функциональной организации жизненной стратегии вида <i>В. В. Кочетков</i>	587
Волк (<i>Canis lupus</i> L.): территория или участок обитания <i>В. В. Кочетков</i>	595
Род <i>Betula</i> L.: популяционно-генетические особенности видов и проблемы таксономии <i>Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов</i>	603
Сведения о таксономическом разнообразии мелиттофильной флоры геопарка “Торатау” (Республика Башкортостан) <i>И. Д. Самсонова, В. Н. Саттаров, А. А. Плахова, В. Н. Даниленко, Д. В. Богуславский, Р. А. Ильясов</i>	619

Contents

Vol. 143, No. 6, 2023

Reproductive Criteria of Multicellularity and Original Modes of Reproduction <i>I. A. Gavrilov-Zimin</i>	523
The Modern Concept of Hormesis: Overview of the Issue and Significance for Ecology <i>E. A. Erofeeva, D. B. Gelashvili, G. S. Rozenberg</i>	553
<i>Brevibacillus laterosporus</i> as a Biological Control Agent <i>T. A. Smirnova, M. V. Zubasheva, N. V. Shevlyagina, Y. A. Smirnov, V. G. Zhukhovitsky</i>	565
Monocyte Subpopulations Analysis in Patients under Cardiac Surgery in Conditions of Modified Extracorporeal Circulation Using Hemodiafiltration <i>V. M. Zemskov, M. N. Kozlova, M. S. Solovieva, A. V. Balbutsky, N. S. Shishkina, A. N. Kulikova, V. S. Demidova, A. M. Zemskov, V. A. Popov, G. P. Plotnikov, A. V. Sharanda, R. A. Kornelyuk, O. S. Vasiliev</i>	580
Wolf (<i>Canis lupus</i> L.) as a Model in Studies of the Structural and Functional Hierarchy of the Species Life Strategy <i>V. V. Kochetkov</i>	587
Wolf (<i>Canis lupus</i> L.): Territory or Habitat <i>V. V. Kochetkov</i>	595
Genus <i>Betula</i> L.: Species-Specific Population-Genetic Features and Taxonomy Problems <i>L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov</i>	603
Information on the Taxonomical Diversity of the Melittophilian Flora of the Toratau Geopark (Republic of Bashkortostan) <i>I. D. Samsonova, V. N. Sattarov, A. A. Plahova, V. N. Danilenko, D. V. Boguslavsky, R. A. Ilyasov</i>	619

УДК 573

РЕПРОДУКТИВНЫЕ КРИТЕРИИ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ И ИСХОДНЫЕ СПОСОБЫ РЕПРОДУКЦИИ

© 2023 г. И. А. Гаврилов-Зимин^{1, 2, *}

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: coccids@gmail.com

Поступила в редакцию 12.06.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 29.06.2023 г.

Предлагаются и обсуждаются репродуктивные критерии многоклеточности. В соответствии с этими критериями, многоклеточность предлагается разделять на три варианта: 1) протонемный, наиболее примитивный, характерный для многоклеточных прокариот, большинства групп многоклеточных водорослей и гаметофитов некоторых высших споровых растений; 2) сифоносептальный, распространенный среди многоклеточных грибов, нескольких групп зеленых и желто-зеленых водорослей; 3) эмбриогенный, наиболее совершенный, присущий всем животным Metazoa, всем спорофитам и некоторым гаметофитам высших растений Embryophyta, харовым водорослям Charophyceae s.s., оогамным родам зеленых и бурых водорослей, некоторым родам красных водорослей. Помимо общеизвестного разделения способов размножения на бесполое и половое, предлагается разделять репродукцию многоклеточных организмов на моноцитную (возникновение нового организма из одной клетки половым или бесполом путем) и полицитную (фрагментация, продольное/поперечное деление, почкование на основе многих клеток тела материнского организма), поскольку два этих способа имеют разное эволюционное и онтогенетическое происхождение. Демонстрируется, что исходным способом оплодотворения яйцеклетки животных Metazoa, растений-эмбриофитов Embryophyta, большинства групп многоклеточных оогамных водорослей, оогамных и псевдооогамных многоклеточных грибов было внутреннее (в широком смысле) оплодотворение в (на) теле материнского организма. В связи с этим предполагается, что при половом процессе исходным способом формирования дочернего многоклеточного организма у животных было живорождение, а у растений-эмбриофитов и большинства групп оогамных многоклеточных водорослей – прораствание зиготы на теле материнского организма.

Ключевые слова: многоклеточность, гаметогенез, оогамета, спора, живорождение, эволюция, половое и бесполое размножение, полиэмбриония

DOI: 10.31857/S0042132423060042, EDN: CKDXRV

ВВЕДЕНИЕ

Возникновение многоклеточности в эволюции живых организмов остается одной из важнейших дискуссионных тем эволюционной биологии на протяжении полутора последних столетий. Основные гипотезы, объясняющие последовательную филогенетическую трансформацию колониальных протистов в первых подлинно многоклеточных существ, хорошо известны и многократно воспроизведены в специализированной научной и учебной литературе (Захваткин, 1949; Иванов, 1968; Иванова-Казас, 1995; Малахов и др., 2019; Zakhvatkin, 1956; Bonner, 1998; Grosberg, Strathmann, 2007; Mikhailov et al., 2009; Knoll, 2011; Heron et al., 2013; Niklas, Newman, 2013; Suga, Ruiz-Trillo, 2013; Umen, 2014; Coates et al., 2015; Colizzi

et al., 2020; Lamza, 2023). В этих гипотезах и сопутствующих им дискуссиях главное место отводится морфоанатомическим, онтогенетическим и молекулярным изменениям, без которых невозможен переход с примитивного одноклеточного уровня организации жизни на более высокий уровень. В то же время вопросу о том, какими конкретно способами могло осуществляться размножение и самовоспроизведение первых многоклеточных существ уделяется существенно меньше внимания, а некоторые важные аспекты вовсе упускаются из виду. Однако ясный ответ на этот вопрос необходим для понимания всего хода последующей эволюции репродуктивных систем. Кроме того, как будет продемонстрировано ниже, особенности репродукции можно рассматривать в качестве важнейших критериев самой многоклеточности.

Традиционное общеизвестное разделение способов репродукции на две большие группы — бесполое и половое способы — имеет почти универсальное значение, поскольку в той или иной мере применимо ко всем живым системам, за исключением лишь прокариотических организмов и вирусов. Во избежание путаницы необходимо сразу отметить, что бесполой и половой способы репродукции не всегда сопровождаются собственно размножением. Например, у высших растений (эмбриофитов), а также у большинства групп водорослей и грибов размножение происходит прежде всего при бесполом образовании спор, тогда как в результате полового процесса на одном материнском организме (обычно гаметофите) зачастую развивается лишь один дочерний организм (обычно спорофит), то есть увеличения численности особей при этом не происходит. Кроме того, половой процесс у прокариот и некоторых протистов вовсе не связан с размножением.

Существенная терминологическая путаница имеет место также при обсуждении различных вариантов партеногенеза — развития организма из гаметы без ее слияния с другой гаметой. В последние десятилетия в англоязычной литературе (Heesch et al., 2021) стало обыденным делом отношение партеногенеза к бесполому размножению (asexual reproduction). При таком подходе различие между бесполом и половым размножением ставится в зависимость от случайного события (слияния гамет), которое может не произойти в жизненном цикле отдельной особи по внешним причинам, не зависящим от ее строения, физиологии, образа жизни, таксономического и филогенетического положения. То есть классификация биологического явления (репродукции) ставится в данном случае в зависимость от случайных небиологических причин. Этот подход теоретически можно было бы оправдать гомологичностью и большим сходством развития неоплодотворенной гаметы и споры у многих примитивно организованных существ. Однако у всех высших растений, оогамных водорослей и всех животных гаметогенез обычно резко отличается от процессов бесполой репродукции и связан с пространственным и функциональным обособлением линии половых клеток от соматических. В этой связи более удобным представляется традиционный подход к пониманию партеногенеза как варианта полового размножения, поскольку партеногенетическое потомство возникает из крайне специализированной гаплоидной половой клетки — оогаметы, которая к тому же во многих случаях сливается для восстановления своей диплоидности с теми или иными другими продуктами гаметогенеза (например, с полярными тельцами). У растительных организмов собственно партеногенез следует, несомненно, отличать от других вариантов апомиксиса, при которых эмбрион возникает не из яйцеклет-

ки, а из других клеток зародышевого мешка — нуцеллуса или интегумента (Яковлев, 1981, с. 7–8; Системы репродукции, 2000, с. 142–218).

Кроме того, при рассмотрении способов репродукции многоклеточных организмов важно принять во внимание следующий аспект. Дочерний многоклеточный организм может возникать из единственной клетки материнского тела — споры, зиготы, гаплоидной гаметы, партеногенетической яйцеклетки с восстановленной диплоидностью или просто из отдельной соматической клетки, сохранившей тотипотентность (то есть способность производить разные типы дифференцированных клеток) — или же одновременно из многих материнских клеток при различных вариантах почкования, фрагментации, простого разделения тела на две или многие части. Сообразно этому критерию, репродукцию многоклеточных существ можно разделить на моноцитную и полицитную; второй термин лишь отчасти пересекается с понятием “вегетативное размножение”, поскольку в ботанической литературе вегетативным называют также простое митотическое деление одноклеточных водорослей (Белякова и др., 2006б) и различные случаи почкования на основе одной исходной меристематической клетки (Системы репродукции, 2000, с. 342). В разных смыслах упоминается вегетативное размножение и в зоологической литературе (Иванова-Казас, 1977). Более близок по смыслу к понятию “полицитное размножение” термин “бластогенез”, который противопоставляется эмбриогенезу (Иванова-Казас, 1977, с. 227) и соответствует полицитному почкованию. Как будет показано ниже, разделение способов репродукции на моноцитный и полицитный имеет не меньшее значение для понимания эволюции способов размножения и самовоспроизведения, чем критерий наличия/отсутствия слияния гамет.

При обсуждении тех или иных групп организмов я буду использовать широко распространенные в биологии, но зачастую по-разному понимаемые термины “архаичный” и “примитивный”. Под архаичностью я подразумеваю филогенетическую древность и сохранение у рецентных организмов исходных для соответствующей клады черт организации. Под примитивностью я понимаю простоту строения, независимо от ее первичности или же вторичного упрощения (например, в результате паразитизма).

В приведенном ниже анализе используются многочисленные таксономические названия организмов. Читателю, не имеющему серьезного собственного опыта таксономической работы, важно принять во внимание, что не существует какой-либо единой универсальной системы живой природы и универсального метода таксономических построений. По любой группе организмов в науч-

ной литературе представлены конкурирующие взгляды различных специалистов и научных школ на филогенез соответствующей группы и ее внутреннюю классификацию. При этом схемы и системы, опубликованные позднее по дате, отнюдь не обязательно являются более правильными или более аргументированными, нежели опубликованные ранее. В настоящей статье я не имею возможности обсуждать какие-либо частные аспекты филогенеза, идейную базу многочисленных классификационных схем, противоречия между эволюционной и кладистической систематикой, пригодность/непригодность различных компьютерно-молекулярных подходов и т.п. Исключительно для практического удобства мною используются названия таксонов водорослей, фигурирующие в базе данных AlgaeBase (<https://www.algae-base.org/>), поскольку эта база компилирует одновременно все номинальные таксоны водорослей (а также цианобактерий) и раскрывает соответствующую номенклатуру названий. Использование AlgaeBase не означает моего автоматического согласия со всеми реализованными в этой базе классификационными построениями. То же самое касается употребления названий высших таксонов гетеротрофных протистов и беспозвоночных животных, классификации которых весьма существенно разнятся в работах разных авторов, опубликованных в последние десятилетия. В целом я следую подходу, используемому в одном из самых известных современных руководств по зоологии беспозвоночных (Spezielle Zoologie, 2004; перевод на русский язык: Зоология..., 2008). В отличие от более поздних статей (Dunn et al., 2014), претендующих на реконструкцию филогенеза и построение общей классификации животных, это фундаментальное руководство отличается тем, что базируется преимущественно на легко проверяемых и хорошо изученных фенотипических признаках организмов. При использовании названий высших таксонов наземных растений (эмбриофитов) и грибов я ориентируюсь на многотомное издание "Ботаника", подготовленное коллективом сотрудников биологического факультета МГУ (Белякова и др., 2006а, 2006б; Тимонин, 2007; Тимонин, Филин, 2009; Тимонин и др., 2009).

РЕПРОДУКТИВНЫЕ КРИТЕРИИ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ

Для дальнейших дискуссий необходимо ясно обозначить круг организмов, которые можно считать многоклеточными. К сожалению, грань между колониальностью одноклеточных простейших существ и примитивными формами многоклеточности понимается в научной литературе очень размыто. При расширительном подходе к этому вопросу (Grosberg, Strathmann, 2007) под многоклеточными организмами, помимо животных,

высших растений и ряда групп водорослей, понимаются некоторые группы слизевиков и грибов, а также отдельные группы прокариотических существ.

Кроме того, отсутствует четкое разделение разных типов многоклеточности. Обычно говорят лишь о простой (simple) и сложной (complex) многоклеточности (Knoll, 2011; Niklas, Newman, 2013), подразумевая под последней наличие дифференцированных клеток и тканей. Однако степень дифференцированности очень сильно варьирует от одной группы живых существ к другой (и даже между отдельными стадиями жизненного цикла одного и того же вида организмов) и демонстрирует многочисленные хаотичные переходы от более простого к более сложным вариантам и обратно. При расширительной трактовке различают также клональную и агрегативную многоклеточность (Grosberg, Strathmann, 2007; Coates et al., 2015; Lamża, 2023), подразумевая под последней образование клеточных скоплений из исходных свободно живущих одноклеточных существ. Такой подход представляется мне неудачным, поскольку не позволяет провести сколько-нибудь ясной границы между разнообразными колониальными прокариотами, протистами, слизевиками, колониальными грибами и водорослями с одной стороны, и многоклеточными представителями этих же самых групп с другой стороны. Я считаю логичным исходить из того, что унитарный многоклеточный организм, в отличие от колониального, облигатно развивается как многоклеточный и воспроизводит себя только после того, как достигнет многоклеточной вегетативной стадии онтогенеза. То есть жизненный цикл унитарного многоклеточного организма выглядит следующим образом (рис. 1). В таком цикле единственной одноклеточной (и одноядерной для эукариот) стадией остается не ведущая самостоятельного образа жизни (то есть питание, размножение) спора, гамета или зигота. Из споры, зиготы или партеногенетической гаметы облигатно вырастает многоклеточное вегетативное тело унитарного организма. Это первый репродуктивный критерий многоклеточности. Он позволяет избежать двусмысленности в понимании колониальности vs унитарной многоклеточности и адекватно оценивать эволюционные последствия перехода с одного уровня организации жизни на другой.

В частности, разнообразные варианты колоний у архей Archaea, миксобактерий Mixococcales и слизевиков Mucoromycota, Acrasiomycota даже в самых сложных случаях представляют собой лишь вторичные скопления однородных по своему строению самостоятельных клеток или же многоядерные плазмодии, псевдоплазмодии и т.п. Из спор и/или зигот этих организмов образуются дочерние независимые одноклеточные организмы, которые затем собираются в новую колонию, или

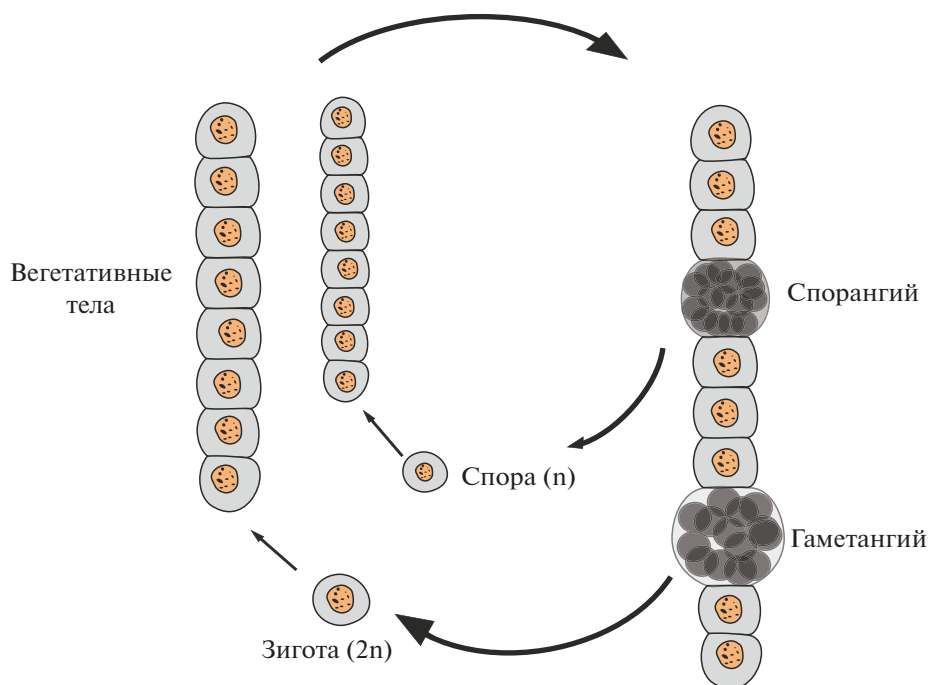


Рис. 1. Обобщенная схема жизненного цикла многоклеточного организма (протонемная многоклеточность).

же зигота дает начало многоядерному плазмодию (Новожилов, Гудков, 2000). Сходная ситуация имеет место и в случае образования различных специализированных колоний (ценобиев) водорослей, например *Coelastrum* Nägeli, 1849, *Scenedesmus* Meyen, 1829, *Sphaerocystis* Chodat, 1897 и мн. др., особенно среди зеленых и диатомовых водорослей, которые представляют собой результат вторичного срастания или погружения в общую слизистую капсулу исходно независимых, самостоятельно питающихся и размножающихся клеток. Внутри каждой клетки ценобия снова образуются мелкие зооспоры, которые срастаются в крошечный дочерний ценобий внутри материнской клетки, а затем высвобождаются за счет разрыва стенки этой клетки (Матвиенко, 1977, с. 271).

Не рассматриваются мною в качестве многоклеточных организмов также разнообразные многоядерные ценоциты (= сомателлы, цитоиды, полицистиды и т.п.), известные у некоторых сложно организованных инфузорий, опалин, споровиков, динофлагеллят, фораминифер и других протистов. Все эти организмы не соответствуют сформулированному выше первому репродуктивному критерию многоклеточности. Особенной сложности достигают тела некоторых колониальных инфузорий, образующиеся в результате незавершенного моноцитного почкования, например у представителей рода *Zoothamnium* Bory de St. Vincent, 1824. Тем не менее такая колония остается де-факто одноклеточным телом, внутри которого нет перегородок, и все части которого объединены цитоплаз-

матическими тяжами, содержащими так называемые спазмонемы (Foster et al., 1978). Отсутствует разделение на клетки и внутри многоядерных тел (ценоцитов) паразитических динофлагеллят рода *Haplozoon* Dogiel, 1906 (Angel et al., 2021), которые на протяжении многих десятилетий ошибочно считались примитивными многоклеточными организмами (Иванов, 1968).

Некоторую сложность может вызывать применение первого репродуктивного критерия по отношению к различным случаям бесполого размножения на начальных этапах развития многоклеточного организма. Так, например, у некоторых книдарий *Cnidaria* в экспериментальных условиях отдельные бластомеры сохраняют способность давать начало самостоятельным эмбрионам (Захваткин, 1949, с. 217). У ряда многоклеточных зеленых водорослей *Chlorophyta* из порядков улотриксовые *Ulotrichales*, сфероплеевые *Sphaeropleales*, эдогониевые *Oedogoniales* и примитивных харофитовых водорослей *Charophyta* s.l. порядка *Coleochaetales* в жизненном цикле сохраняется так называемый одноклеточный спорофит, представляющий собой зиготу, которая покрывается защитной оболочкой и после периода покоя делится мейотически (и митотически), давая начало 4–32 гаплоидным зооспорам (Белякова и др., 2006б, с. 221, 267). У многих красных водорослей *Rhodophyta* зигота дает начало так называемым нитям гонимобласта (см. подробнее ниже). Во всех этих случаях никакого отдельного одноклеточного цикла питания, развития и размножения

не возникает, поскольку упомянутые зиготы не представляют собой самостоятельных организмов, а продукты их деления облигатно вырастают в многоклеточные тела.

Встречающаяся у ряда групп высокоразвитых животных и растений регулярная полиэмбриония тем более не является примером одноклеточного размножения, поскольку реализуется на многоклеточной основе (за исключением случайных аномалий развития у отдельных особей). Сначала из зиготы или партеногенетической яйцеклетки начинается формироваться многоклеточное тело зародыша, а уже затем происходит его разделение на несколько или множество дочерних зародышей (Иванова-Казас, 1977, с. 199–213, 1995, с. 480), по сути, речь идет о моноцитном или полицитном почковании (см. подробнее ниже). У высших растений под полиэмбрионией часто понимается не разделение одного зародыша на несколько дочерних, а появление многих эмбрионов и эмбрионидов из разных клеток зародышевого мешка, нуцеллуса, семязачатка (Системы репродукции, 2000, с. 401).

Определенную трудность вызывает также понимание многоклеточности у вторично упрощенных паразитических животных — ортонектид *Orthonectida*, у которых одной из стадий жизненного цикла является многоядерный плазмодий, способный размножаться моноцитным почкованием. Однако внутри такого плазмодия, помимо трофических ядер, присутствуют также генеративные ядра с обособленными участками цитоплазмы, представляющие собой агаметы (Малахов, 1990, с. 49; Слюсарев, 2008). Таким образом, тело этих организмов представляет собой не простой плазмодий, известный у протистов, а систему мелких клеток, находящихся внутри другой более крупной клетки — феномен, известный для целого ряда групп животных и высших растений (см. подробнее ниже).

Второй репродуктивный критерий многоклеточности определяет, какими именно способами воспроизводит себя многоклеточное тело при моноцитном способе образования дочернего организма и позволяет разделить все известные пути реализации облигатной многоклеточности на три принципиально различных варианта.

Наиболее простой и самый архаичный вариант — это протонемная многоклеточность, при которой спора или зигота делятся монотомически (митозом или простым цитокинезом), образуя однорядную нить — протонему (рис. 1). Монотомическое деление подразумевает обязательный рост дочерних клеток после их разделения. В результате образуется многоклеточная структура из примерно одинаковых по размеру клеток, вполне подобных исходной клетке или даже превышающих ее размерами. Такая однорядная нить может затем разрастаться, многократно ветвиться, пере-

плетаться, образуя многослойное тело (слоевище или таллом).

К протонемно-многоклеточным относятся следующие группы организмов:

1) Многоклеточные представители цианобактерий *Cyanobacteria*, актинобактерий *Actinobacteria*, кариофановых бактерий *Caryophanales* и некоторых других прокариотических групп. Встречающиеся у прокариот случаи палинтомии (например, у цианобактерий *Gloeocapsa* Kützinger, 1843, *Myrocystis* Kützinger, 1833 и др.) приводят к образованию самостоятельных дочерних клеток наноцитов, тогда как многоклеточные бактериальные талломы образуются из спор (акинет) монотомическим способом (Kaplan-Levy et al., 2010).

2) Некоторые рода золотистых водорослей *Chrysophyceae*, например *Hydrurus* Agardh, 1824, *Nematochrysis* Pascher, 1925, *Phaeoderma* Hansgirg, 1889 и др.

3) Отдельные рода желто-зеленых водорослей *Xanthophyceae*: *Tribonema* Derbès et Solier, 1851, *Xanthonema* Silva, 1979, *Heteropedia* Pascher, 1939, *Heterococcus* Chodat, 1908 и др.

4) Некоторые рода феотамниофициевых водорослей *Phaeothamniophyceae*, например *Phaeothamnion* Lagerheim, 1884 и, возможно, *Sphaeridithrix* Pascher et Vlk, 1943.

5) Изогамные и гетерогамные рода бурых водорослей *Phaeophyceae*, например из порядков *Disco-sporangiales*, *Sphacelariales*, *Ectocarpales* и др., а также монотипный род *Schizocladia* Henry et al., 2003, который авторами этого таксона предлагается рассматривать в качестве самостоятельного класса *Schizocladophyceae*, сестринского по отношению к бурым водорослям.

6) Большинство многоклеточных красных водорослей *Rhodophyta*, за исключением ряда высокоразвитых родов (см. ниже), у которых наблюдается эмбриогенный вариант развития тел из карпоспор и тетраспор.

7) Облигатно-многоклеточные представители зеленых водорослей *Chlorophyta* s.l., удовлетворяющих первому репродуктивному критерию многоклеточности, например, *Microthamnion* Nägeli, 1849 (*Trebouxiophyceae*: *Microthamniales*), *Schizogonium* Kützinger, 1843, *Prasiola* Meneghini, 1838, *Raphidone-ma* Lagerheim, 1892 (*Trebouxiophyceae*: *Prasiolales*), *Protococcus* Agardh, 1824 (*Chlorophyceae*: *Chlamidomonadales**), некоторые рода сфероноплевых *Chlorophyceae*: *Sphaeropleales**, большинство представителей ульвовых *Ulvales*, улотриковых *Ulotrichales*,

* У зеленых водорослей рода *Volvox* Linnaeus, 1758, s.l. (*Chlorophyceae*: *Chlamidomonadales*) реализуется эмбриогенная многоклеточность, а у рода *Sphaeroplea* Agardh, 1824 (*Chlorophyceae*: *Sphaeropleales*) — сифоносептальная многоклеточность (см. ниже).

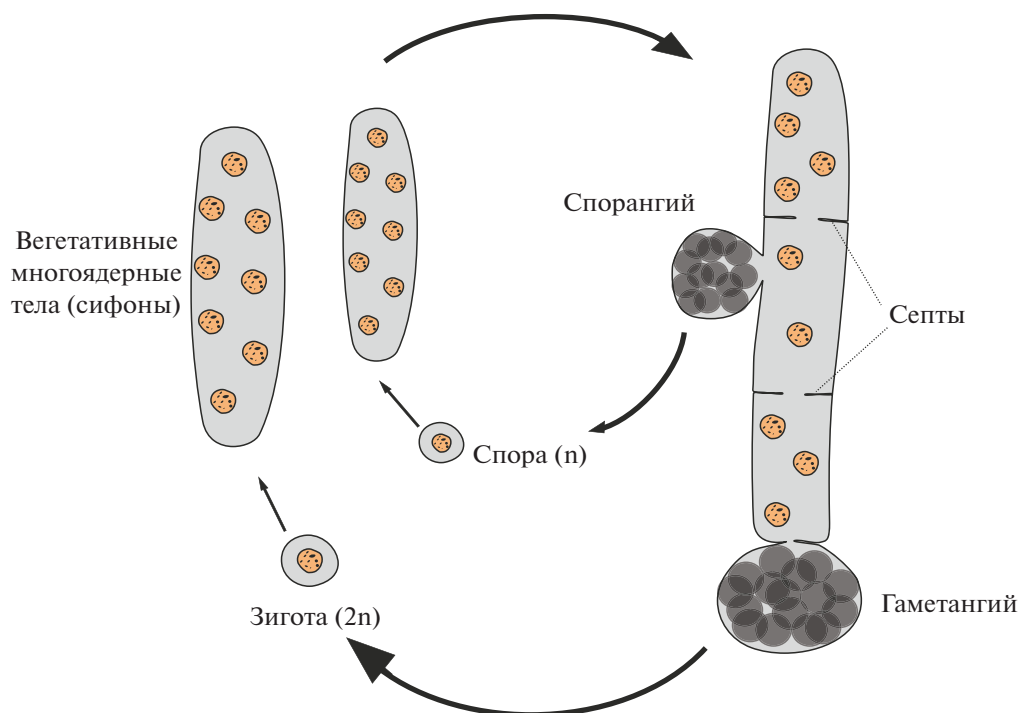


Рис. 2. Обобщенная схема жизненного цикла при сифоносептальной многоклеточности.

трентеполиевых *Trentepohliales*, хетофоровых *Chaetophorales* и эдогониевых *Oedogoniales*.

8) Облигатно многоклеточные представители харофитовых водорослей *Charophyta s.l.* из примитивных классов *Klebsormidiophyceae*, *Zygnemorphyceae* и *Coleochaetophyceae*. Настоящие высокоорганизованные харовые водоросли (класс *Charophyceae s.s.*) развиваются по типу эмбрионной многоклеточности (см. ниже).

9) Гаметофиты многих родов высших споровых растений, особенно мохообразных *Bryomorphae* и папоротникообразных *Pteridophyta*, но в некоторых случаях также и плауновидных *Lycopodiophyta* сохраняют примитивный протонемный характер прорастания споры. На протонеме путем почкования могут в дальнейшем образовываться более сложные тела гаметофитов, дифференцированные на ткани и органы. Однако у других родов этих же групп растений споры претерпевают палинтомическое/синтомическое дробление и развиваются по типу эмбрионной многоклеточности (см. ниже).

Второй вариант — сифоносептальная многоклеточность (рис. 2). Здесь зигота или спора претерпевает изначально множественные кариокинезы без разделения цитоплазмы и образует многоядерную клетку — ценоцит. Далее эта клетка растет апикально, достигая иногда макроскопических размеров в несколько десятков сантиметров, и внутри такого тела, обозначаемого термином “сифон”, появляются регулярные или нерегу-

лярные перегородки-септы, делящие этот сифон на многоядерные отсеки или клады (от греческого *κλᾱδος* — ветвь) с разным, реже одинаковым, числом ядер. Септы образуются за счет центрипетального вставания мембраны и клеточной стенки во внутреннюю полость клетки (Fritsch, 1929; Egerod, 1952; Enomoto, Hirose, 1971; McDonald, Pickett-Heaps, 1976; Leliaert et al., 2007; Okuda et al., 2016). Такой вариант образования тела хорошо известен у ряда родов зеленых водорослей порядка сифонотрофальных *Siphonocladales* и некоторых других не близкородственных родов зеленых водорослей (см. ниже). Однако тот же самый принцип образования многоядерного слоевища, разделенного септами на отделы, имеет место и у различных многоклеточных грибов и грибоподобных организмов, в том числе у тех, которые образуют септы лишь для отделения спорангиев и гаметангиев от многоядерной гифы. Последнее характерно, например, для многих оомицетов *Oomycota* и хитридиомицетов *Chytridiomycota*. По этой причине я предлагаю понимать сифоносептальность как вариант многоклеточности, возникший независимо в разных группах грибов и водорослей. Своеобразное формирование нерегулярных септ, врастающих центрипетально, известно также при образовании колоний у некоторых микобактерий (Добровольская, 1974, с. 299).

К сожалению, ультраструктурные и биохимические механизмы образования септ у многоклеточных водорослей, грибов и тем более прокари-

от остаются пока недостаточно изученными, а имеющиеся знания ограничены единичными модельными объектами (Barr, Gruneberg, 2007; Seiler, Heilig, 2019). Кроме того, у некоторых сифонокладных водорослей (*Siphonocladus* Schmitz, 1879, *Dicthyosphaeria* Decaisne, 1842, *Cladophoropsis* Borgesen, 1905, *Boodlea* Murray et De Toni, 1889, *Struvea* Sonder, 1845 и *Chamaedoris* Montagne, 1842) вместо образования септ происходит особое сегрегативное разделение тела на отдельные участки, которые затем снова срастаются (Egerod, 1952; McDonald, Pickett-Heaps, 1976; Leliaert et al., 2007; Okuda et al., 2016). По сути дела, такие тела не являются многоклеточными, а представляют собой всего лишь колонии ценоцитов, каждый из которых может, отделившись, дать начало новому организму.

Необходимо отметить, что строение септированных тел грибов и водорослей не аналогично усложненному состоянию некоторых протистов Protista, например грегариин Gregarineae. У последних единая клетка бывает иногда разделена неполными перегородками, образованными сплетением тонких фибрилл, на сообщающиеся отсеки (Симдянов, 2007, с. 50), а у паразитических динофлагеллят рода *Haplozoon* Dogiel, 1906 частичное разделение единого ценоцита осуществляется за счет альвеолярных везикул (Angel et al., 2021).

Сифоносептальная многоклеточность характерна для следующих групп:

1) Ряд родов ульвофициевых зеленых водорослей порядка Siphonocladales, например *Anadyomene* Lamouroux, 1812, *Cladophora* Kützinger, 1843, *Valonia* Agardh, 1823 и др., отдельных представителей родственных порядков Dasycladales и Siphonales, у которых септы образуются при отделении ризоидов, спорангиев и гаметангиев, например *Bryopsis* Lamouroux, 1809, *Derbesia* Solier, 1846, *Pseudobryopsis* Berthold, 1904 и др., а также рода *Sphaeroplea* Agardh, 1824 из хлорофициевых зеленых водорослей порядка Sphaeropleales (Fritsch, 1929).

2) Некоторых родов желто-зеленых водорослей Xanthophyceae или Tribophyceae из порядка вошериевые Vaucheriales. Многоядерные ветвящиеся нити этих водорослей обычно лишены септ, но спорангии и гаметангии у них отделяются перегородками.

3) Различных групп многоклеточных грибов и грибоподобных организмов (например, Oomycota, Chytridiomycota и др.). У некоторых грибов, например мучнисторосях аскомицетов порядка Erysiphomycetes, наблюдается регулярное формирование септ с последовательным образованием одноядерных отсеков гифы (Белякова и др., 2006а, с. 240). Во многих случаях, особенно при формировании грибных плодовых тел, образуются ложные ткани за счет тесного срастания и даже анастомозов между гифами. Это явление во многом напоминает вторичное срастание многоядерных ценоци-

тов у сифонокладных водорослей, характеризующихся сегрегативным делением исходной клетки.

4) Некоторых ихтиоспорид Ichthyosporae, которые считаются группой, близкой к грибам и животным. По крайней мере отдельные виды ихтиоспорид формируют многоядерные талломы, разделенные перегородками, или такие перегородки отделяют спорангии от основного вегетативного тела (Карпов, 2011). Однако у других видов ихтиоспорид предполагается наличие синтомиического деления клеток (Suga, Ruiz-Trillo, 2013). В целом, ихтиоспориды остаются пока слабо изученной группой, а наличие у них полового процесса предполагается, но не доказано.

Наконец, третий и самый сложный вариант — это эмбриогенная многоклеточность (рис. 3). Она возникает на базе облигатной накопительной оогамии или накопительной апланоспории, при которых гамета/спора превышает по размерам иногда в сотни и даже тысячи раз (Иванова-Казас, 1975, с. 39) исходные материнские клетки. В результате палинтомических или синтомиических делений из оогаметы/споры формируется эмбрион или эмбрионид (см. ниже). Собственно, только при этом варианте репродукции впервые в эволюции живых систем появляется зародыш как биологическое явление. При бесполом моноцитном размножении аналогом оогаметы выступает крупная неподвижная спора — апланоспора, дающая начало эмбриониду. Термин “эмбрионид” широко и очень неоднозначно используется в ботанике (реже в зоологии) для обозначения разнообразных зародышеподобных тел, возникающих из соматических клеток (Системы репродукции, 2000, с. 334). Я считаю целесообразным понимать под эмбрионидами только случаи полной аналогии с половым зародышем: возникновение тела из единственной, увеличенной в размерах клетки, претерпевающей палинтомические или синтомиические деления. Остальные случаи возникновения дочерних тел из соматических клеток я отношу к почкованию.

Эмбриогенный вариант многоклеточности наблюдается у следующих организмов:

1) Всех животных Metazoa как голофилетической группы, исходно возникшей на базе эмбриогенной многоклеточности.

2) Спорофитов всех высших растений Embryophyta.

3) Гаметофитов ряда родов высших споровых растений Bryomorphae, Lycopodiophyta и Pteridophyta, у которых споры претерпевают палинтомическое/синтомиическое дробление внутри своей оболочки, зачастую находясь еще внутри спорангиев (рис. 4). У мохообразных Bryomorphae такие споры дают начало многоклеточному эмбриониду, из которого затем вырастает более или менее крупный гаметофит (Nehira, 1983). Такой эмбрионид вы-

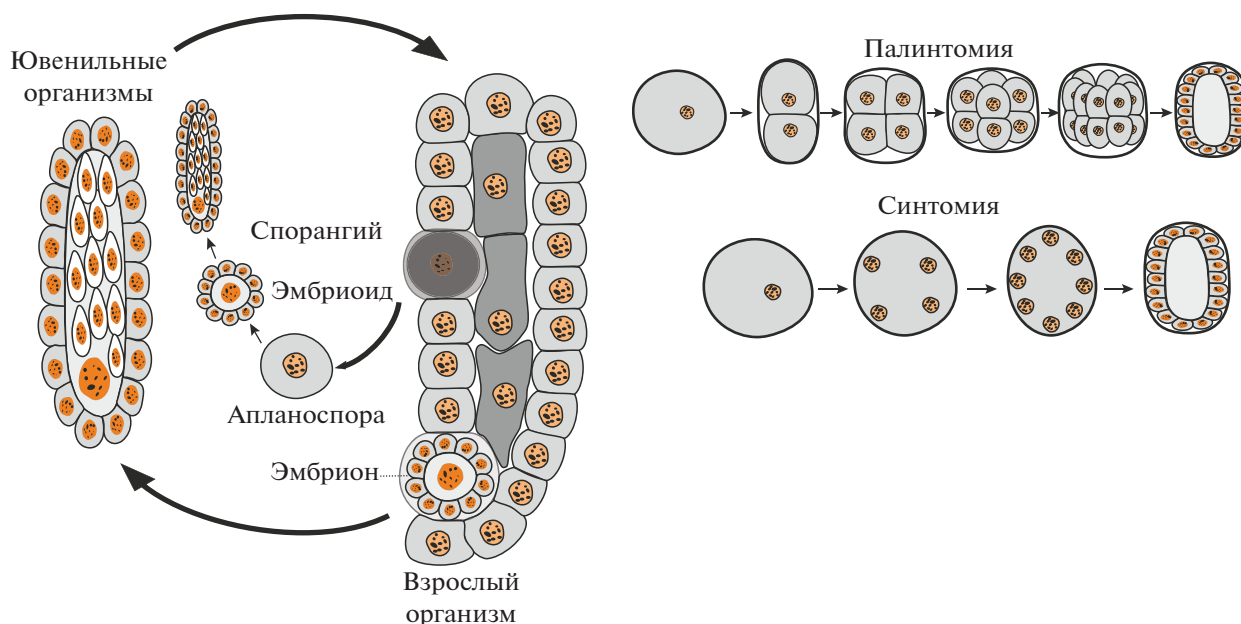


Рис. 3. Обобщенная схема жизненного цикла и начальных стадий развития при эмбрионной многоклеточности.

глядит вполне подобно эмбрионам, возникающим из зиготы и дающим начало спорофитному поколению. У плауновидных *Lycopodiophyta* гаметофиты представляют собой микроскопические организмы, в большинстве случаев образующиеся в результате палинтонического или синтомического дробления споры, а у селлагинелловых *Selaginellales* и полушниковых *Isoetopsida* гаметофиты и вовсе не покидают оболочку споры (Филин, 1978а; Тимонин, Филин, 2009, с. 181–221) (рис. 4). Среди папоротникообразных *Pteridophyta* палинтоническое/синтомическое деление споры характерно для равноспоровых папоротников, тогда как равноспоровые сохраняют протонемный характер развития гаметофита (Тимонин, Филин, 2009, с. 221–312; Nayar, Kaur, 1971).

4) Харовых водорослей в традиционном узком смысле *Charophyceae s.s.*

5) Оогамных родов бурых водорослей *Phaeophyceae* из порядков *Fucales*, *Desmarestiales*, *Dictyotales*, *Laminariales*, *Chordales*, *Tilopteridales*, *Sporochinales* и др. (Luthringer et al., 2014), характеризующихся сложной дифференцировкой клеток и тканей, подобно спорофитам высших растений. Часть этих родов, например *Fucus* Linnaeus, 1753, *Sargassum* Agardh, 1820 и др., имеет диплонтный жизненный цикл с гаметическим мейозом. То есть редукция числа хромосом происходит при образовании гамет аналогично тому, как это имеет место в жизненном цикле животных; гаплоидное поколение в таком цикле отсутствует. Другая часть родов, например *Dictyota* Lamouroux, 1809, *Padina* Adanson, 1763 и др., демонстрирует гаплодиплонтный жизненный цикл с изоморфными

поколениями, то есть гаметофиты морфоанатомически вполне подобны спорофитам. У третьей группы родов, например *Himantothallus* Scottsberg, 1907, *Desmarestia* Lamouroux, 1813, *Laminaria* Lamouroux, 1813 и др., наблюдается гетероморфность поколений (Петров, 1977; Luthringer et al., 2014). В этих случаях сложноорганизованные спорофиты обычно имеют эмбрионное происхождение, а сильно редуцированные нитчатые гаметофиты развиваются из протонемы или вовсе представляют собой одну клетку. Кроме того, у бурых водорослей известны примеры нерегулярного чередования гаплоидных и диплоидных поколений, партеногенетического прорастания гамет и образования микроскопических протонемных спорофитов — плетизматаллюсов, способных производить не только споры, но и непосредственно давать начало макроскопическому слоевищу (Петров, 1977). Вся эта запутанная картина репродуктивных стратегий *Phaeophyceae* свидетельствует, вероятно, о многократном независимом возникновении у них оогамии и эмбрионной многоклеточности на гаплоидной и/или диплоидной фазах жизненного цикла. Некоторые авторы (Heesch et al., 2021) высказывают неожиданные предположения о вторичных переходах от оогамии к гетерогамии и изогамии у бурых водорослей. Однако стоит отметить, что эти гипотезы базируются исключительно на вере в непогрешимость и универсальность молекулярно-статистического кладизма как метода реконструкции филогенеза. Примечательно, что в ряде работ по разным родам бурых водорослей (Nanda, 1993; Edwards, 2000; Kawai et al., 2001; Bogaert et al., 2017) начальные стадии развития этих водо-

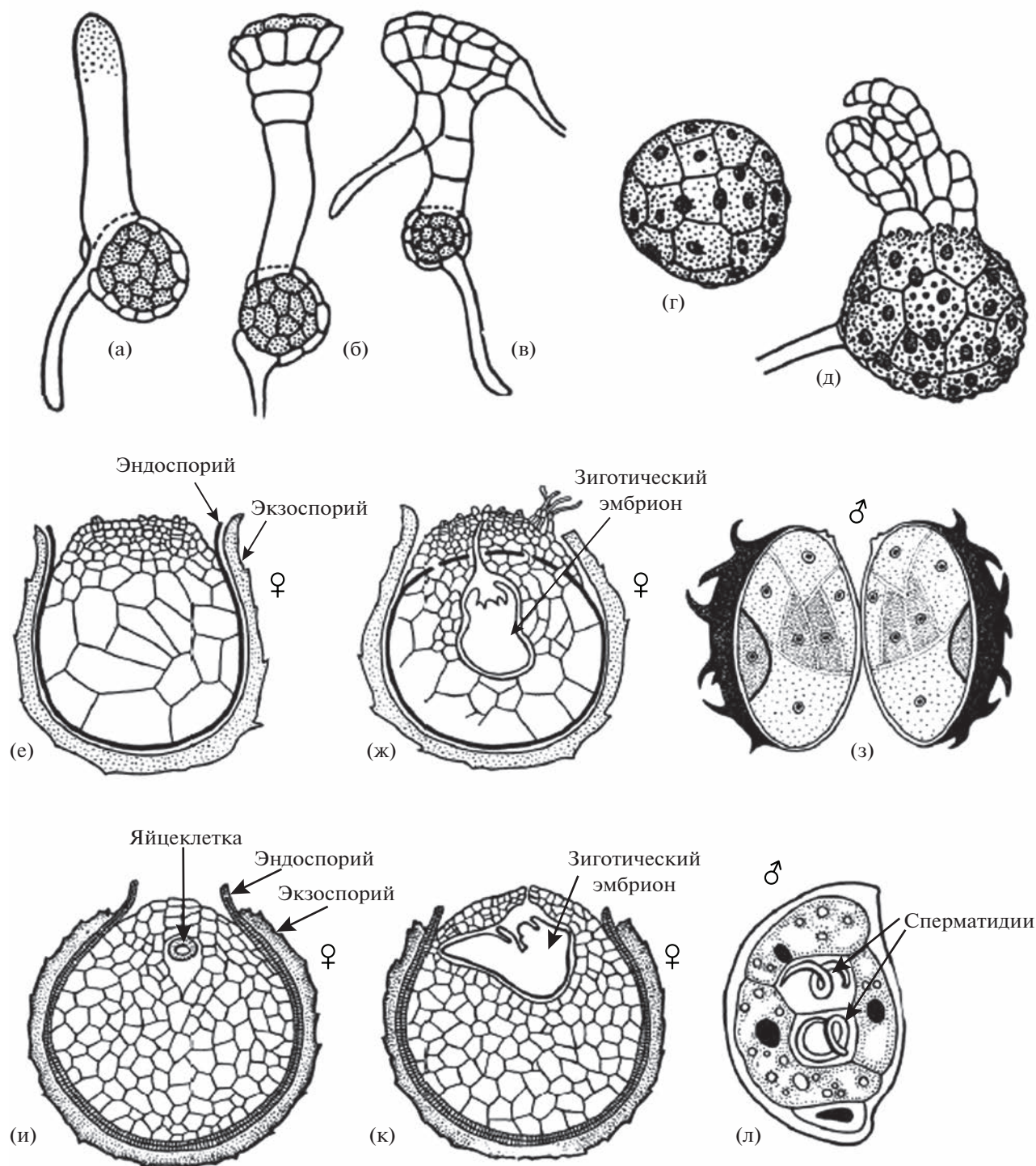


Рис. 4. Эмбрионидные гаметофиты высших споровых растений. (а–в) — *Reoulia hemisphaerica* (Linnaeus, 1753) (Marchantiophyta); (г, д) — *Frullania muscicola* Stephani, 1894 (Marchantiophyta); (е–з) — *Selaginella* spp. (Lycopodiophyta); (и–л) — *Isoetes* sp. (Lycopodiophyta). (а–д) — по: Абрамов, Абрамова, 1978а, 1978б, с изменениями; (е–л) — по: Филин, 1978а, с изменениями.

рослей прямо названы эмбриональными, то есть подмечено сходство дробления их зигот с эмбриональным развитием высших растений и животных.

б) Отдельных родов красных водорослей Rhodophyta. У представителей ряда высокоразвитых родов, например *Corallina* Linnaeus, 1758, *Dumontia* Lamouroux, 1813, *Jania* Lamouroux, 1812, *Am-*

phiroa Lamouroux, 1812, *Gracilaria* Greville, 1830 и др., наблюдается палинтомическое дробление апланоспор (тетраспоры и карпоспоры) с последующим образованием своеобразного полушаровидного многоклеточного диска (Chemin, 1937; Jones, Moogjani, 1973; Michetti et al., 2013; Wai, 2018). Эта структура вполне соответствует по происхождению эмбриоидам, образующимся при бесполом размножении у других групп растительных организмов. Некоторые авторы (Chemin, 1937, p. 369) даже сравнивали такое развитие с образованием эмбриональной морулы животных.

7) Оогамных видов зеленых водорослей рода *Volvox* Linnaeus, 1758, s.l., обладающих дифференциацией клеток, соединенных плазмодесмами. Эмбриогенный характер многоклеточности оогамных вольвоксов хорошо известен (Захваткин, 1949, с. 220–232) и детально описан во многих работах; обзор более современных данных можно найти, например, у А.Г. Десницкого (Десницкий, 2018).

Из приведенного перечня организмов видно, что эмбриогенная многоклеточность не возникла на базе прокариотических клеток. Это обстоятельство, несомненно, не случайно и, вероятно, связано с тем, что прокариотические клетки не способны к обеспечению эффективного межклеточного транспорта веществ и, соответственно, к образованию дифференцированных тканей. В результате у прокариот нет примеров эмбрионального развития, необходимого для исходной дифференцировки клеток. Более того, в связи с отсутствием эндоплазматического ретикулума, транспорт веществ внутри прокариотических клеток лимитирован возможностями диффузии, что налагает существенные ограничения на размер клеток. Крупные размеры (иногда до 0.75 мм диаметром) клеток у некоторых прокариот, например у бактерии *Thiomargarita namibiensis* Schulz et al., 1999, объясняются тем, что вся центральная часть таких клеток занята вакуолями, тогда как цитоплазма образует лишь тонкий периферический слой (Schulz et al., 1999).

МОНОЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ ПРОТОНЕМНЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Моноцитная репродукция у протонемных многоклеточных организмов может протекать по типу изогамии, гетерогамии, оогамии или аналогов оогамии, а бесполое моноцитное размножение — по типу зооспории или апланоспории. Эволюционные модели возникновения различности гамет (анизогамии) из исходного изогамного полового процесса многократно предлагались в специальной литературе (Parker et al., 1972; Bell, 1978; Bulmer, Parker, 2002; Blute, 2013; Umen, Coelho, 2019), и поэтому нет необходимости останавливаться на обсуждении этого вопроса в настоящей статье. В целом, не вызывает сомнений тот факт, что появле-

ние анизогамии почти всегда коррелирует с увеличением сложности тела организма и, в частности, с появлением многоклеточности (Bell, 1978).

Более подробного рассмотрения заслуживают разнообразные эволюционные трансформации в пределах широко понимаемой оогамии, поскольку, как это будет продемонстрировано ниже, оогамия является необходимой предпосылкой для перехода к сложным формам многоклеточности. Оогамный половой процесс (или его аналоги) при протонемной многоклеточности осуществляется еще крайне примитивным образом, так как в этом случае оогамета (за редкими исключениями) не накапливает питательных веществ для дальнейшего развития, а остается сопоставимой по объему с обычными соматическими клетками или даже оказывается существенно мельче последних. В результате этого дальнейшее развитие партеногенетической или оплодотворенной оогаметы (зиготы) неизбежно происходит путем монотомического прорастания, то есть последовательного деления и роста дочерних клеток, формирующих нитчатую структуру (протонему).

Нужно отметить, что примеры примитивной оогамии встречаются уже у одноклеточных и одноклеточно-колониальных организмов. Некоторые рода колониальных диатомовых водорослей Diatomophyceae, например так называемые центрические диатомеи (порядки Thalassiosirales, Coscinodisciales, Melosirales, Chaetocerotales) и пеннаты диатомеи рода *Rhabdonema* Kützinger, 1844, демонстрируют оогамия, при которой половые клетки оказываются мельче соматических (Белякова и др., 2006б, с. 85–93; Давидович, 2019, с. 31, 62; Kaczmarek et al., 2013). Подобная же примитивная оогамия известна у некоторых одноклеточных требуксиофицеевых водорослей Trebouxiophyceae (Gonzalves, Mehra, 1959). У большинства изученных видов грегариин Gregarineae при половом размножении две родительские гаплоидные клетки объединяются, образуя так называемый сизигий, и покрываются общей оболочкой (рис. 5). Внутри оболочки сизигия каждая родительская клетка делится путем синтомии (шизогонии) и образует гаметы. Последние могут быть одинаковыми по размеру и функциональности (изогамия) или же существенно различаться (анизогамия). У разных родов грегариин неподвижные женские гаметы могут при этом быть крупнее или мельче подвижных мужских гамет, обладающих жгутиками (Захваткин, 1949, с. 197; Симдянов, 2007, с. 26, 52–61; Grassé, 1953). В большинстве случаев образующиеся гаметы оказываются многократно мельче исходных родительских клеток или же слегка мельче (при образовании единственной зиготы внутри сизигия), но никогда не превышают их по размеру. Слияние гамет происходит внутри оболочки сизигия. Каждая образовавшаяся зигота окружается собственной защит-

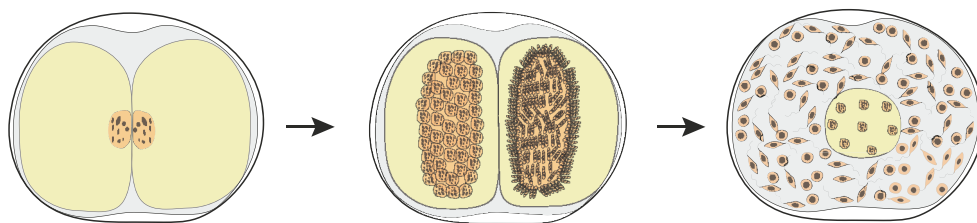


Рис. 5. Образование сизигия и копуляция у грегарины *Stylocephalus longicollis* (Stein, 1848).

ной оболочкой и становится ооцистой. В дальнейшем ооциста претерпевает два мейотических деления, и образующиеся гаплоидные клетки дают начало новому поколению одноклеточных или полицистидных особей гregarин (Симдянов, 2007, с. 33, 50).

У родственных гregarинам кокцидий Coccidea оогамета образуется напрямую из гаплоидной родительской клетки — мерозоида — без разделения последней, а двухгугиковые (редко безгугиковые) мужские гаметы возникают в результате симтомического деления мерозоида. Возможность слияния гамет при этом достигается тем, что родительские клетки находятся в тесной близости друг от друга внутри тела организма-хозяина. Мейоз в жизненном цикле кокцидий, как и у гregarин, осуществляется в образовавшейся из зиготы ооцисте (Бейер, 2007).

Некоторые высокоразвитые инфузории, образующие колонии путем незавершенного почкования (Фурсенко, 1924; Иванов, 1968, с. 30–31), демонстрируют своеобразный аналог оогамии, при котором макрогамета (макрозооид) остается неподвижной, а подвижная мелкая микрогамета (микрозооид) подплывает и осуществляет оплодотворение (рис. 6).

У собственно протонемно-многоклеточных организмов примеров примитивной оогамии (без увеличения размера гаметы) известно сравнительно мало. Например, такая оогамия хорошо изучена у зеленых водорослей рода *Prasiola* Meneghini, 1838 (Trebouxiophyceae: Prasiolales). В верхней части их многоклеточного диплоидного таллома происходят мейотические деления и образуются двухгугиковые сперматозоиды и безгугиковые оогаметы (яйцеклетки). Женские гаметы примерно в два раза крупнее мужских, но мельче исходных диплоидных клеток таллома. Они высвобождаются из-за разрушения (растворения, dissolution) нижних клеточных стенок (таллом однослойный) и оказываются в пузыревидном пространстве, ограниченном сохраняющейся внешней общей оболочкой таллома (bladder-like coating lamella). Одновременно в это пространство высвобождаются сотни или даже тысячи разнополюх гамет, и происходит оплодотворение. Из зиготы вырастает протонема, а из нее — новый диплоидный таллом (Friedmann, 1959; Cole, Akintobi, 1963). Таким об-

разом, имеет место гермафродитизм и самооплодотворение в замкнутом пространстве, что напоминает соответствующие процессы у различных внутритростных паразитических организмов.

Еще реже у протонемно-многоклеточных существ встречается накопительная оогамия, при которой происходит увеличение объема яйцеклетки, в сравнении с предшествующими ей клетками вегетативного тела (рис. 7). Такой вариант известен у ряда многоклеточных зеленых водорослей Chlorophyta из порядков улотриковые Ulotrichales и эдогониевые Oedogoniales и у примитивных харофитовых водорослей Charophyta s.l. порядка Coleochaetales. В их жизненном цикле сохраняется так называемый одноклеточный спорофит, представляющий собой зиготу, которая покрывается защитной оболочкой и после периода покоя делит-

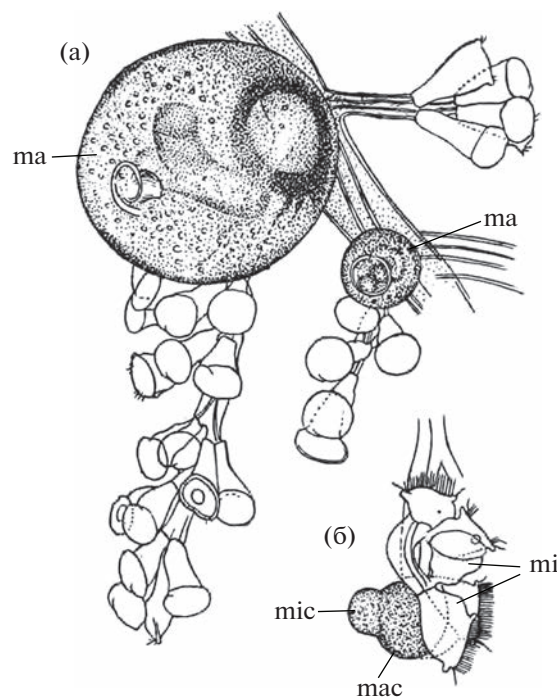


Рис. 6. Аналогия оогамного полового процесса у инфузории *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg, 1839. (a) — колония с макрозооидами (ma), (б) — конъюгация (mac — макроконъюгант, mic — микроконъюгант, mi — микрозооид); по: Фурсенко, 1924; Иванов, 1968.

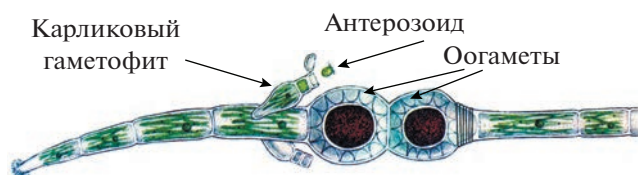


Рис. 7. Накопительная оогамия при протонемной многоклеточности на примере *Oedogonium stellatum* Wittrock ex Hirn, 1900; по: Виноградова, 1977б, 1977в, с изменениями.

ся мейотически, а затем митотически, давая начало 4–32 гаплоидным зооспорам (Виноградова, 1977б, с. 282, 285; Белякова и др., 2006б, с. 221, 267). У эдогониевых *Oedogoniales* из особых андроспор, оседающих на оогонии или соседние с ним клетки, образуются своеобразные карликовые гаметофиты – наннандрии, верхние клетки которых функционируют как антеридии (Виноградова, 1977б, с. 293; Белякова и др., 2006б, с. 254) (рис. 7). Сходный процесс наблюдается у *Cylindrocapsopsis* Iyengar, 1957 (*Chlorophyceae*: *Sphaeropleales*) (Виноградова, 1977б, с. 294).

Своеобразная аналогия примитивной оогамии среди протонемных многоклеточных встречается у красных водорослей *Rhodophyta* (рис. 8). Их мужские гаметы – сперматии – лишены жгутиков и пассивно переносятся к женским половым органам – карпогонам. Женской гаметы как таковой нет вовсе. Мужская гамета сливается с ядром карпогона. Затем ядро слияния прорастает в диплоидный гонимобласт (карпоспорофит). На гонимобласте образуются карпоспорангии, продуцирующие споры. Из этих спор образуется второе диплоидное поколение – тетраспорофит (Виноградова, 1977а).

Собственно размножение (увеличение численности особей) у протонемно-многоклеточных организмов происходит в основном при производстве спор. По сути дела, спора у примитивных организмов вполне гомологична неоплодотворенной гамете, что было убедительно показано еще А.А. Захваткиным (Захваткин, 1949; Zakhvatkin, 1956). У многих водорослей неоплодотворенные гаметы, в том числе жгутиконосные, могут развиваться в новые талломы (Белякова и др., 2006б, с. 225–226, 234; Smith, 1947).

Хорошо известно, что, подобно эволюционному переходу от мелких подвижных гамет к крупным неподвижным гаметам, в различных группах организмов происходит переход от мелких зооспор к неподвижным апланоспорам, которые во многих случаях не превышают по объему обычные вегетативные клетки, но у ряда организмов накапливают питательные вещества и существенно увеличиваются в размерах. При этом для большинства протонемно-многоклеточных существ характерно производство большого количества мелких спор. Особенно впечатляющие примеры демонстрируют некоторые рода красных водорослей: каждый спорофит производит около 12 млн карпоспор, а один тетраспорофит – 100 млн тетраспор (Виноградова, 1977а, с. 212).

Гомологичным процессу спорообразования можно считать моноцитное почкование протонемно-многоклеточных организмов. Так, у одного из изогамных родов бурых водорослей – сфацеларии *Sphacelaria* Lyngbye, 1818 – вегетативное размножение осуществляется многоклеточными структурами, формирующимися на концах ветвей (Петров, 1977, с. 162). Таким образом, каждая такая структура возникает из одной апикальной клетки и подобна многоклеточной споре, начавшей свое развитие еще во время нахождения на

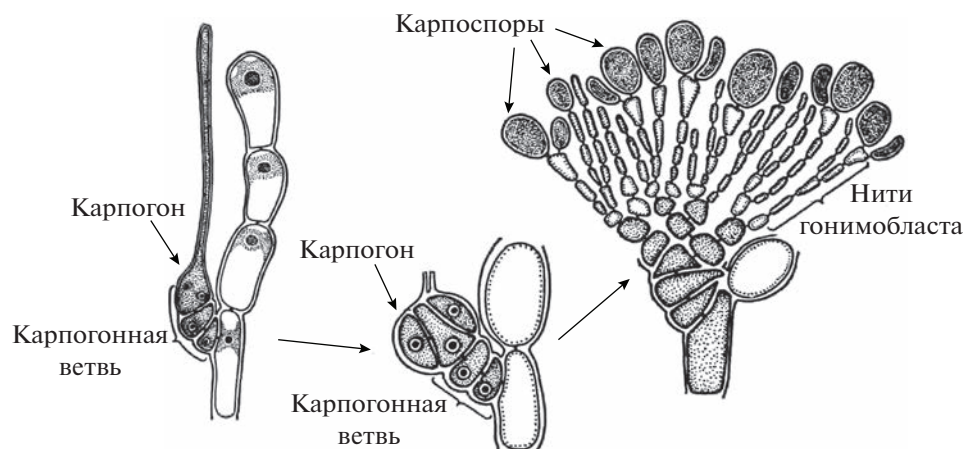


Рис. 8. Схема развития карпоспорофитного поколения флоридиевых красных водорослей (*Rhodophyta*: *Florideophyceae*); по: Виноградова, 1977а, с изменениями.

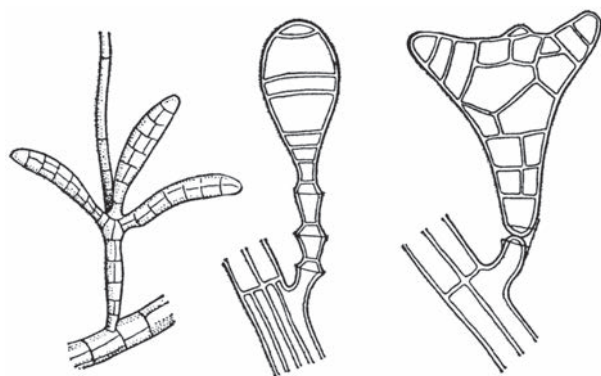


Рис. 9. Моноцитное почкование при протонемной многоклеточности на примере видов рода *Sphacelaria* Lyngbye, 1818; по: Петров, 1977, с изменениями.

материнском теле (рис. 9). Сходным образом формируются моноцитные выводковые почки у гаметофитов некоторых папоротников (Гладкова, 1978, с. 222–223).

МОНОЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ СИФОНОСЕПТАЛЬНЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Половой процесс у сифоносептальных организмов протекает преимущественно по типу изогамии или гетерогамии. Однако у некоторых групп встречается примитивная оогамия (без увеличения размеров яйцеклеток, в сравнении с исходными клетками материнского тела), аналоги оогамии или же соматогамия (слияние двух вегетативных клеток).

Так, у хитридиомицетов Chytridiomycota из порядка Monoblepharidales многоядерный мицелий обычно не содержит септ, но зооспорангии, оогонии и антеридии отделяются от тела перегородками (Белякова и др., 2006а, с. 157). В каждом оогонии образуется одна или несколько мелких яйцеклеток (рис. 10). Одножгутиковые сперматозоиды оплодотворяют яйцеклетку внутри оогония. Зиготы сохраняют амебоидное движение или же могут двигаться за счет одного жгутика, оставшегося от слияния со сперматозоидом. После выхода из оогония или внутри него зигота покрывается оболочками и некоторое время находится в состоянии покоя. В дальнейшем из такой зиготы развивается многоядерная гифа (Сизова, 1976, с. 32–34; Sparrow, 1933).

У некоторых родов желто-зеленых водорослей Xanthophyceae или Tribophyceae из порядка вошериевые Vaucheriales многоядерные ветвящиеся сифоны обычно лишены септ, но спорангии и гаметангии отделяются перегородками. У *Vaucheria* de Candolle, 1801 и *Pseudodichotomosiphon* Yamada, 1934 в шаровидном оогонии образуется единственная мелкая яйцеклетка, а в антеридиях — многочис-

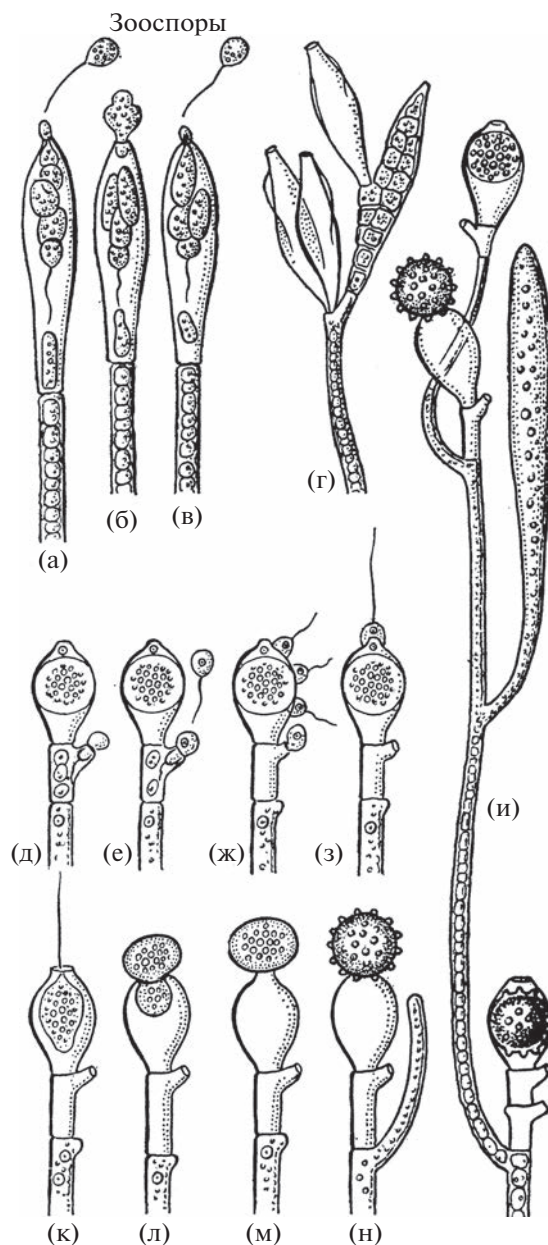


Рис. 10. Споровое и половое размножение при сифоносептальной многоклеточности на примере *Monoblepharis* spp. (а–в) — бесполое размножение зооспорами; (г) — ветвление зооспорангиев; (д–м) — последовательные этапы полового процесса; (н) — участок сифоносептального тела с половыми органами и зиготами; по: Сизова, 1976; Sparrow, 1933, с изменениями.

ленные двухжгутиковые сперматозоиды. Сперматозоид проникает в оогоний через пору в оболочке. Диплоидная зигота после периода покоя прорастает в новый таллом (Белякова и др., 2006б, с. 109–110; Kobara, Chihara, 1984).

У хлорофициевых зеленых водорослей из рода *Sphaeroplea* Agardh, 1824 (*Sphaeropleales*) многоядерные сифональные тела разделены центрипе-

тально образованными септами, но специальные органы полового размножения не формируются. Мелкие яйцеклетки и сперматозоиды образуются в любом из сегментов тела (Fritsch, 1929). После внутреннего оплодотворения зиготы одеваются плотными оболочками и покидают материнскую нить в результате разрушения последней. При прорастании зиготы образуются 4 зооспоры, каждая из которых дает затем начало новому сифоносептальному растению (Виноградова, 1977б, с. 294).

Аналогом примитивной оогамии у сифоносептальных многоклеточных организмов можно считать половое размножение многоклеточных аскомицетов *Ascomycota*, базидиомицетов *Basidiomycota*, оомицетов *Oomycota* и некоторых других. Настоящая оогамия у этих организмов полностью отсутствует. Вместо этого наблюдаются разнообразные варианты слияния участков гиф, функционирующих как одноклеточные гаметангии, а также образование мужских гамет (спермациев) при отсутствии женских или же наоборот (Белякова и др., 2006а, с. 78).

Бесполое моноцитное размножение сифоносептальных многоклеточных обычно осуществляется мелкими одноклеточными зооспорами или же неподвижными, в том числе многоклеточными, апланоспорами (аскоспорами, базидиоспорами и т.д.). Особым вариантом образования спор считается процесс формирования одноклеточных или многоклеточных конидий у многих групп грибов (Белякова и др., 2006а, с. 77).

МОНОЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ ЭМБРИОГЕННЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Моноцитная репродукция эмбриогенных организмов во всех известных случаях связана либо с накопительной оогамией (при половом процессе или партеногенезе), либо с накопительной апланоспорицей (при бесполом воспроизведении). В обоих случаях новый организм начинает развиваться из одной неподвижной клетки, превышающей по размерам обычные вегетативные (соматические) клетки организма. Деления такой клетки происходят по типу палитомии — быстро повторяющихся кариокинезов и цитокинезов без периода роста дочерних клеток, или же по типу синтомии — быстро повторяющихся кариокинезов с последующим одномоментным разделением цитоплазмы материнской клетки (рис. 3). В результате таких делений появляется особая фаза онтогенеза — эмбрион как принципиально новое биологическое явление или же аналог эмбриона — эмбриоид, если речь идет о развитии из споры. Эмбрионы (эмбриоиды), в отличие от проростков протонемных и сифоносептальных многоклеточных, не способны к самостоятельной жизни; они полностью зависимы от поступления питатель-

ных веществ со стороны материнского организма или от запасов веществ, накопленных матерью в виде желтка внутри яйца. Таким образом, можно предложить следующие определения терминов.

Эмбрион — начальная стадия развития эмбриогенно-многоклеточных организмов, от первого деления зиготы или партеногенетической яйцеклетки до начала самостоятельной жизни — выхода из оболочки зиготы (яйца) или отделения от материнского организма.

Эмбриоид — аналог (в ряде случаев также гомолог) эмбриона, начальная стадия развития эмбриогенно-многоклеточных организмов при бесполом моноцитном размножении, от первых делений исходной клетки (споры или спороподобной клетки) до начала самостоятельной жизни.

Вероятно, самый примитивный эмбриогенез характерен для харовых водорослей *Charophyceae*. Их зигота (ооспора), находясь еще внутри своей оболочки, претерпевает синтомиические деления мейоза, в результате чего образуется четырехъядерная клетка. Одно из этих гаплоидных ядер отделяется перегородкой, претерпевает еще одно палитомическое деление и дает начало клеткам корня и стебля. Оставшаяся трехъядерная клетка выполняет функцию хранения питательных веществ (Голлербах, 1977, с. 347). Таким образом, стадия эмбриона представлена здесь всего лишь несколькими клетками. После достижения этой стадии оболочка зиготы вскрывается и начинается интенсивный постэмбриональный рост корня и стебля монотомическим способом.

Наибольшей сложности оогамия и эмбриогенез достигают у животных *Metazoa*. У них, в отличие от растительных и грибных организмов, процесс женского мейоза носит характер неравного деления, в результате чего образуется одна яйцеклетка и несколько редуцированных (полярных) телец. Эволюционный смысл этого явления не понятен, поскольку у прочих эмбриогенно-многоклеточных существ оно не известно. Стоит упомянуть, что у некоторых животных по не вполне понятным причинам неравным оказывается также и мужской мейоз (Hodgson, 1997; Swallow, Wilkinson, 2002; Gavrilov-Zimin et al., 2015; Gavrilov-Zimin, 2018, p. 25–33).

Кроме того, неясным по эволюционному значению и причинам возникновения выглядит особый вариант эмбриогенеза “клетка внутри клетки”, известный для ряда вторично упрощенных паразитических животных (миксоспоридии, книдарии рода *Polypodium* Ussov, 1885, ортонектиды, дициемиды), а также для покрытосеменных растений *Magnoliopsida*.

Миксоспоридии *Mixozoa* на протяжении полутора столетий рассматривались большинством зоологов в качестве одной из групп протистов (Пугачев, Подлипаев, 2007), хотя гипотеза об их

принадлежности к многоклеточным животным Metazoa впервые высказана еще в 1899 г. (Štolc, 1899). В последние годы, напротив, общепринятой стала точка зрения о том, что миксоспоридии представляют собой потомков стрекающих кишечнополостных Cnidaria, сильно упростившихся в связи с паразитизмом. В качестве аргументов многоклеточности миксоспоридий приводятся их структурные и биохимические особенности, а также сопоставление нуклеотидных последовательностей генов (Siddall et al., 1995; Foox, Siddall, 2015). Репродуктивные особенности миксоспоридий и начальные этапы их онтогенеза, на первый взгляд, кажутся уникальными и загадочными (Feist et al., 2015; Gruhl, Okamura, 2015). Однако при всей своей аберрантности, репродукция миксоспоридий принципиально соответствует сложной эмбрионной репродукции многоклеточных существ: 1) в ходе мейоза образуются безжгутиковые гаплоидные гаметы, которые можно считать яйцеклетками, поскольку мейоз проходит по женскому типу с образованием полярных телец; 2) диплоидность восстанавливается партеногенетическим путем, хотя детали этого процесса остаются во многом неясными; 3) партеногенетическая зигота дробится палинтомически, как зигота эмбрионных многоклеточных организмов, хотя и без обычных для животных стадий бластуляции и гастрюляции; 4) в результате дробления формируется многоклеточная (с дифференцировкой клеток) расселительная стадия жизненного цикла, именуемая актиноспорой; 5) внутри тела этой расселительной стадии бесполом путем образуются так называемые спороплазмы, дающие начало бесполом поколениям.

Еще более аберрантным, но пока недостаточно изученным способом функционирует репродуктивная система у другого паразитического представителя стрекающих кишечнополостных — *Polypodium hydriforme* Ussov, 1885 (Cnidaria: Polypodiozoa). Половое поколение этого вида представляет собой свободно плавающих, раздельнополых пресноводных медуз. Женские гонады у них закладываются, но не функционируют. Мужские гонады производят безжгутиковые двуждерные гаметы, которые непонятным способом проникают в ооциты организма-хозяина (рыбы). Далее эти гаметы без оплодотворения приступают к неравному дроблению, в результате чего образуется своеобразная морула, помещающаяся внутри крупной полиплоидной клетки, называемой трофамнионом. Эмбриогенез длится несколько лет, сообразно развитию ооцитов хозяина, и заканчивается формированием личинки, похожей на вывернутую наизнанку планулу. На теле этой личинки образуются многочисленные почки и весь организм приобретает вид столбона. Незадолго до нереста хозяина, столбон внутри ооцита выворачивается и обретает нормальное для кишечнополостных положение клеточных слоев. Выход столбона из яйцеклеток

хозяина происходит еще в половых протоках рыбы. После попадания в воду полиподиумный столбон претерпевает фрагментацию с образованием дочерних медузоидных форм (Raikova, 1994).

Тело дициемид Dicyemida устроено крайне примитивным образом, состоит всего лишь из 8–40 клеток и не имеет каких-либо тканей, органов и межклеточных полостей. Общее число клеток детерминировано и характерно для каждого вида. Тело взрослых червеобразных стадий (нематоген и ромбоген) образовано одним слоем покровных соматических реснитчатых клеток и одной (редко несколькими) крупной внутренней аксиальной генеративной клеткой (рис. 11) с полиплоидным ядром. Во внутренних цитоплазматических камерах этой клетки располагаются более мелкие клетки — аксобласты, дающие начало особям следующих поколений (Иванова-Казас, 1975; Малахов, 1990; McConnaughey, 1951; McConnaughey, McConnaughey, 1954; Furuya, Tsuneki, 2003; Furuya et al., 2003; Noto et al., 2003). Размножение осуществляется партеногенетическим и обоеполым способами. При партеногенезе аксобласт претерпевает неравномерные митотические деления таким образом, что более крупная клетка макромер становится новой аксиальной клеткой, а микромер продолжает делиться, в результате чего формируется покровный слой нематогена следующего поколения. Затем макромер вытягивается и претерпевает еще одно неравномерное деление; меньшая из двух дочерних клеток становится новым аксобластом и проникает в цитоплазму более крупной клетки. После этих процессов молодой нематоген покидает родительскую особь, протискиваясь между ее клетками. У разных видов дициемид в аксиальной клетке могут одновременно развиваться от одного—двух до более сотни дочерних нематогенов (Иванова-Казас, 1975; Малахов, 1990; McConnaughey, 1951; McConnaughey, McConnaughey, 1954; Furuya, Tsuneki, 2003; Furuya et al., 2003). Таким образом, у дициемид начальный этап размножения связан с единственной клеткой — аксобластом, которую можно назвать агаметой или псевдогаметой. В этом случае можно говорить об особом варианте амейотического партеногенеза, при котором отсутствует не только оплодотворение, но и редукционное деление ооцитов (Иванова-Казас, 1975, с. 100). Взрослая особь дициемид, осуществляющая половое размножение, называется ромбоген. Морфоанатомически эта особь не сильно отличается от нематогена, но в ее аксиальной клетке из аксобластов формируются гермафродитные гонады, называемые инфузориогенами. В этом случае после первого неравного деления аксобласта микромер отделяется от макромера, утрачивает свою цитоплазму и остается в аксиальной клетке ромбогена в виде свободного ядра, называемого парануклеус (рис. 12). В следствие накопления парануклеусов,

Схема поперечного среза через нематоген

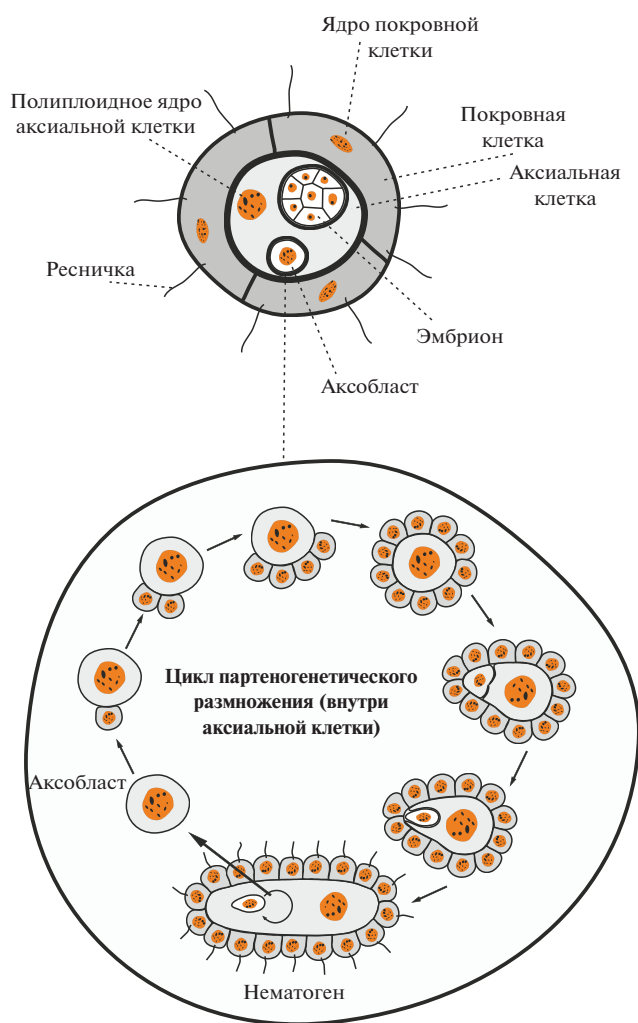


Рис. 11. Строение нематогена и цикл партеногенетического размножения дициемид *Dicyemida*.

происходящих от многих зародышей, аксиальная клетка ромбогена постепенно становится многоядерной. В результате последующих неравных делений макромера от него снова отделяются микромеры, которые дают начало оогониям и сперматогониям, а сам исходный макромер становится аксиальной клеткой инфузориогена. Оогонии располагаются по периферии, а сперматогонии оказываются внутри осевой клетки в результате впячивания в ее цитоплазму одного из микромеров и его последующих делений. Сперматогонияльные клетки после прохождения мейотических делений утрачивают основную часть своей цитоплазмы, и из них образуются лишенные жгутиков спермии. Эти спермии проникают в расположенные рядом с осевой клеткой ооциты и оплодотворяют их. Из зиготы формируется подвижная личи-

ночная стадия — инфузориформ, которая покидает материнский ромбоген, а затем почку организма-хозяина (моллюска) и попадает во внешнюю водную среду (Иванова-Казас, 1975; Малахов, 1990; McConnaughey, 1951; McConnaughey, McConnaughey, 1954; Furuya, Tsuneki, 2003; Furuya et al., 2003). Способ проникновения инфузориформа в нового моллюска-хозяина остается до сих пор недостаточно изученным, но предполагается, что так называемые урнчковые клетки инфузориформа дают начало двухклеточному зародышу, который вырастает в нематогена-основателя, а тот в свою очередь продуцирует новых нематогенов или ромбогенов. Из вышеизложенной информации становится ясно, что развитие новых нематогенов, ромбогенов и инфузориформных личинок дициемид происходит полностью внутри материнского организма, от которого они получают необходимое питание. Таким образом, дициемид целиком как таксономическую группу следует считать живородящими организмами.

У ортонекид *Orthonectida* основной по продолжительности стадией жизненного цикла (рис. 13) является многоядерный плазмодий, располагающийся в тканях организма-хозяина. Плазмодий не имеет определенной формы, и от разных участков его поверхности путем простого почкования могут образовываться дочерние плазмодии. Внутри плазмодиев, помимо трофических ядер, присутствуют генеративные ядра с обособленными участками цитоплазмы, представляющие собой агаметы. Эти агаметы без оплодотворения претерпевают неравномерное дробление с последующей гастрულიацией по типу деламинации (Иванова-Казас, 1975, с. 92; Малахов, 1990, с. 49) и с формированием взрослых особей, минуя личиночную стадию. В результате такого своеобразного партеногенеза внутри плазмодия формируются самцы и самки следующего обоеполого поколения, причем у разных видов особи обоих полов могут формироваться внутри одного плазмодия или же в разных плазмодиях. Половые особи ортонекид не способны к самостоятельному питанию, но обладают значительной подвижностью за счет многочисленных покрывающих тело ресничек. Яйцеклетки и сперматозоиды образуются в половых особях еще во время их нахождения в материнском плазмодии (Слюсарев, 2008, с. 421). Готовые к половому размножению особи выходят из плазмодия по специальным выростам, направленным к поверхности тела хозяина, и попадают в окружающую морскую воду, где и осуществляется наружно-внутреннее оплодотворение: сперматозоиды попадают в воду через специальное половое отверстие на теле самца и затем проникают в тело самки через ее генитальное отверстие. Оплодотворенные яйцеклетки претерпевают неравномерное дробление, в результате которого образуется морулоподобный зародыш. Из зародыша формируется мелкая (размер тела около

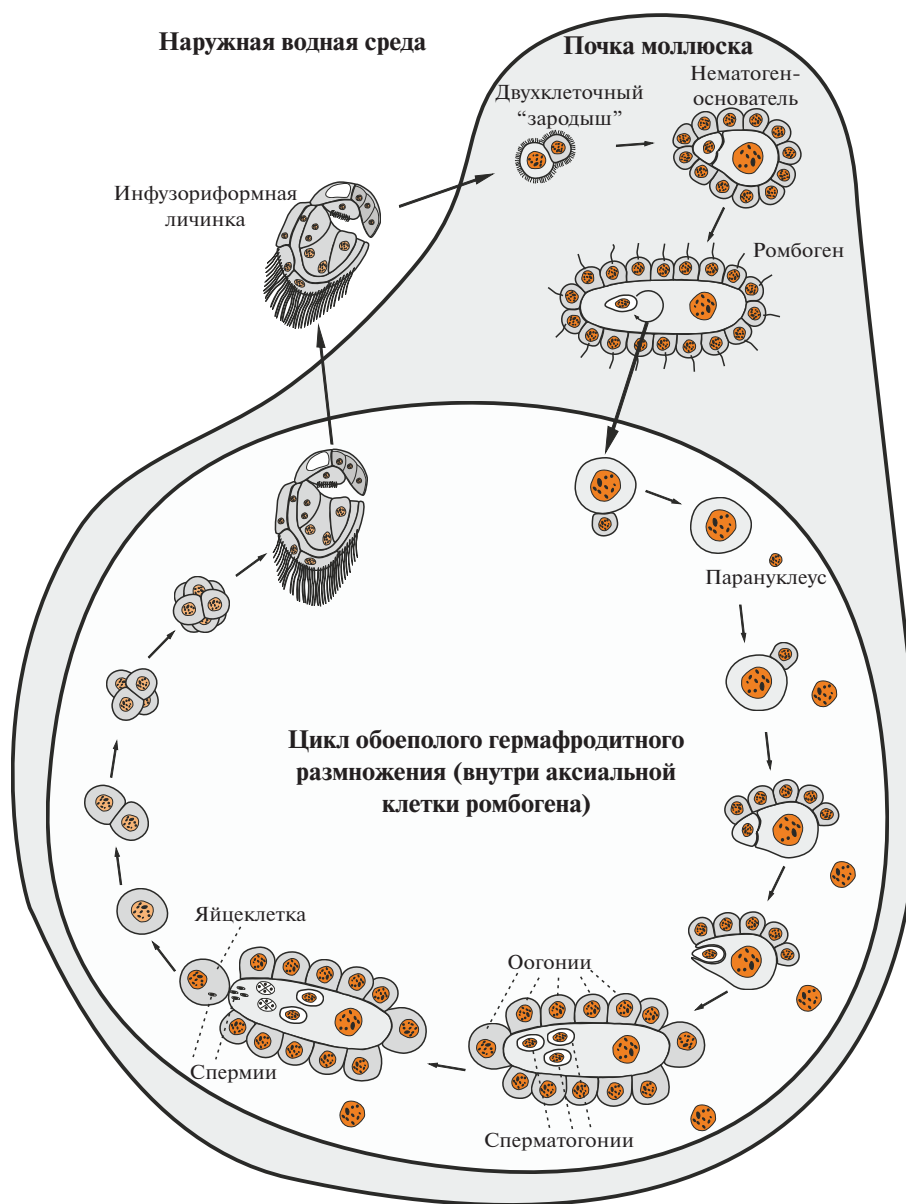


Рис. 12. Цикл полового гермафродитного размножения дициемид Dicyemida.

15 мкм) покрытая ресничками личинка, которая покидает материнский организм через генитальное отверстие. После свободного плавания в морской воде личинка проникает в тело нового хозяина, где ее наружный реснитчатый покров сбрасывается, а из внутренних безжгутиковых клеток формируются один или несколько плазмодиев следующего поколения (Иванова-Казас, 1975, с. 92; Малахов, 1990, с. 49; Слюсарев, 2008). Таким образом, ортонектиды демонстрируют бесполое размножение (путем почкования плазмодиев), амеитический партеногенез и обоеполое размножение, при которых особи нового поколения развивают-

ся полностью внутри материнского организма (полное живорождение).

Образование зародышевого мешка покрытосеменных растений Magnoliopsida и происходящие внутри этой единой многоядерной клетки процессы формирования зародыша и эндосперма столь хорошо известны, что нет необходимости останавливаться на них здесь подробнее. Однако стоит отметить то примечательное и довольно странное обстоятельство, что среди растений эмбриогенез по типу "клетка внутри клетки" появляется лишь в этой самой молодой, эволюционно продвинутой, группе, тогда как аналогичные перечисленные выше примеры среди животных ха-

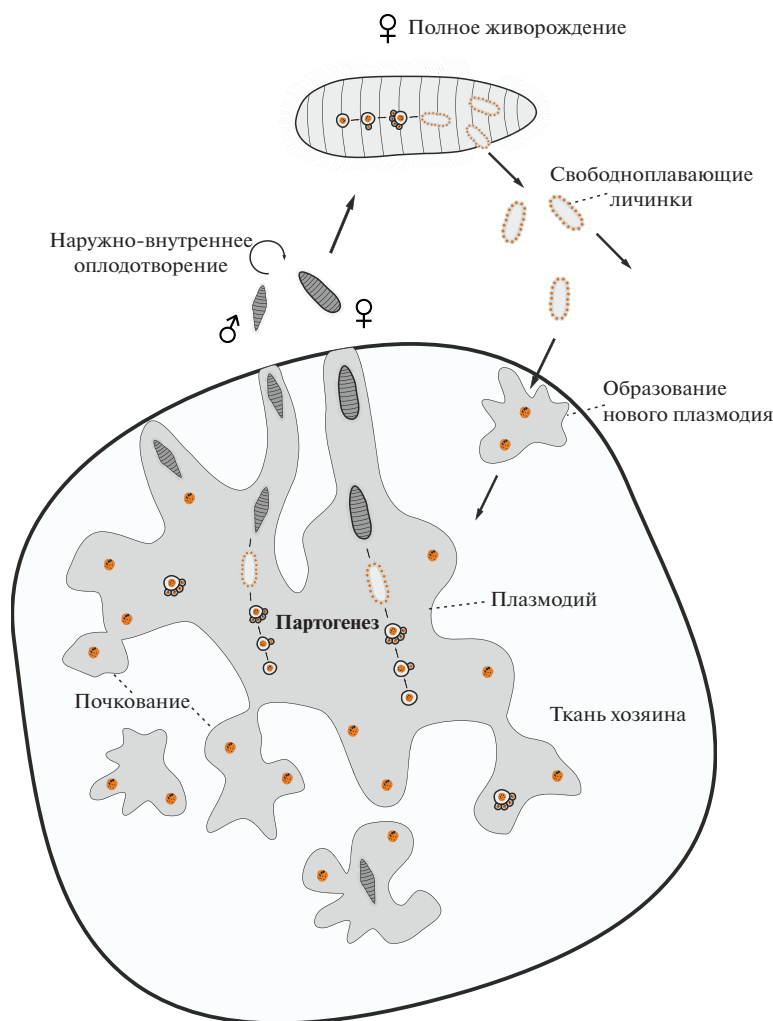


Рис. 13. Обобщенная схема жизненного цикла ортонектид *Orthonectida*.

рактарны только для очень примитивных перешедших к паразитизму групп.

СИНХРОНИЗАЦИЯ КОПУЛЯТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

Если учитывать известные эволюционные преимущества полового размножения над бесполом (Felsenstein, 1974), более выгодным для увеличения изменчивости и биологического разнообразия представляется размножение гаметой и продуктами их слияния (зиготами), нежели спорами. Общеизвестно, что наступление репродуктивного периода в жизненном цикле конкретного вида живых организмов так или иначе скоординировано с разнообразными факторами внешней среды (Brawley, Johnson, 1992). Однако для размножения зиготами необходимо синхронизировать не только наступление гаметогенеза, но и сам момент выделения гамет у разных особей популяции так, чтобы мужские и женские гаметы оказа-

лись в определенном месте пространства в одно и то же время, то есть встретились. Расстояния, которые способны преодолевать сами гаметы исключительно за счет клеточных движений, очень невелики. Этот вопрос подробно изучался, например, у диатомовых водорослей (Давидович, 2019, с. 151–162; Davidovich et al., 2012). Их мужские гаметы за счет жгутиковой активности, амёбоидного движения или формирования особых цитоплазматических нитей могут передвигаться на дистанции, лишь в несколько раз (редко в десять раз) превышающие диаметр самих гамет. Движение мужских гамет носит при этом хаотический характер, а женские гаметы диатомей вовсе не способны к активному передвижению. Для копуляции необходимо, чтобы родительские особи находились в тесной близости друг к другу. Зачастую даже в результате близкого, но неудачного расположения родительских особей их гаметы так и не могут слиться друг с другом (Давидович, 2019, с. 152). Однако в целом для микроскопических одно-

клеточных организмов, образующих плотные популяции, синхронизация выхода гамет не представляется существенной проблемой (Brawley, Johnson, 1992). Гаметогенез одноклеточных являет собой всего лишь прямую трансформацию взрослого одноклеточного организма в одну или несколько гамет, занимает относительно короткое время, сопоставимое со временем жизнеспособности гамет, и напрямую зависит от наступления определенных внешних факторов (одинаковых для всех особей популяции), а образующиеся гаметы обычно сходны по размеру с взрослыми особями. Таким образом, в одной и той же точке пространства в одно и то же время неизбежно оказываются многочисленные гаметы, способные к слиянию. Кроме того, некоторые одноклеточные организмы перед копуляцией образуют сизигий, внутри замкнутой оболочки которого осуществляется слияние (рис. 5), или же объединение гамет происходит в тесном пространстве внутренних полостей тела организмов-хозяина (при паразитизме).

Совсем иначе обстоит дело у многоклеточных существ. Во-первых, в силу увеличения размеров своих тел каждый многоклеточный организм занимает в пространстве место, многократно превышающее размер производимых им гамет. Во-вторых, до начала гаметогенеза такой организм должен достичь сложной многоклеточной стадии вегетативного тела (см. выше первый репродуктивный критерий многоклеточности), что создает определенные, часто весьма значительные, индивидуальные вариации по срокам готовности к половому процессу и созреванию гамет. В-третьих, появление оогамии у многоклеточных организмов приводит к тому, что собственная подвижность сохраняется лишь у мужских гамет (а иногда утрачивается у гамет обоих полов). При всех этих особенностях и условиях добиться перекрестного оплодотворения гамет на многоклеточном уровне организации можно следующими способами: 1) сохраняя неподвижные женские гаметы в теле материнского организма до тех пор, пока они не будут найдены сперматозоидами (внутреннее оплодотворение в широком смысле); 2) принудительно выбрасывая во внешнюю среду женские гаметы синхронно с выбросом сперматозоидов другими особями популяции (наружное оплодотворение); 3) обеспечивая массовый пассивный выход гамет во внешнюю среду в строго определенное время (наружное оплодотворение).

Первый путь, несомненно, оказывается технически более простым и реализуется независимо почти у всех групп архайчных многоклеточных. Так, у подавляющего большинства губок, у трихоплаксов, примитивных бескишечных турбеллярий, предельно упрощенных ортокектид и дицелимид, многоклеточных грибов, вольвоксов, большинства оогамных многоклеточных водорослей, а также у всех высших растений имеет место внут-

реннее оплодотворение яйцеклетки, а начальные этапы эмбриогенеза проходят внутри тела материнского организма, или же зигота становится покоящейся стадией и оказывается в наружной среде уже после смерти и распада материнского тела. Ясное понимание этого обстоятельства позволяет дать ответ на стародавний вопрос классической биологии о том, было ли для животных и других многоклеточных существ исходным способом размножения наружное оплодотворение с соответствующим полным развитием дочернего организма во внешней водной среде. Во многих старых и современных общетеоретических работах это считалось настолько само собой разумеющимся, что даже никак специально не аргументировалось (Иванов, 1968; Иванова-Казас, 1995; Малахов и др., 2019; Franz, 1924; Mikhailov et al., 2009). Сообразно таким представлениям, на гипотетических схемах возникновения первых Metazoa из колониальных хоанофлагеллят Choanoflagellata обычно нарисовано, что яйцеклетки каким-то образом попадают в воду и там оплодотворяются сперматозоидами (рис. 14). Однако уже из того факта, что все животные и вообще все организмы с эмбрионной многоклеточностью характеризуются облигатной оогамией, следует, что женские гаметы сами выйти наружу из многоклеточного тела или даже из колонии протистов никоим образом не могут, а половых протоков, мускулатуры и нервной системы, которая регулировала бы принудительный выброс гамет у архайчных организмов еще нет; все эти новообразования появляются в эволюции, начиная с уровня организации кишечнополостных животных и выше, то есть с Eumetazoa (Гаврилов-Зимин, 2022). Остается теоретически возможным вариант пассивного выхода оогамет через простой разрыв стенки тела или клеточной стенки некоего условного гаметангия по принципу вскрытия нарыва. Таким способом вскрываются, например, разнообразны гаметангии и спорангии у низших и высших растений. Однако для обеспечения оплодотворения этот способ не вполне подходит, поскольку каждый нарыв или спорангий вскрывается в тот момент, когда он созрел, не сообразуясь с другими нарывами на теле того же самого организма и, тем более, другого организма. Для наружного оплодотворения нужна строгая синхронизация выброса мужских и женских гамет. У высокоразвитых животных, как хорошо известно, это достигается благодаря нервной системе и органам чувств. У самых примитивных животных и у растений ни того ни другого нет. Поэтому, вопреки широко распространенному мнению, всем наиболее архайчным многоклеточным существам свойственно примитивное внутреннее оплодотворение яйцеклетки непосредственно внутри тела или же на теле материнского организма. Это означает неизбежность исходного живорождения у Metazoa и прораста-

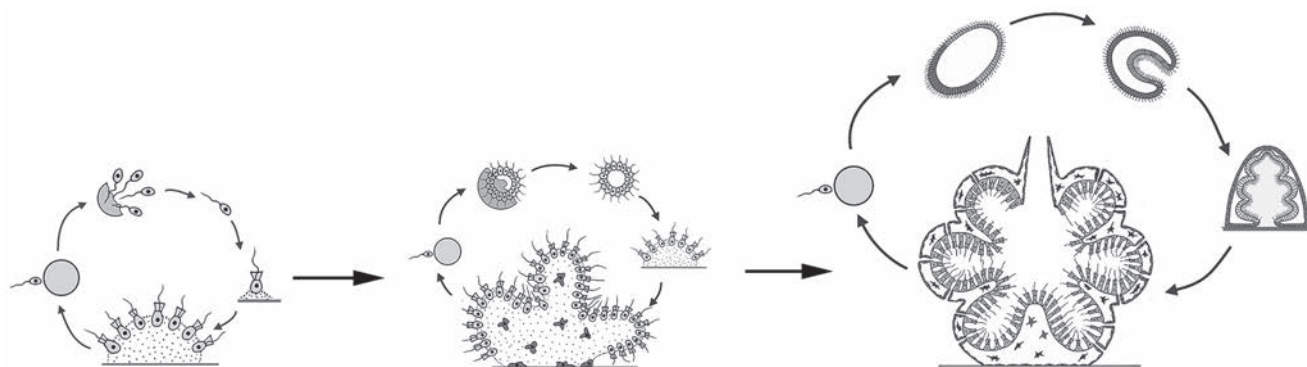


Рис. 14. Графическая интерпретация седентарной гипотезы возникновения многоклеточных животных при допущении исходности наружного оплодотворения; по: Малахов и др., 2019, с изменениями.

ния спорофита на гаметофите у растений (Гаврилов-Зимин, 2022). То есть схема возникновения животных должна выглядеть следующим образом (рис. 15). Сначала у неких хоанофлагеллят неподвижная зигота претерпевала деления, оставаясь внутри колонии, а продукты этого деления — подвижные зооспоры — покидали колонию, уплывали и давали начало новым организмам. Затем колонии стали разрастаться, подвижности отдельной зооспоры было уже недостаточно, для того чтобы покинуть огромную колонию и уплыть куда-то на новое место. В этих условиях логичным оказывается появление синзооспоры (не распавшегося на части продукта дробления зиготы) — гипотетической стадии развития, реконструированной А.А. Захваткиным (Захваткин, 1949; Zakhvatkin, 1956) в его теории возникновения многоклеточных Metazoa. Фактически, синзооспора представляла собой первую в эволюции организмов личиночную стадию, которая еще не умела питаться, но обеспечивала расселение. Именно такой вариант размножения/развития наблюдается у современных губок Porifera.

У некоторых оогамных многоклеточных водорослей в силу простоты их строения оказывается довольно затруднительным провести четкую грань между оплодотворением внутри материнского тела и на его поверхности. Так, у ламинариевых Laminariales бурых водорослей яйцеклетка перед оплодотворением высвобождается из оогония, но остается прикрепленной к его краям. Зигота прорастает, не отрываясь от материнского гаметофита. Если же в силу случайных событий, яйцеклетка или зигота теряют связь с материнским растением, то при прорастании нарушаются процессы дифференцировки и образовавшийся дефектный таллом вскоре погибает (Белякова и др., 2006б, с. 133–134).

Наружное оплодотворение хорошо известно и изучено во многих группах морских и пресноводных животных, у которых этот процесс обеспечивается наличием нервной системы, органов чувств,

мускулатуры и тех или иных половых протоков. Получая определенный зрительный, тактильный или химический сигнал друг от друга, половые партнеры реализуют принудительный синхронный выброс гамет во внешнюю водную среду. Однако для наиболее архаичных животных и растений единственно возможным оказывается пассивный выход гамет, в частности через разрыв оболочек гаметангиев, синхронизированный внешними причинами. Сравнительный анализ репродуктивных стратегий различных многоклеточных существ показывает, что добиться синхронности при пассивном варианте оказывается чрезвычайно сложно. Такой путь реализовался лишь в нескольких небольших группах морских организмов, строго синхронизированных в своей репродуктивной активности с лунными циклами и/или соответствующей периодичностью приливов/отливов. Пассивный выход гамет при этом технически обеспечивается двумя разными способами, но оба они связаны с существенными ограничениями и остались эволюционно тупиковыми.

Первый способ известен у некоторых высоко развитых губок Demospongiae, построенных по прогрессивному типу “лейкон” и достигающих крупных размеров тела. Строение тела позволяет этим губкам регулировать поток воды, проходящий через тело и выносящий наружу большое количество неподвижных яйцеклеток и подвижных сперматозоидов (Ересковский, 2005, с. 55–59; Reiswig, 1970a, 1970b, 1976). При этом в большинстве случаев остается неизвестным, происходит ли выброс яйцеклеток из тела до их оплодотворения или уже после такового (Reiswig, 1976, с. 104). Оформленных гонад у губок нет; женские половые клетки располагаются диффузно или мелкими группами среди соматических клеток тела, а сперматозоиды собраны внутри временных образований — сперматоцист (Иванова-Казас, 1975; Ересковский, 2005). Это обстоятельство, несомненно, облегчает задачу выведения гамет с потоками воды, поскольку отсутствует необходимость вскрытия оболочки

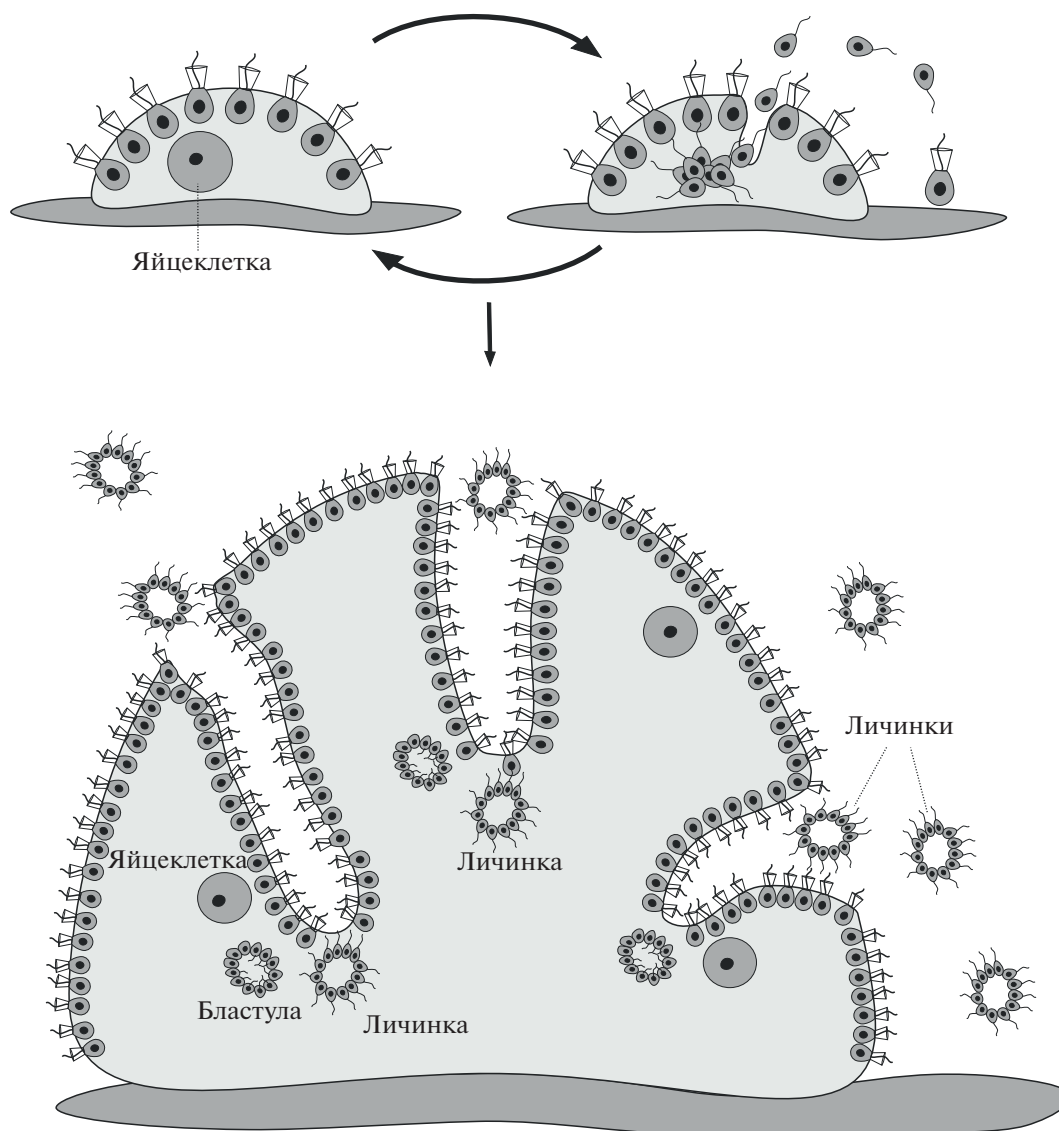


Рис. 15. Схема возникновения многоклеточных животных Metazoa в соответствии с гипотезой первичного живорождения.

условного гаметангия, имеющегося у большинства других многоклеточных организмов. Дополнительным регулятором синхронности выброса гамет у губок, вероятно, выступают феромоны.

Второй способ пассивного синхронного выхода гамет реализован у ряда родов бурых и зеленых водорослей. Они не умеют регулировать потоки воды, но их репродукция сложным образом скоординирована с лунным циклом и приливо-отливными ритмами (Smith, 1947; Brawley, 1992; Brawley, Johnson, 1992; Feis, 2010; Heesch et al., 2021). Лучше всего эта синхронизация изучена у различных фукусов *Fucus* spp. В отличие от подавляющего большинства других растений, мейоз у фукусов происходит при образовании яйцеклеток и сперматозоидов, стадия гаметофита отсутствует,

гаплоидная фаза представлена только гаметами (рис. 16) подобно тому, как это имеет место в жизненном цикле животных. Неподвижные яйцеклетки выделяются в воду просто через разрыв стенки гаметангия и дальше оседают на дно, а подвижные сперматозоиды находят их за счет феромонов, которые действуют на расстоянии всего лишь от микрометра до миллиметра (Serrão et al., 1996; Feis, 2010). То есть оплодотворение возможно только лишь между расположенными рядом друг с другом водорослями. Синхронность выброса гамет достигается за счет того, что гаметангии подсыхают при отливе, а затем массово лопаются при повторном намокании и/или изменении солёности во время прилива (так называемый осмотический стресс). Необходимо при этом, чтобы прилив был

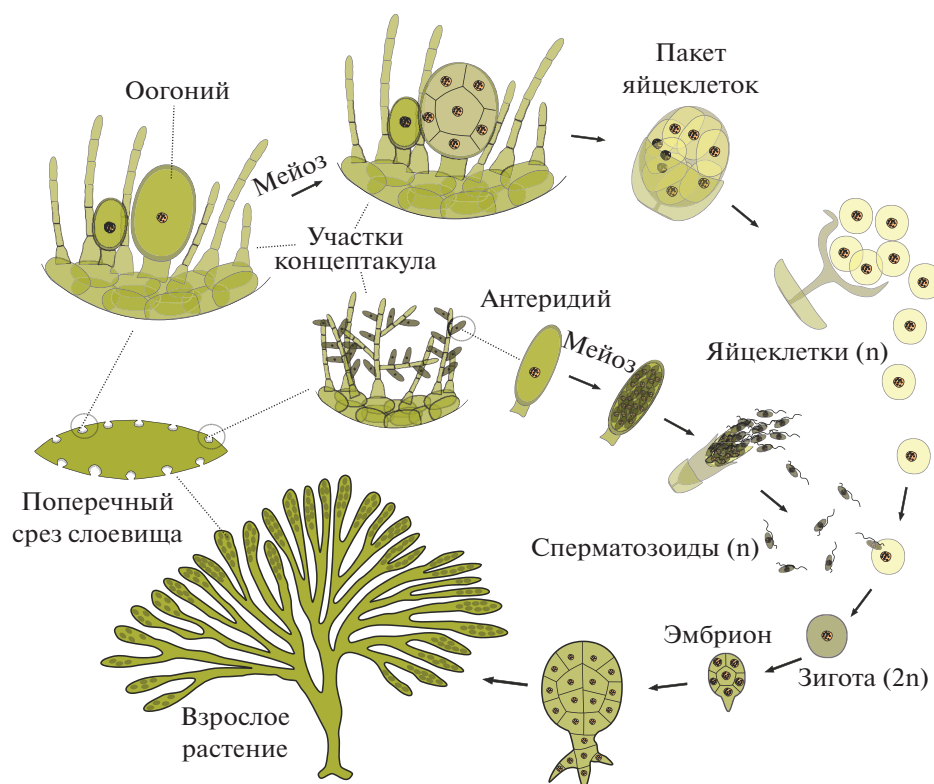


Рис. 16. Обобщенная схема жизненного цикла фукусов *Fucus* spp.

спокойным, без сильных волн, которые могут разнести гаметы в разные стороны. Понятно, что такой способ полового размножения, основанный на сочетании множества специфических внешних причин, не подходит для большинства других живых организмов. Однако поверхностное сходство репродуктивной биологии фукусов с репродуктивным поведением яйцекладущих животных даже породило в свое время гипотезу о происхождении Metazoa непосредственно от фукусов (Franz, 1924). Чрезвычайно точная синхронизация созревания и выведения гамет за счет приливо-отливных ритмов известна и у тех водорослей, которые сохраняют чередование гаметофита/спорофита в своем цикле. Наиболее изучены в этом отношении разные виды бурых водорослей рода *Dictyota* Lamouroux, 1809 (Hoyt, 1927; Bogaert et al., 2020) и зеленые водоросли рода *Ulva* Linnaeus, 1753 (Smith, 1947).

В лабораторных условиях очень часто удается добиться синхронного вскрытия гаметангиев за счет резкого изменения освещенности (Brawley, Johnson, 1992, с. 237–238), но такие исследования опять же проводились на водорослях, чья репродукция в естественных условиях приурочена к приливо-отливным циклам.

Других эффективных способов точной синхронизации выделения гамет, помимо приливо-отливных, у многоклеточных растений, по-види-

мому, не существует. Понимая это, можно предложить объяснение тому, почему у растений нет яйцекладки, подобной яйцекладке животных, и почему у растений абсолютно преобладает бесполое размножение с чередованием спорофита/гаметофита, несмотря на очевидное эволюционное преимущество полового размножения и диплоидного состояния многоклеточного тела. Ответ заключается в том, что самостоятельно выводить во внешнюю среду яйцеклетки синхронно со сперматозоидами растения не умеют. Их яйцеклетки в подавляющем большинстве случаев остаются на материнском теле, дожидаясь пока тем или иным способом до них доберутся сперматозоиды (или спермии), а затем прорастают внутри или на теле материнского организма. Собственно размножение и распространение обеспечиваются при этом не гаметами или зиготами, а спорами, поскольку для этого никакой синхронизации не требуется вовсе. Вплоть до самых высших этапов эволюции растений перейти к нормальному самостоятельному половому размножению у них не получается, а большинство цветковых растений в своем половом процессе еще и полностью зависят от животных, особенно от насекомых-опылителей. Встречаются примеры переноса растительных гамет и у некоторых примитивных первичноводных растений, например у некоторых красных водо-

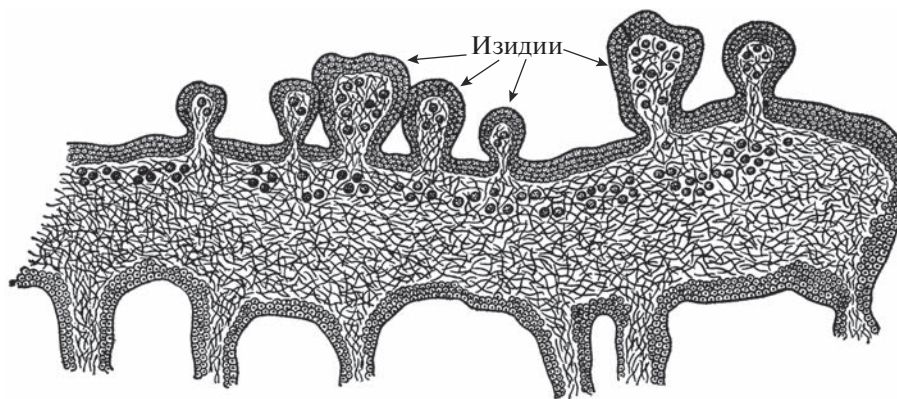


Рис. 17. Полицитное почкование у лишайников: размножение изидиями; по: Голубкова, 1977, с изменениями.

рослей, для которых переносчиками выступают ракообразные (Ollerton, Ren, 2022).

У животных, наоборот, половое размножение абсолютно преобладает, а синхронизация выделения гамет достигается на довольно ранних этапах их эволюции, начиная с наиболее сложно организованных губок и кишечнополостных. У последних появляются примитивная нервная система, гонады и мускулатура, в частности мускульный кишечник/желудок, через который в самом простом случае выводятся наружу половые продукты. У некоторых гребневикулов *Stenophora* появляются даже специализированные половые протоки (Беклемишев, 1964, с. 334). В результате, как среди кишечнополостных *Cnidaria*, так и среди гребневикулов *Stenophora* у абсолютного большинства видов преобладает наружное оплодотворение с развитием яиц во внешней среде, и лишь у немногих видов сохраняется живорождение или яйцеживорождение. Вся дальнейшая эволюция репродуктивной сферы животных — это постоянное совершенствование половых протоков, половых желез, внешних яйцекладных и копулятивных органов и самих способов откладки защищенных оболочками яйцеклеток во внешнюю среду. Отдельные aberrации половой системы, ведущие в некоторых небольших по разнообразию группах к вторичному живорождению, подробно рассматривались мною в специальной статье (Гаврилов-Зимин, 2022).

ПОЛИЦИТНАЯ РЕПРОДУКЦИЯ

Простейший вариант полицитной репродукции, заключающийся в восстановлении целого тела из отдельных фрагментов, наблюдается почти у всех архаичных многоклеточных существ и, вероятно, представляет собой исходный плезиоморфный способ полицитной репродукции для большинства филогенетических линий многоклеточных. Несмотря на свою крайнюю примитивность, способность к восстановлению целого

тела из фрагментов сохраняется в ходе всей дальнейшей эволюции у большинства групп растений, в том числе у самых высокоразвитых — покрытосеменных *Magnoliopsida*, а также у большинства грибов. Напротив, среди животных этот способ остается возможным лишь у организмов, стоящих на сравнительно низком уровне морфоанатомической организации: губок *Porifera*, кишечнополостных *Coelenterata*, различных таксонов плоских червей *Plathelminthes*, некоторых немертин *Nemertini* и кольчатых червей *Annelida*. Несколько более усложненным вариантом фрагментации можно считать разделение тела надвое путем перешнуровки или расщепления. Такие способы известны, например, у трихоплаксов, некоторых стрекающих кишечнополостных и плоских червей. При этом различают: деление без предшествующей морфогенетической подготовки — архетомия — и деление после предварительного удвоения частей тела — паратомия (Захваткин, 1949, с. 171).

Апоморфной особенностью, присущей некоторым протонемным и эмбрионным многоклеточным организмам, а также представителям комплексных организмов — лишайникам *Lecanomycetes*, можно считать появление у них особого полицитного почкования (= бластогенеза), в результате которого из групп соматических клеток регулярно образуются специализированные выросты, со временем отделяющиеся и вырастающие в самостоятельные особи. Во многих группах организмов такое полицитное почкование занимает строго определенное место в жизненном цикле или даже представляет собой основной способ размножения/воспроизведения и распространения.

Так, у многих высокоорганизованных представителей листоватых и кустистых лишайников полицитное почкование оказывается единственным способом репродукции (не считая случайной фрагментации тела). Этот процесс осуществляется путем образования так называемых соредий и изи-

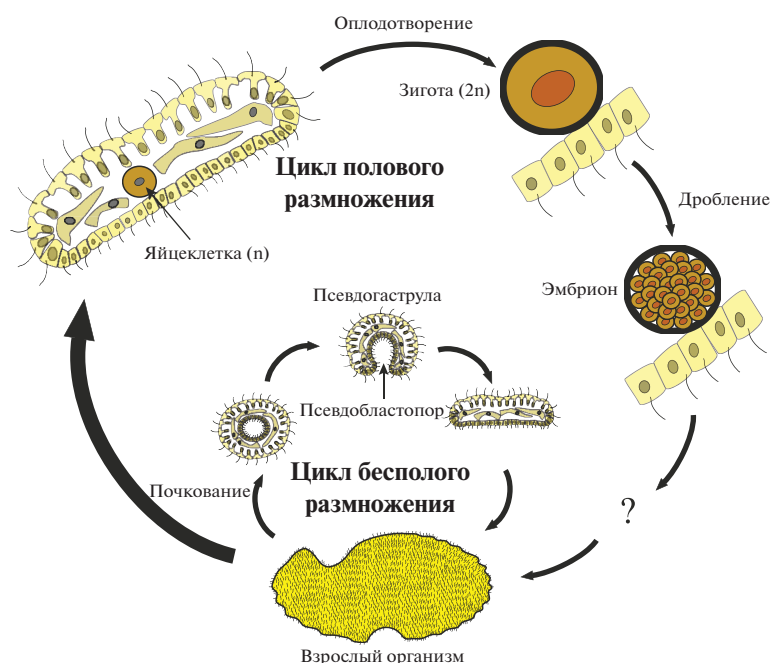


Рис. 18. Схема жизненного цикла трихоплакса *Trichoplax adhaerens* Schulze, 1883; бесполое размножение обеспечивается полицитным почкованием.

дий (рис. 17) — микроскопических многоклеточных выростов слоевища, объединяющих симбиотические грибные гифы и клетки водоросли (Голубкова, 1977, с. 419; Белякова и др., 2006а, с. 224–226).

Полицитное почкование чрезвычайно развито у харовых водорослей Charophyceae s.s. и обеспечивается у них специальными клубеньками на ризоидах или особыми звездчатыми скоплениями клеток (Белякова и др., 2006б, с. 270).

Значительное разнообразие полицитных выводковых тел наблюдается у гаметофитов различных печеночников Marchantiophyta и мхов Bryophyta (Абрамов, Абрамова, 1978а, с. 65–66, 1978б, с. 81–82; Потемкин, Софронова, 2009, с. 30). Выводковые клубеньки и почки известны у спорофитов некоторых видов плауновидных Lycopodiophyta (Филин, 1978а, с. 106, 114) и псилотовых Psilotopsida (Тимонин, Филин, 2009, с. 298). Для спорофитов многих хвощовых Equisetopsida характерно образование многочисленных подземных клубеньков (Филин, 1978б, с. 140–141). У спорофитов некоторых видов папоротников Pteridiophytina известны выводковые клубеньки и почки (Тимонин, Филин, 2009, с. 255). Однако наибольшей распространенности достигает полицитное почкование среди цветковых растений (Системы репродукции, 2000, с. 315).

У животных полицитное почкование широко распространено среди губок Porifera, трихоплаксов *Trichoplax* spp. (рис. 18), стрекающих кишечнополостных Cnidaria, плоских червей Plathelminthes, камптозой Kamptozoa, кольчатых червей

Annelida, многих тентакулят Tentaculata и полухордовых Hemichordata, ряда низших хордовых — оболочников Tunicata, некоторых видов иглокожих Echinodermata; в единичных случаях известно у представителей некоторых других групп (Иванова-Казас, 1977, 1995; Зоология..., 2008).

Особым типом полицитного почкования, апомерфным для некоторых эмбриогенно-многоклеточных организмов, можно считать полиэмбрионию. Этот термин, как и многие другие, применяющиеся в репродуктивной биологии, имеет довольно расплывчатое значение. В большинстве случаев (и в данной статье) под полиэмбрионией подразумевают регулярное разделение развивающегося зиготического зародыша на несколько вторичных зародышей (Иванова-Казас, 1995, с. 205). В то же время у многих эмбриогенно-многоклеточных организмов возможно случайное или экспериментально вызванное разделение развивающегося зародыша на отдельные бластомеры. Так, например, в некоторых случаях говорят о факультативной первичной полиэмбрионии, проявляющейся в экспериментах и представляющей собой выращивание самостоятельных организмов из отдельных бластомеров, например у некоторых гидромедуз (Захваткин, 1949, с. 217; Иванова-Казас, 1977, с. 200–201). На мой взгляд, в данном случае речь идет не о полиэмбрионии в упомянутом выше смысле, а лишь о принудительной реконструкции того этапа жизненного цикла, который имел место у одноклеточных предков рас-

смаатриваемых организмов, а именно — этапа деления зиготы на отдельные зооспоры.

Чрезвычайно широко понимается полиэмбриония в литературе по цветковым растениям (Системы репродукции, 2000, с. 401), где этим термином предлагается называть не только достаточно редкие случаи регулярного деления исходного зиготического зародыша, как, например, у пионов *Paeonia* spp., но и разнообразные случаи возникновения зародышеподобных структур из вегетативных частей тела. С таким расширительным подходом я не готов согласиться, поскольку он порождает терминологическую путаницу.

Редкие случаи полиэмбрионии среди животных известны у некоторых родов круглоротых мшанок Cyclostomatida, моногенетических сосальщиков Monogenea, эндопаразитических перепончатокрылых Hymenoptera и веерокрылых Strepsiptera насекомых, а также у млекопитающих — броненосцев рода *Dasybus* Linnaeus, 1758 (Иванова-Казас, 1995, с. 205, 208, 257, 271, 275, 475, 480).

Крайне своеобразный аналог полиэмбрионии можно усмотреть в развитии так называемого карпоспорофитного поколения флоридиевых красных водорослей (Rhodophyta: Florideophyceae) (рис. 8). У большинства флоридиевых зигота (оплодотворенный карпогон) так или иначе сливается с ауксиллярными (питающими) клетками материнского слоевища (гаметофита). После слияния карпогон формирует многочисленные многоклеточные отростки — нити гонимобласта. Затем все или только часть клеток гонимобласта становятся карпоспорами. После отделения от материнского растения карпоспоры дают начало следующему диплоидному поколению — тетраспорофитам (Виноградова, 1977а; Searles, 1980). Если принять в отношении флоридиевых идею об аналогии полиэмбрионии, то тогда исчезает необходимость в такой усложненной теоретической конструкции как дополнительное поколение спорофитов — карпоспорофитное поколение, и представления о жизненном цикле красных водорослей оказываются тогда вполне сопоставимыми с описанием обычного гаметофито-спорофитного цикла прочих растений.

Целый ряд групп многоклеточных организмов полностью утрачивают способность к полицитной репродукции (за исключением упомянутых выше редчайших случаев полиэмбрионии). Так, например, различные таксоны в пределах полифилетической группы первичнополостных червей Nematelminthes, эхиуриды Echiurida, плеченогие Brachiopoda, членистоногие Arthropoda, моллюски Mollusca, позвоночные Vertebrata. Очевидно, такая утрата связана с высокой степенью специализации тканей и органов этих организмов и с соответствующей утратой тотипотентности (плюрипотентности) большинством соматических клеток, составляющих их тело. В то же время не вполне понятным

представляется почти тотальное отсутствие полицитной репродукции у голосеменных растений и даже у столь примитивно организованных многоклеточных растений как вольвоксы *Volvox* spp.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многочисленность возникновения многоклеточности в разных группах организмов позволяет в настоящее время дать лишь очень приблизительную минимальную оценку общего числа таких эволюционных событий. По-видимому, было не менее 50 случаев независимого возникновения многоклеточности среди эукариот и не менее нескольких десятков — среди прокариот. Особую сложность для подсчета представляют примеры протонемной многоклеточности среди бактерий и водорослей, поскольку современные системы этих организмов изобилуют родами, включающими одновременно виды с простыми одноклеточными, колониально-одноклеточными и облигатно-многоклеточными телами (AlgaeBase: <https://www.algaebase.org/>). Столь же затруднительно подсчитать многочисленные случаи перехода от сифонально-одноклеточной к сифоносептальной многоклеточности среди грибов, грибоподобных организмов и водорослей, развивающихся через исходную стадию многоядерного сифона. Гораздо более ясная картина вырисовывается в отношении эмбриогенно-многоклеточных существ. Так, не вызывает сомнений однократное независимое возникновение животных и отдельно вольвоксов на базе соответствующих предковых шарообразных колоний с внутренней полостью (Захваткин, 1949; Малахов и др., 2019). Общепринятым в ботанической литературе считается также однократное возникновение высших растений Embryophyta и харовых водорослей Charophyceae s.s. на основе предшествовавшей протонемной многоклеточности их предковых форм (Umen, 2014). Считается, что спорофиты высших растений во всех случаях развиваются эмбриогенно, тогда как гаметофиты во многих случаях сохраняют протонемное развитие. Эмбриогенная многоклеточность среди бурых и красных водорослей, по-видимому, возникала многократно, но на основе уже достигнутой протонемной многоклеточности более архаичных представителей этих групп.

Примечательно, что все сложно дифференцированные многоклеточные организмы, обладающие тканями и органами, развиваются по типу эмбриогенной многоклеточности на базе облигатной накопительной оогамии или накопительной апланоспории. Вероятно, это связано с тем хорошо известным фактом, что для исходной дифференцировки очень важен большой объем цитоплазмы в яйцеклетке и ее сложная структурированность, которая затем обеспечивает предопределенность дробления и формирование конкретных тканей и

органов из определенных бластомеров. Для животных, помимо исходной предопределенности дробления, актуально еще и формирование внутренних полостей тела, в частности первичной полости — бластоцеля, а этого, вероятно, невозможно достигнуть на базе протонемного или сифоно-септального развития.

Подводя итог всему вышесказанному, можно выделить следующие заключительные положения:

1. Предлагаемый первый репродуктивный критерий многоклеточности предусматривает, что унитарный многоклеточный организм, в отличие от колониально-одноклеточного, облигатно развивается как многоклеточный и воспроизводит себя только после того, как достигнет многоклеточной вегетативной стадии онтогенеза.

2. Второй репродуктивный критерий многоклеточности определяет, какими именно способами воспроизводит себя многоклеточное тело при моноцитном способе образования дочернего организма, и позволяет разделить все известные пути реализации облигатной многоклеточности на три принципиально различных варианта: протонемный, сифоносептальный и эмбриогенный.

3. Наиболее сложная эмбриогенная многоклеточность возникает исключительно на базе облигатной накопительной оогамии или накопительной апланоспории, при которых гамета/спора превышает по размерам (иногда в сотни и тысячи раз) исходные материнские клетки. В результате последующих палинтомических или синтомических делений из оогаметы/споры формируется эмбрион или эмбриоид — стадии онтогенеза, отсутствующие у других многоклеточных и одноклеточных организмов.

4. Появление многоклеточности, особенно на базе оогамии, создает существенные технические проблемы для синхронизации копулятивных процессов. Наиболее простым выходом из этой ситуации оказывается сохранение неподвижных женских гамет в/на теле материнского организма до тех пор, пока они не будут найдены сперматозоидами. Этот способ реализуется у абсолютного большинства многоклеточных растений и грибов, а также у наиболее архаичных животных. В этой связи живорождение рассматривается как исходный способ отрождения потомства у Metazoa.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор чрезвычайно признателен коллегам, высказавшим ценные замечания по тексту статьи, особенно В.Г. Кузнецовой, А.В. Ересковскому, А.Л. Рижинашвили, М.В. Винарскому.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках бюджетных тем Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН (№ 0002-2022-0019) и Зоологического института РАН (№ 122031100272-3).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И.И., Абрамова А.Л.* Класс печеночники, или печеночные мхи (Marchantiopsida, или Hepaticopsida) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978а. С. 60–74.
- Абрамов И.И., Абрамова А.Л.* Класс Листостебельные мхи, или Мхи, или Бриопсиды (Bryopsida, или Musci) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978б. С. 75–96.
- Бейер Т.В.* Класс Coccidea Leuckart, 1879 — Кокцидии // Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 2 / Ред. М.В. Крылов, А.О. Фролов. СПб.: Наука, 2007. С. 149–248.
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. М.: Наука, 1964. 446 с.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л.* Ботаника в 4 тт. Т. 1. Водоросли и грибы. М.: Академия, 2006а. 314 с.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л.* Ботаника в 4 тт. Т. 2. Водоросли и грибы. М.: Академия, 2006б. 314 с.
- Виноградова К.Л.* Отдел красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977а. С. 192–250.
- Виноградова К.Л.* Класс улотриховые (Ulotrichophyceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977б. С. 281–297.
- Виноградова К.Л.* Класс сифоновые (Siphonophyceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977в. С. 297–305.
- Гаврилов-Зимин И.А.* Развитие теоретических представлений о живорождении // Успехи соврем. биол. 2022. Т. 142. № 3. С. 223–252. (Gavrilov-Zimin I.A. Development of theoretical views on viviparity // Biol. Bull. Rev. 2022. V. 12 (6). P. 570–595. <https://doi.org/10.1134/S2079086422060032>)
- Гладкова В.Н.* Семейство асплениевые (Aspleniaceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред.

- И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978. С. 222–237.
- Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 338–350.
- Голубкова Н.С. Внешнее и внутреннее строение лишайников // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 390–420.
- Давидович Н.А. Репродуктивная биология диатомовых водорослей: Дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2019. 314 с.
- Десницкий А.Г. Сравнительный анализ инверсии зародышей у водорослей рода *Volvox* (Volvocales, Chlorophyta) // Онтогенез. 2018. Т. 49 (3). С. 147–152.
- Добровольская Т.Г. Род миксококки (*Mycosoccus*) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 1. Введение. Бактерии и актиномицеты / Ред. Н.А. Красильников, А.А. Уранов. М.: Просвещение, 1974. С. 296–300.
- Ересковский А.В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: СПбГУ, 2005. 304 с.
- Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Советская наука, 1949. 395 с.
- Зоология беспозвоночных. В 2 тт. Т. 1. От простейших до моллюсков и артропод. Т. 2. От артропод до иглокожих и хордовых / Ред. В. Вестхайде, Р. Ригер. М.: КМК, 2008. 935 с.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Ч. 1. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
- Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л.: ЛГУ, 1977. 240 с.
- Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 565 с.
- Карпов С.А. Ichthyosporea // Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 3 / Ред. С.А. Карпов. СПб., М.: КМК, 2011. С. 342–369.
- Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных: трихоплакс, ортонектиды, дициемиды. М.: МГУ, 1990. 144 с.
- Малахов В.В., Богомолова Е.В., Кузьмина Т.В., Темерева Е.В. Эволюция жизненных циклов Metazoa и происхождение пелагических личинок // Онтогенез. 2019. Т. 50 (6). С. 383–397.
- Матвиенко А.М. Класс вольвоксовые (Volvocophyceae) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 266–281.
- Новожилов Ю.К., Гудков А.В. Класс Eumycetozoa Zopf – Эумицетозои (слизевики, миксомицеты) // Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 1 / Ред. С.А. Карпов. СПб.: Наука, 2000. С. 417–443.
- Петров Ю.Е. Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 3. Водоросли. Лишайники / Ред. М.М. Голлербах. М.: Просвещение, 1977. С. 143–192.
- Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб., Якутск: Бостон-Спектр, 2009. 368 с.
- Пугачев О.Н., Подлипаев С.А. Тип Мухозоа Grassé, 1970 – Миксозоа / Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 2 / Ред. М.В. Крылов, А.О. Фролов. СПб.: Наука, 2007. С. 1045–1080.
- Сизова Т.П. Класс хитридиомицеты (Chytridiomycetes) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 2. Грибы / Ред. М.В. Горленко. М.: Просвещение, 1976. С. 23–34.
- Симдянов Т.Г. Класс Gregarinae Dufour, 1828 – Грегарины / Протисты. Руководство по зоологии. Ч. 2 / Ред. М.В. Крылов, А.О. Фролов. СПб.: Наука, 2007. С. 20–149.
- Системы репродукции // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3 / Ред. Т.Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 2000. 639 с.
- Слюсарев Г.С. Тип ортонектида (Orthonectida): строение, биология, положение в системе многоклеточных животных // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69 (6). С. 403–427.
- Тимонин А.К. Ботаника в 4 тт. Т. 3. Высшие растения. М.: Академия, 2007. 352 с.
- Тимонин А.К., Филлин В.Р. Ботаника в 4 тт. Т. 4 (1). Систематика высших растений. М.: Академия, 2009. 320 с.
- Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Ботаника в 4 тт. Т. 4 (2). Систематика высших растений. М.: Академия, 2009. 352 с.
- Филлин В.Р. Отдел Плауновидные (Lycopodiophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978а. С. 99–122.
- Филлин В.Р. Отдел Хвощевидные (Equisetophyta) // Жизнь растений в 6 тт. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978б. С. 131–146.
- Фурсенко А.В. К биологии *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg // Русский архив протистологии. 1924. Т. 3. С. 75–93.
- Яковлев М.С. Словарь основных терминов // Сравнительная эмбриология цветковых растений: Winteraceae – Juglandaceae / Ред. М.С. Яковлев. Л.: Наука, 1981. С. 7–25.
- Angel P., Herranz M., Leander B.S. Insights into the morphology of haplozoan parasites (Dinoflagellata) using confocal laser scanning microscopy // J. Eukaryot. Microbiol. 2021. V. 68. P. e12855. <https://doi.org/10.1111/jeu.12855>
- Barr F.A., Gruneberg U. Cytokinesis: placing and making the final cut // Cell. 2007. V. 131 (5). P. 847–860. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.11.011>
- Bell G. The evolution of anisogamy // J. Theor. Biol. 1978. V. 73. P. 247–270. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(78\)90189-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(78)90189-3)
- Blute M. The evolution of anisogamy: more questions than answers // Biol. Theory. 2013. V. 7. P. 3–9. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0060-4>

- Bogaert K., Beeckman T., De Clerck O. Two-step cell polarization in algal zygotes // *Nat. Plants*. 2017. V. 3. P. 16221. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.221>
- Bogaert K.A., Delva S., De Clerck O. Concise review of the genus *Dictyota* J.V. Lamouroux // *J. Appl. Phycol.* 2020. V. 32. P. 1521–1543. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02121-4>
- Bonner J.T. The origins of multicellularity // *Integr. Biol.* 1998. V. 1. P. 27–36. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6602\(1998\)1:1<27::AID-INBI4>3.0.CO;2-6](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6602(1998)1:1<27::AID-INBI4>3.0.CO;2-6)
- Brawley S.H. Fertilization in natural populations of the dioecious brown alga *Fucus ceranoides* and the importance of the polyspermy block // *Marine Biol.* 1992. V. 113. P. 145–157. <https://doi.org/10.1007/BF00367648>
- Brawley S.H., Johnson L.E. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae // *Brit. Phycol. J.* 1992. V. 27 (3). P. 233–252. <https://doi.org/10.1080/00071619200650241>
- Bulmer M.G., Parker G.A. The evolution of anisogamy: a game-theoretic approach // *Proc. R. Soc. B.* 2002. V. 269. P. 2381–2388. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2161>
- Chemín E. Le développement des spores chez les Rhodophycées // *Rev. Gén. Bot.* 1937. V. 49. P. 205–535.
- Coates J.C., Umm-E-Aiman, Charrier B. Understanding “green” multicellularity: do seaweeds hold the key? // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 5 (737). P. 1–6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00737>
- Cole K., Akintobi S. The life cycle of *Prasiola meridionalis* Setchell and Gardner // *Canad. J. Bot.* 1963. V. 41 (5). P. 661–668. <https://doi.org/10.1139/b63-053>
- Colizzi E.S., Vroomans R.M.A., Merks R.M.H. Evolution of multicellularity by collective integration of spatial information // *eLife*. 2020. V. 9. P. e56349. <https://doi.org/10.7554/eLife.56349>
- Davidovich N.A., Kaczmarzka I., Karpov S.A. et al. Mechanism of male gamete motility in araphid pennate diatoms from the genus *Tabularia* (Bacillariophyta) // *Protist*. 2012. V. 163 (3). P. 480–494. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.09.002>
- Dunn C.W., Giribet G., Edgecombe G.D., Hejnol A. Animal phylogeny and its evolutionary implications // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2014. V. 45. P. 371–395. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091627>
- Edwards M.S. The role of alternate life-history stages of a marine macroalga: a seed bank analogue? // *Ecology*. 2000. V. 81. P. 2404–2415. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2404:TROALH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2404:TROALH]2.0.CO;2)
- Egerod L.E. An analysis of the siphonous Chlorophycophyta with special reference to the Siphonocladales, Siphonales, and Dasycladales of Hawaii // *Univ. Calif. Publ. Bot.* 1952. V. 25. P. 327–367.
- Enomoto S., Hirose H. On the septum formation of *Microdictyon okamurai* Setchell // *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 1971. V. 19. P. 90–93.
- Feis M.E. Reproduction in the genus *Fucus*. Haren: Univ. Groningen, 2010. 18 p.
- Feist S.W., Morris D.J., Alama-Bermejo G., Holzer A.S. Cellular processes in Myxozoans // *Myxozoan evolution, ecology and development* / Eds B. Okamura, A. Gruhl, J. Bartholomew. Cham: Springer, 2015. P. 139–154. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14753-6_8
- Felsenstein J. The evolutionary advantage of recombination // *Genetics*. 1974. V. 78 (2). P. 737–756. <https://doi.org/10.1093/genetics/78.2.737>
- Fox J., Siddall M.E. The road to Cnidaria: history of the phylogeny of Myxozoa // *J. Parazitol.* 2015. V. 101 (3). P. 269–274. <https://www.jstor.org/stable/24626072>
- Foster C.A., Sarphie T.G., Hawkins W.E. Fine structure of the peritrichous ectocommensal *Zoothamnium* sp. with emphasis on its mode of attachment to penaeid shrimp // *J. Fish Dis.* 1978. V. 1 (4). P. 321–335. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1978.tb00036.x>
- Franz V. Geschichte der Organismen. Viena: Salzwasser, 1924. 949 p.
- Friedmann I. Structure, life-history, and sex determination of *Prasiola stipitata* Suhr // *Ann. Bot.* 1959. V. 23 (4). P. 571–572. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083677>
- Fritsch F.E. The genus *Sphaeroplea* // *Ann. Botan.* 1929. V. 433 (1). P. 1–26. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a090153>
- Furuya H., Tsuneki K. Biology of dicyemid mesozoans // *Zool. Sci.* 2003. V. 20. P. 519–532.
- Furuya H., Hochberg F.G., Tsuneki K. Reproductive traits in dicyemids // *Marine Biol.* 2003. V. 142. P. 693–706.
- Gavrilov-Zimin I.A. Ontogenesis, morphology and higher classification of archaeococcids (Homoptera: Coccinea: Orthezioidea) // *Zoosyst. Rossica*. 2018. Suppl. 2. SPb.: Zool. Inst. RAS, 260 p. <https://doi.org/10.31610/zsr/2018.supl.2.1>
- Gavrilov-Zimin I.A., Stekolshikov A.V., Gautam D.C. General trends of chromosomal evolution in Aphidococca (Insecta, Homoptera, Aphidinea + Coccinea) // *Comp. Cytogenet.* 2015. V. 9 (3). P. 335–422. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v9i3.4930>
- Gonzalves E.A., Mehra K.R. *Oocystaenium*, a new genus of the Chlorococcales // *Hydrobiologia*. 1959. V. 13. P. 201–206.
- Grassé P.-P. Classe des Gregarinomorphes // *Traite de Zoologie: anatomie, systématique, biologie*. V. 1 (2) / Ed. P.-P. Grassé. Paris: Masson et Cie, 1953. P. 550–690.
- Grosberg R.K., Strathmann R.R. The evolution of multicellularity: a minor major transition? // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2007. V. 38. P. 621–654. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102403.114735>
- Gruhl A., Okamura B. Tissue characteristics and development in Myxozoa // *Myxozoan evolution, ecology and development* / Eds B. Okamura, A. Gruhl, J. Bartholomew. Cham: Springer, 2015. P. 155–174. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14753-6_9
- Heesch S., Serrano-Serrano M., Barrera-Redondo J. et al. Evolution of life cycles and reproductive traits: insights from the brown algae // *J. Evol. Biol.* 2021. V. 34. P. 992–1009. <https://doi.org/10.1111/jeb.13880>

- Herron M.D., Rashidi A., Shelton D.E., Driscoll W.W. Cellular differentiation and individuality in the “minor” multicellular taxa // *Biol. Rev.* 2013. V. 88. 844–861. <https://doi.org/10.1111/brv.12031>
- Hodgson A.N. Paraspermatogenesis in gastropod molluscs // *Invert. Reprod. Dev.* 1997. V. 31. P. 31–38. <https://doi.org/10.1080/07924259.1997.9672560>
- Hoyt W.D. The periodic fruiting of *Dictyota* and its relation to the environment // *Am. J. Bot.* 1927. V. 14. P. 592–619.
- Jones W.E., Moorjani A.Sh. The attachment and early development of tetraspores of some coralline red algae // MBI special publication dedicated to Dr. N.K. Panikkar. Cochín: MBI, 1973. P. 293–304. <http://eprints.cmfri.org.in/id/eprint/2477>
- Kaplan-Levy R.N., Hadas O., Summers M.L. et al. Akinetes: dormant cells of cyanobacteria // *Dormancy and resistance in harsh environments. Topics in current genetics.* V. 21 / Eds E. Lubzens, J. Cerda, M. Clark. Berlin-Heidelberg: Springer, 2010. P. 5–27. https://doi.org/10.1007/978-3-642-12422-8_2
- Kaczmarek I., Pouličková A., Sato Sh. et al. Proposals for a terminology for diatom sexual reproduction, auxospores and resting stages // *Diatom Res.* 2013. V. 28 (3). P. 263–294. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2013.791344>
- Kawai H., Sasaki H., Maeda Y., Arai S. Morphology, life history and molecular phylogeny of *Chorda rigida* sp. nov. (Laminariales, Phaeophyceae) from the Sea of Japan and the genetic diversity of *Chorda filum* // *J. Phycol.* 2001. V. 37. P. 130–142.
- Knoll A.H. The multiple origins of complex multicellularity // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 2011. V. 39. P. 217–239. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.031208.100209>
- Kobara T., Chihara M. Spermatozooids of *Pseudodichotomopsis constrictus* with special reference to the systematic position of the genus // *J. Jap. Bot.* 1984. V. 59 (1). P. 20–25.
- Lamza L. Diversity of “simple” multicellular eukaryotes: 45 independent cases and six types of multicellularity // *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 2023. V. P. 1–22. <https://doi.org/10.1111/brv.13001>
- Leliaert F., De Clerck O., Verbruggen H. et al. Molecular phylogeny of the Siphonocladales (Chlorophyta: Cladophorophyceae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2007. V. 44 (3). P. 1237–1256. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.016>
- Luthringer R., Cormier A., Ahmed S. et al. Sexual dimorphism in the brown algae // *Persp. Phycol.* 2014. V. 1 (1). P. 11–25. <https://doi.org/10.1127/2198-011X/2014/0002>
- McConnaughey B.H. The life cycle of the dicyemid Mesozoa // *Univ. Calif. Publ. Zool.* 1951. V. 55. P. 295–336.
- McConnaughey B., McConnaughey E. Strange life of dicyemid Mesozoans // *Sci. Monthly.* 1954. V. 79 (5). P. 277–284.
- McDonald K.L., Pickett-Heaps J.D. Ultrastructure and differentiation in *Cladophora glomerata*. I. Cell division // *Am. J. Bot.* 1976. V. 63. P. 592–601.
- Mikhailov K.V., Konstantinova A.V., Nikitin M.A. et al. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation // *BioEssays.* 2009. V. 31. P. 758–768. <https://doi.org/10.1002/bies.200800214>
- Michetti K.M., Martín L.A., Leonardi P.I. Carpospore release and sporeling development in *Gracilaria gracilis* (Gracilariales, Rhodophyta) from the southwestern Atlantic coast (Chubut, Argentina) // *J. Appl. Phycol.* 2013. V. 25. P. 1917–1924. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0029-0>
- Nanda N. Egg release and germling development of *Myagropsis myagroides* (Mertens ex Turner) Fensholt // *Jap. J. Phycol. (Sôrui).* 1993. V. 41. P. 315–325.
- Nayar B.K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // *Bot. Rev.* 1971. V. 37. P. 295–396. <https://doi.org/10.1007/BF02859157>
- Nehira K. Spore germination, protonema development and sporeling development // *New manual of bryology* // Ed. R.M. Schuster. Nichinan: The Hattori Bot. Lab., 1983. P. 343–385.
- Niklas K.J., Newman S.A. The origins of multicellular organisms // *Evol. Dev.* 2013. V. 15 (1). P. 41–52. <https://doi.org/10.1111/ede.12013>
- Noto T., Yazaki K., Endoh H. Developmentally regulated extrachromosomal circular DNA formation in the mesozoan *Dicyema japonicum* // *Chromosoma.* 2003. V. 111. P. 359–368. <https://doi.org/10.1007/s00412-002-0216-2>
- Okuda K., Sekida S., Hasebe A. et al. Segregative cell division and the cytoskeleton in two species of the genus *Struvea* (Cladophorales, Ulvophyceae, Chlorophyta) // *Phycol. Res.* 2016. V. 64. P. 219–229. <https://doi.org/10.1111/pre.12139>
- Ollerton J., Ren Z.-X. Did pollination exist before plants? // *Science.* 2022. V. 377. P. 471–472. <https://doi.org/10.1126/science.add3198>
- Parker G.A., Baker R.R., Smith V.G. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon // *J. Theor. Biol.* 1972. V. 36 (3). P. 529–553. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(72\)90007-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(72)90007-0)
- Raikova E.V. Life cycle, cytology, and morphology of *Polypodium hydriforme*, a coelenterate parasite of the eggs of Acipenseriform fishes // *J. Parasitol.* 1994. V. 80 (1). P. 1–22. <https://doi.org/10.2307/3283338>
- Reiswig H.M. Population dynamics of three Jamaican Demospongiae // *Bull. Marine Sci.* 1970a. V. 23 (2). P. 191–226.
- Reiswig H.M. Porifera: sudden sperm release by tropical Demospongiae // *Science.* 1970b. V. 170 (3957). P. 538–539. <https://doi.org/10.1126/science.170.3957.538>
- Reiswig H.M. Natural gamete release and oviparity in Caribbean Demospongiae // *Aspects of sponge biology* / Eds F.W. Harrison, R.R. Cowden. N.Y.: Acad. Press, 1976. P. 99–112.
- Schulz H.N., Brinkhoff T., Ferdelman T.G. et al. Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments // *Science.* 1999. V. 284 (5413). P. 493–495.
- Searles R.B. The strategy of the red algal life history // *Am. Nat.* 1980. V. 115 (1). P. 113–120.
- Seiler S., Heilig Y. Septum formation and cytokinesis in Ascomycete fungi // *Biology of the fungal cell. The Mycota.* V. 8 / Eds D. Hoffmeister, M. Gressler. Cham: Springer, 2019. P. 15–42. https://doi.org/10.1007/978-3-030-05448-9_2

- Serrão E.A., Pearson G., Kautsky L., Brawley S.H. Successful external fertilization in turbulent environments // PNAS USA. 1996. V. 93. P. 5286–5290. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.11.5286>
- Siddall M.E., Martin D.S., Bridge D. et al. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria // J. Parazitol. 1995. V. 81 (6). P. 961–967. <https://doi.org/10.2307/3284049>
- Smith G.M. On the reproduction of some Pacific Coast species of *Ulva* // Am. J. Bot. 1947. V. 34 (2). P. 80–87. <https://doi.org/10.2307/2437232>
- Sparrow F.K.-Jr. The Monoblepharidales // Ann. Bot. 1933. V. 47 (3). P. 517–542. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a090402>
- Štolc A. Actinomyxidies, nouveau groupe de Mesozoaires parent des Myxosporidies // Bull. Int. Acad. Sci. Bohème. 1899. V. 22. P. 1–12.
- Suga H., Ruiz-Trillo I. Development of ichthyosporeans sheds light on the origin of metazoan multicellularity // Dev. Biol. 2013. V. 377 (1). P. 284–292.
- Swallow J.G., Wilkinson G.S. The long and short of sperm polymorphisms in insects // Biol. Rev. Camb. Phil. Soc. 2002. V. 77 (2). P. 153–82. <https://doi.org/10.1017/s1464793101005851>
- Umen J.G. Green algae and the origins of multicellularity in the plant kingdom // Cold Spring Harb. Perspect. Biol. 2014. V. 6 (11). P. a016170. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016170>
- Umen J., Coelho S. Algal sex determination and the evolution of anisogamy // Ann. Rev. Microbiol. 2019. V. 73. P. 267–291.
- Wai M.K. Morphotaxonomy, culture studies and phytogeographical distribution of *Amphiroa fragilissima* (Linnaeus) Lamouroux (Corallinales, Rhodophyta) from Myanmar // J. Aquacult. Mar. Biol. 2018. V. 7 (3). P. 142–150.
- Spezielle Zoologie. Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere. Teil 2. Wirbel und Schädeltiere / Hrsg. W. Westheide, R. Rieger. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 2004. 922 + 712 s.
- Zakhvatkin A.A. Vergleichende Embryologie der niederen Wirbellosen (Ursprung und Gestaltungswege der individuellen Entwicklung der Vielzeller). Berlin: Deutsch. Vert. Wiss., 1956. 401 s.

Reproductive Criteria of Multicellularity and Original Modes of Reproduction

I. A. Gavrilov-Zimin^{a, b, *}

^aZoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

^bVavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

*e-mail: coccids@gmail.com

The reproductive criteria of multicellularity are proposed for the first time. Terminologically the multicellularity is advised to subdivide into three variants: 1) protonemal – the most primitive, known in multicellular prokaryotes, in majority groups of multicellular algae and in gametophytes of some embryophyte plants; 2) siphonoseptal, distributed amongst multicellular fungi, some groups of green and yellow-green algae; 3) embryogenic, the most complicated, characteristic of all animals (Metazoa), sporophytes and some gametophytes of embryophyte plants, charophyte algae (Charophyceae s.s.), oogamous genera of green and brown algae, some genera of red algae. In addition to well-known subdivision of the reproduction into sexual and asexual variants, it is advised to consider *monocitic* (appearance of the new organism from one cell in course of sexual or asexual reproduction) and *polycitic* (fragmentation, longitudinal/transverse division, budding, basing on numerous cells of maternal organisms), because both these modes have different evolutionary and ontogenetic origin. It is demonstrated that the internal fertilization was the original feature of reproduction in animals (Metazoa), land plants (Embryophyta), most groups of multicellular oogamous algae, in oogamous and pseudoogamous fungi. Correspondingly, in course of the sexual reproduction, viviparous development was the ancestral for animals, whereas the germination of the zygote on (or inside) maternal organism was the ancestral for Embryophyta and most oogamous algae.

Keywords: multicellularity, gametogenesis, oogamete, spore, viviparity, evolution, sexual and asexual reproduction, polyembryony

УДК 574

СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ГОРМЕЗИСА: ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ И ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭКОЛОГИИ

© 2023 г. Е. А. Ерофеева¹*, Д. Б. Гелашвили¹, Г. С. Розенберг²

¹Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

²Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального
исследовательского центра РАН, Тольятти, Россия

*e-mail: ele77785674@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.06.2023 г.

После доработки 01.08.2023 г.

Принята к публикации 02.08.2023 г.

В настоящее время установлено, что при воздействии на живые организмы различных экологических факторов (природных – абиотических и биотических, а также антропогенных) гормезис представляет собой достаточно распространенное явление. Гормезис обнаружен у разных групп организмов и практически на всех уровнях организации живых систем от клетки до экосистемы. В то же время всесторонний анализ значения гормезиса для экологии не проводился. В данном обзоре рассматривается современная концепция гормезиса, представленная в зарубежной литературе, а также ее значение для различных разделов экологии.

Ключевые слова: гормезис, стресс, адаптация, организм, популяция, сообщество

DOI: 10.31857/S0042132423060030, **EDN:** ZIBHKK

ВВЕДЕНИЕ

Долгое время гормезис рассматривался как редкое и недостаточно понятное явление и фактически не учитывался при изучении реакций живых систем разного уровня организации на различные факторы среды (Calabrese, 2008; Agathokleous, Calabrese, 2020). В последние годы отмечается значительный интерес к этому явлению за рубежом, поскольку многочисленными исследованиями продемонстрировано, что горметические ответы являются достаточно распространенными (Calabrese, Blain, 2009, 2011; Agathokleous, Calabrese, 2020; Shahid et al., 2020; Jalal et al., 2021). Явление гормезиса обнаружено на различных уровнях организации живых систем от клетки (Zhang et al., 2017; Gopi, Rattan, 2019) и организма (Calabrese, 2008; Agathokleous, Calabrese, 2020) до популяций (Sial et al., 2018; Tang et al., 2019), сообществ (Agathokleous, Calabrese, 2020; Fan et al., 2020; Agathokleous et al., 2021a) и даже экосистем (Agathokleous, 2018; Erofeeva, 2023). Горметические ответы возникают у эволюционно различных групп организмов (Agathokleous, Calabrese, 2020): бактерий (Cui et al., 2018; Wang et al., 2021), грибов (Di et al., 2016; Cong et al., 2018), растений (Calabrese, Blain, 2009; Agathokleous et al., 2020a), животных, включая человека (Calabrese, Blain, 2011; Berry, López-Martínez, 2020). Все это указывает на то, что концепция гормезиса касается не только различных

сфер токсикологии, медицины и биологии, а также многих важнейших фундаментальных и прикладных вопросов в области экологии. В последние годы зарубежными авторами опубликован ряд обзорных статей, затрагивающих отдельные экологические аспекты явления гормезиса (Costantini et al., 2010; Agathokleous, 2018; Agathokleous, Calabrese, 2020; Agathokleous et al., 2021a). Однако всестороннего анализа значения современной концепции гормезиса для экологии не проводилось. В данном обзоре рассмотрена современная концепция гормезиса, проведен анализ ее значения для различных разделов экологии в фундаментальном и прикладном аспектах, а также оценены перспективы использования данной концепции в экологии.

Следует отметить, что данный обзор сосредоточен на концепции гормезиса, принятой в настоящее время за рубежом, так как это направление очень быстро развивается и отличается по ряду положений от точки зрения, транслируемой в российских научных источниках. Несомненно, отечественные исследования радиационного и химического гормезиса имеют существенное значение для развития представлений о горметических ответах организмов. Однако для анализа всего материала по гормезису, существующего в отечественной и зарубежной литературе, требуется формат монографии. Поэтому анализ отечественных исследований остался за рамками данного обзо-

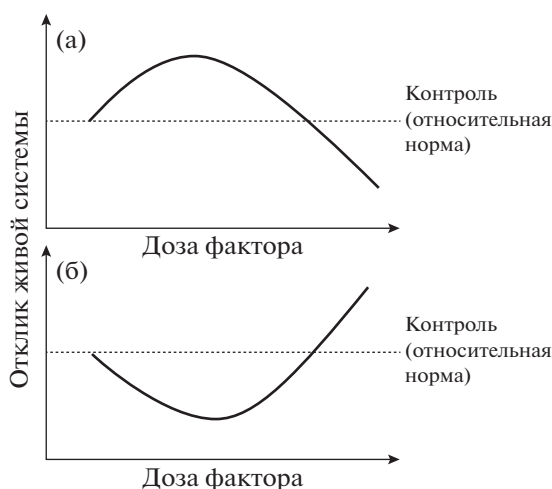


Рис. 1. Два вида горметических кривых доза–эффект (по: Calabrese, Blain, 2009, с изменениями): (а) – инвертированная U-образная кривая – стимулирующий эффект низких доз и ингибирующий эффект высоких доз; (б) – U-образная кривая – снижение повреждающего эффекта низкими дозами и увеличение повреждающего эффекта высокими дозами. Например, низкие концентрации тяжелых металлов снижают интенсивность перекисного окисления липидов в клетках растений, а высокие концентрации данных поллютантов стимулируют этот процесс.

ра, цель которого – знакомство читателей с концепцией гормезиса, развиваемой зарубежными исследователями.

СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ГОРМЕЗИСА

В настоящее время в зарубежной литературе термином гормезис (от греч. *ορμεσις* – быстрое движение, стремление) обозначают двухфазный адаптационный ответ живой системы на стрессовый фактор (или факторы) среды, при котором низкие дозы фактора оказывают стимулирующее воздействие, а высокие дозы фактора вызывают ингибирующий эффект (Calabrese, 2008; Agathokleous, Calabrese, 2020).

Следует отметить, что при хроническом воздействии данной дозы/концентрации стрессора горметическая стимуляция возникает на начальных этапах его воздействия. При длительном воздействии может наблюдаться вторая фаза гормезиса – ингибирование. Например, показано, что хроническое воздействие низких доз различных поллютантов (хром, кадмий, ДДТ) на растения (Jia et al., 2013; Mitton et al., 2014) сначала вызывает стимулирующий горметический эффект в отношении перекисного гомеостаза растений (антиоксидантное действие поллютантов), а при продолжительном воздействии переходит в ингибирующий эффект (прооксидантное действие поллютантов).

Таким образом, в отличие от классических зависимостей доза–эффект (пороговых и непороговых), используемых в токсикологии, экотоксикологии, радиоэкологии, горметическая кривая доза–эффект не монотонна, то есть имеет экстремум, поскольку направление ответа живой системы отличается в диапазоне низких и высоких доз фактора (Calabrese, 2008).

Выделяют два вида горметических кривых (рис. 1) (Calabrese, 2008; Calabrese, Blain, 2009):

1) Инвертированная U-образная кривая (inverted U-shaped curve) или инвертированная J-образная кривая (inverted J-shaped curve), встречающаяся наиболее часто и представляющая стимуляцию низкими дозами фактора и ингибирование высокими дозами (рис. 1а).

2) U-образная кривая (U-shaped curve) или J-образная кривая (J-shaped curve), представляющая снижение повреждающего эффекта в области низких доз и его увеличение при высоких дозах фактора (рис. 1б).

В пределах горметической кривой выделяют универсальные количественные характеристики, свойственные горметическим ответам любых организмов (Calabrese, 2008; Agathokleous, Calabrese, 2020) (рис. 2). Горметическая зона кривой представляет собой диапазон доз фактора, обладающих стимулирующим эффектом относительно контрольного уровня (условной нормы). Эта зона характеризуется максимальным стимулирующим эффектом MAX (выражается в % от контроля и чаще всего составляет 130–160%, иногда до 200%) и шириной диапазона стимулирующих доз (обычно не более двух порядков, но в 2% случаев превышает три порядка). Кроме того, выделяют максимальную дозу, не вызывающую повреждающего (ингибирующего) эффекта NOAEL (no-observed adverse effect level) (Calabrese, 2008; Calabrese, Blain, 2009; Agathokleous, Calabrese, 2020).

Полагают, что биологический смысл стимулирующего эффекта низких доз стресс-фактора в горметической зоне – это сверхкомпенсация параметров живой системы, которая необходима для повышения устойчивости к возможному последующему воздействию сильного стресс-фактора (факторов) (Calabrese, 2008; Agathokleous, Calabrese, 2020). При сверхкомпенсации живая система не только компенсирует нарушения, вызванные низкодозовым стрессором, но и повышает эффективность функционирования и активность защитных систем. Например, у растений гербициды в низких концентрациях стимулируют рост, фотосинтез, активность антиоксидантной защиты (Jalal et al., 2021; Costa et al., 2023) и даже урожайность (Pincelli-Souza et al., 2020).

Показано, что низкие дозы различных стрессовых факторов (природных – абиотических и биотических, а также антропогенных), вызывающих

горметическую сверхкомпенсацию повышают устойчивость к сильным стрессорам. Это явление было названо прекондиционированием (preconditioning — подготовка, предобработка), в качестве синонима которого также используется термин прайминг (priming — грунтовка, в смысле предварительной обработки) (Martinez-Medina et al., 2016; Calabrese, 2016a; Agathokleous et al., 2020a). Путем прекондиционирования гормезис может повышать резистентность к высоким дозам стрессового фактора, низкие дозы которого вызывают горметическую стимуляцию, или даже к другим сильным стрессорам. В последнем случае наблюдается эффект, называемый кросс-адаптацией или кросс-толерантностью (Walter et al., 2013; Foyer et al., 2016), то есть повышение устойчивости организма к сильному стрессору в результате предшествующего воздействия умеренного стрессора иной природы. Примером эффекта кросс-адаптации может служить воздействие на мух *Drosophila melanogaster* мертвых спор энтомопатогенного гриба *Metarhizium robertsii*, стимулирующее их фертильность, увеличивающее продолжительность жизни, повышающее устойчивость к высоким температурам (McClure et al., 2014).

Таким образом, за счет горметического прекондиционирования живая система прогнозирует изменения среды и может значительно повысить эффективность поддержания гомеостаза в нестабильной среде (Calabrese, 2008; Agathokleous, Calabrese, 2020).

Кроме того, обнаружено явление посткондиционирования (postconditioning — постобработка), возникающее при воздействии низких горметических (стимулирующих) доз фактора на живую систему после сильного стрессора. В случае посткондиционирования горметические дозы повышают эффективность восстановления организма или клеток, подвергнутых повреждающему воздействию сильного стресс-фактора (Wiegant et al., 2011; Calabrese, 2016a). При этом дозы фактора, наиболее эффективно вызывающие прекондиционирование, обладают также наиболее выраженным эффектом посткондиционирования (Calabrese, 2016b).

В пределах горметической зоны может наблюдаться явление горметического компромисса (hormetic trade-off), когда горметическая сверхкомпенсация отмечается только для некоторых показателей живой системы, что обусловлено ограниченностью ресурсов системы (Agathokleous, Calabrese, 2020). Вероятно, в первую очередь сверхкомпенсируются параметры, наиболее актуальные для прогнозируемой встречи с сильным стрессором (стрессорами) (Agathokleous, Calabrese, 2020).

Молекулярный механизм гормезиса до сих пор остается неясным. Существуют многочисленные гипотезы, которые описывают молекулярные про-

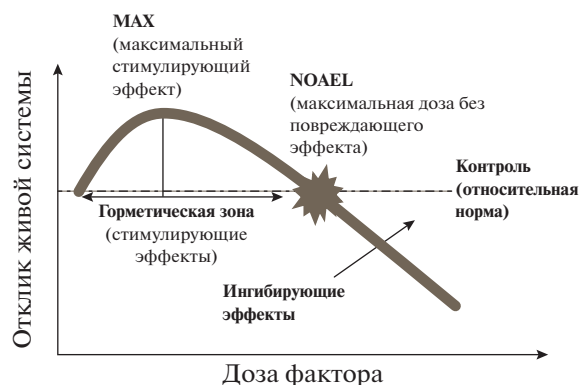


Рис. 2. Количественные характеристики горметической кривой доза—эффект. NOAEL (no-observed adverse effect level) — максимальная доза, не оказывающая повреждающего (ингибирующего) эффекта. Горметическая зона — диапазон доз, вызывающих стимулирующий эффект относительно контрольного уровня. Эта зона характеризуется шириной стимулирующего диапазона и максимальным стимулирующим эффектом (МАХ) (по: Agathokleous, Calabrese, 2020, с изменениями).

цессы на уровне клетки и организма, приводящие к гормезису (Calabrese, 2013). В частности, предполагается, что агент в стимулирующих и ингибирующих дозах воздействует на различные типы/подтипы рецепторов клетки или разные клеточные сигнальные пути, что индуцирует немонокотонный двухфазный паттерн зависимости доза—эффект (Calabrese, 2013).

Считается, что не существует единого молекулярного механизма гормезиса (например, рецептора или клеточного сигнального пути) даже у субпопуляций одного вида. Горметическая стимуляция может достигаться за счет различных клеточных процессов в зависимости от вида организмов, генотипа, индуцирующего агента (Agathokleous et al., 2020a). При этом на уровне организма происходит умеренная активация защитных систем (стрессовые гормоны, антиоксидантная защита, стрессовые белки и т.д.) (Calabrese, 2013).

Поскольку поддержание гомеостаза на уровне клетки, организма, популяции, экосистемы происходит путем качественно различных регуляторных механизмов (Шилов, 2019), то механизмы горметической стимуляции также имеют качественные особенности на этих уровнях. Тем не менее, это единая система, поэтому гормезис на уровне организма у значительного количества особей в популяциях может влиять на популяционные характеристики. Изменение состояния популяции в свою очередь влияет на функции вида в сообществе, далее — на роль сообщества в обеспечении потока энергии и круговорота веществ экосистемой, то есть имеет значение для гомеостаза и, соответственно, устойчивости экосистем. Та-

ким образом, гормезис на более низких уровнях, надо полагать, является основой горметического ответа на более высоких уровнях организации живых систем.

ГОРМЕЗИС НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА

Как известно, эффекты различных экологических факторов на уровне организма рассматривает факториальная экология или аутэкология. В настоящее время горметические ответы на разнообразные экологические стрессоры наиболее изучены на организменном уровне живых систем.

Явление гормезиса обнаружено у различных групп организмов (растений: высших растений и водорослей; животных: позвоночных и беспозвоночных животных, бактерий, архей, грибов, простейших) (табл. 1). При этом у многих групп гормезис показан для абиотических, биотических и разнообразных антропогенных факторов. В табл. 1 представлены только некоторые примеры факторов и групп организмов, демонстрирующих гормезис, полученные при анализе литературы за последние годы. Фактически доказательства гормезиса у разных организмов намного обширнее, что проанализировано статистически в ряде обзорных статей (Calabrese, Baldwin, 1999; Calabrese, Blain, 2005, 2009, 2011).

Гормезис обнаружен и при комбинированном воздействии нескольких факторов среды. Так, например, показаны горметические ответы у водного растения *Myriophyllum aquaticum* при воздействии антибиотиков и тяжелых металлов одновременно (Guo et al., 2020), у наземных растений — при обработке бинарными смесями гербицидов (Belz, Piepho, 2017), у фитопатогенных грибов — при воздействии бинарных смесей фунгицидов (Zhang et al., 2019). Однако закономерности горметических ответов при совместном воздействии различных факторов среды (биотических, абиотических, антропогенных) до сих пор остаются мало изученными, хотя именно этот тип воздействия чаще всего наблюдается в реальных условиях (Agathokleous et al., 2020a).

Возможно, гормезис может быть одним из механизмов, лежащих в основе закона совокупного действия факторов (закон Митчерлиха—Бауле), утверждающего, что величина урожая зависит не только от какого-нибудь одного (пусть даже лимитирующего) фактора, но и от всей совокупности действующих факторов одновременно (Harmsen, 2000). Слабые стресс-факторы могут вызывать гормезис, который через эффекты прекондиционирования и посткондиционирования влияет на устойчивость организмов к сильным стрессовым воздействиям. Например, низкие концентрации никеля вызывают горметическую стимуляцию роста корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и

повышают устойчивость к засолению (эффект прекондиционирования), вызванному высокими концентрациям хлорида натрия (Rahavi et al., 2011). Аналогично, у ячменя *Hordeum vulgare* L. низкие дозы озона и умеренный дефицит воды повышают устойчивость к высоким концентрациям меди. Кроме того, умеренная засуха также положительно влияет на резистентность ячменя к кадмию (Kacienė et al., 2017).

Краеугольным камнем факториальной экологии является кривая Шелфорда (рис. 3), которая графически описывает закон толерантности Шелфорда. Показано, что если использовать классификацию зон кривой: зона оптимума и две зоны стресса (Shelford, 1913), применяемую и в настоящее время за рубежом (Helaoui, Beaugrand, 2009; Hatfield, Prueger, 2015), то гормезис возникает в зоне стресса. При умеренном отклонении экологического фактора от оптимума наблюдается горметическая стимуляция, а при значительном отклонении от оптимума — ингибирование (рис. 3) (Erofeeva, 2021). Также продемонстрировано, что гормезис через эффект прекондиционирования может влиять на границы толерантности к данному экологическому фактору и даже к другим экологическим факторам за счет горметической кросс-адаптации, делая эти границы более лабильными, что особенно важно для лимитирующих факторов ареала (Erofeeva, 2021). Гормезис как проявление биологической пластичности (способности генотипа продуцировать различные фенотипы при адаптации к среде) (Agathokleous et al., 2019d) также подвержен процессу эволюции, то есть способность к горметической сверхкомпенсации параметров отличается у разных видов. Предполагается, что наиболее высокой способностью к гормезису обладают эврибионтные виды, имеющие широкий диапазон толерантности ко многим факторам среды (Erofeeva, 2021). Таким образом, включение концепции гормезиса в анализ закономерностей воздействия экологических факторов на живые системы имеет большое значение для развития факториальной экологии в рамках современных представлений об адаптивных реакциях живых систем.

ГОРМЕЗИС НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Статические (численность, плотность и др.) и динамические показатели (рождаемость, смертность и др.) состояния популяций также могут иметь двухфазные горметические изменения. Стимулирующие эффекты низкодозовых стрессоров в отношении индикаторов состояния популяций указывают на проявление гормезиса на популяционном уровне, основой которого, несомненно, является горметическая стимуляция на уровне организма, то есть особой популяции. Например, низкие концентрации остаточного Al(III) увели-

Таблица 1. Примеры экологических факторов, вызывающих гормезис у разных групп организмов

Группы организмов	Экологические факторы			Источники
	природные		антропогенные	
	абиотические	биотические		
Бактерии, археи	pH среды, температура	Терпены растений	Тяжелые металлы, ионизирующая радиация, антибиотики	Kudryasheva, Rozhko, 2015; Martínez, 2017; Xu et al., 2020; Schirmmacher, 2021
Простейшие (инфузории)	—	—	Ионизирующее и неионизирующее излучение, наночастицы меди	Mortimer et al., 2010; Obodovski, 2019
Грибы (дрожжи, базидиомицеты, фитопатогенные грибы)	—	—	Фунгициды, тяжелые металлы	Calabrese, Baldwin, 1999; Zied et al., 2017; Morkunas et al., 2018; Zhang et al., 2019; Cong et al., 2018; Agathokleous, Calabrese, 2021
Растения (высшие растения, водоросли)	Макро- и микро-элементы, температура почвы и воздуха, влажность почвы, интенсивность света и его спектр	Элиситоры, аллехимические вещества	Ионизирующее и неионизирующее излучение, тяжелые и редкоземельные металлы, наночастицы тяжелых металлов, антибиотики, пестициды, углеводороды, формальдегид, пластики и микропластики, приземный озон	Calabrese, Blain, 2009; Xu et al., 2012; Erofeeva, 2013, 2018, 2021, 2022; Motai et al., 2017; Chen et al., 2018; Agathokleous et al., 2018, 2019a, 2019b, 2019c, 2020a, 2020b, 2021b; Shahid et al., 2020; Jalal et al., 2021; Calabrese, Agathokleous, 2021
Животные (круглые и кольчатые черви, ракообразные, моллюски, насекомые, рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие)	Гипоксия, температура, обезвоживание, гравитация	Избыточная плотность популяции, дефицит пищевых ресурсов (умеренное голодание)	Ионизирующее и неионизирующее излучение, пестициды, инсектициды, тяжелые металлы, фармпрепараты, полихлорированные бифенилы, наночастицы	Roberts et al., 2007; Diaz et al., 2008; Calabrese, Blain, 2009; Drobne et al., 2009; Hashmi et al., 2015; Moore et al., 2015; Nielsen, Roslev, 2018; Cao et al., 2019; Deng et al., 2019; Vaiserman et al., 2021; Berry, López-Martínez, 2020; Schirmmacher, 2021

чивают за счет эффекта гормезиса рост численности бактерий в 3.7 раза, относительно контроля в бактериальной пленке водоочистных сооружений, а высокие концентрации Al(III) снижают этот показатель (Cui et al., 2018). Вспышки численности вредителей сельскохозяйственных культур (насекомых, клещей), вызванные низкими дозами пестицидов, обусловлены гормезисом (Morse, 1998;

Tang et al., 2019). Например, у тли *Myzus persicae* Sulzer инсектициды неоникотиноиды вызывают в низких дозах улучшение демографических показателей популяции, а также повышают плодовитость, что сопровождается увеличением экспрессии генов детоксикации инсектицидов (Sial et al., 2018). Пиретроидный инсектицид дельтаметрин вызывает у кукурузного долгоносика *Sitophilus zeamais*,

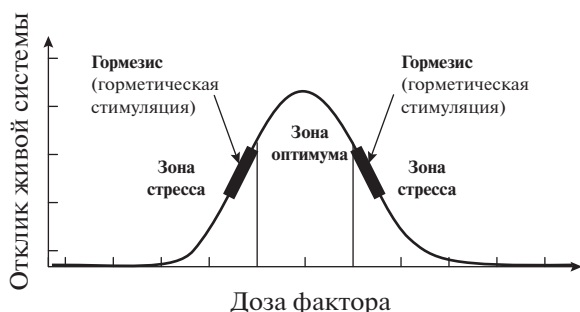


Рис. 3. Расположение гормезиса (диапазон доз, вызывающих горметическую стимуляцию) на кривой Шелфорда (по: Erofeeva, 2021, с изменениями).

Motschulsky двухфазные зависимости доза—эффект для чистого коэффициента воспроизводства популяции, внутренней скорости популяционного роста и прогнозируемой численности популяции. Таким образом, низкие концентрации инсектицида повышают воспроизводство популяции относительно контрольного уровня (Guedes et al., 2010).

Следует отметить, что разные субпопуляционные группы могут проявлять разную способность к гормезису. Так, продемонстрировано (Belz et al., 2018), что быстрорастущие и медленно растущие растения салата *Lactuca sativa* имели разную способность к гормезису при воздействии шести гербицидов. Горметическая стимуляция роста низкими дозами гербицидов отмечалась только у быстрорастущих субпопуляций, но не у медленно растущих. Поэтому в целом в популяции горметический эффект не выявлялся. Таким образом, гормезис возникает не только на уровне организма, но и на популяционно-видовом уровне.

Полагают, что гормезис может влиять на эволюцию популяций через усиление конкурентоспособности, устойчивости к стрессовым факторам среды у особей и, соответственно, воспроизводства ими потомства. Величина стимулирующего эффекта гормезиса у чувствительных к воздействию низких доз стресс-факторов и устойчивых генотипов может отличаться на несколько порядков, что значительно влияет на эффективность их размножения, создает давление отбора и эволюционные паттерны в популяциях (Schreck, 2010; Belz, 2018; Agathokleous, Calabrese, 2020).

Таким образом, явление гормезиса имеет существенное значение для генетической структуры и приспособленности популяций и, возможно, является одним из механизмов как эволюции, так и поддержания гомеостаза в популяциях, повышая их устойчивость к стресс-факторам среды. Изучение гормезиса в рамках популяционной экологии позволяет существенно продвинуться в понимании закономерностей взаимодействия популяций со средой.

ГОРМЕЗИС НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВ И ЭКОСИСТЕМ

Гормезис в сообществах и экосистемах наименее изучен, по сравнению с популяционно-видовым и организменным уровнями организации живых систем (Costantini et al., 2010; Agathokleous, 2018). Тем не менее существуют доказательства этого явления на уровне сообществ для показателей структуры и функционирования. Например, обнаружена горметическая стимуляция низкими дозами поллютантов (толуол, тяжелые металлы, гербициды) показателей, отражающих способность сообществ почвенных микроорганизмов осуществлять биохимические процессы в почве (активность щелочной фосфатазы, почвенное дыхание) (Fan et al., 2020). В исследовании (Han et al., 2019) установлено, что горметические (стимулирующие) концентрации кадмия, увеличивающие активность почвенной щелочной фосфатазы, вызывают изменение состава сообщества почвенных микроорганизмов путем стимуляции размножения бактерий (увеличение относительного обилия), выделяющих в почву этот фермент. Продемонстрировано (Wang et al., 2021), что кадмий в низких дозах увеличивает видовое разнообразие сообщества почвенных бактерий и грибов. Стимулирующий горметический эффект обнаружен и при комбинированном воздействии поллютантов (кадмия и свинца) на обилие почвенных бактерий и грибов (Fan et al., 2021).

Помимо выявления воздействия тяжелых металлов, в последние годы появляется все больше исследований, демонстрирующих стимулирующие эффекты низких доз микропластиков (частицы любых видов пластиков длиной менее 5 мм) в отношении бактериальных сообществ (Agathokleous et al., 2021a). Так, наночастицы полистерола (<1 мкм) увеличивают относительное обилие видов в сообществе бактерий, обитающих в водах Арктики (Agathokleous, 2018). Мембранный полиэтилен и волокнистый полипропилен повышают альфа-разнообразие почвенной микробиоты (Yi et al., 2021). Также микропластики увеличивают альфа-разнообразие кишечного микробиома у рыб (Gu et al., 2020) и мышей (Li et al., 2020). Как известно, пластики содержат, кроме химически инертных соединений, токсичные вещества, которые выделяются в окружающую среду. Среди них наиболее токсичными считаются бисфенолы А, В, F, S. В частности, бисфенол А — агонист рецепторов эстрогена, в больших дозах нарушающий функционирование эндокринной системы животных и человека (Chouhan et al., 2014; Lo et al., 2021). Однако в низких концентрациях токсиканты пластиков оказывают горметические эффекты аналогично другим поллютантам.

Горметические эффекты низких доз факторов среды обнаружены и для фитоценозов. Напри-

мер, в лесных сообществах осаждение азота в почву (15 и $35 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$) стимулирует секвестрацию CO_2 (De Vries et al., 2014), то есть углеродный цикл. Низкие уровни осаждения азота (8.7 и $13.4 \text{ кг N га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ для растительности с открытым и закрытым пологом соответственно) увеличивают видовое богатство сообществ травянистых растений более чем $15\,000$ лесных, луговых, кустарниковых и лесных участков по всей континентальной части Соединенных Штатов, а более высокие концентрации азота снижают этот показатель (Simkin et al., 2016). Данные факты рассматриваются как проявление гормезиса на уровне фитоценозов (Agathokleous, 2018).

Следует отметить, что пока ценотические эффекты гормезиса обнаружены только для некоторых типов сообществ, что обусловлено незначительным количеством целенаправленных исследований этого вопроса.

Кроме того, ряд метаанализов показали возможность гормезиса на уровне экосистем на примере стимуляции первичной продукции экосистем при длительном изменении климатических факторов (повышение температуры, количества осадков, концентрации CO_2) в полевых экспериментах (Smith et al., 2000; Rustad et al., 2001; Dormann, Woodin, 2002; Wu et al., 2011). Например, в метаанализе (Wu et al., 2011), основанном на данных 85 многолетних полевых экспериментов, выполненных в различных биомах (бореальный лес, влажный тропический лес, лесостепь и др.), показано, что экспериментальное потепление и увеличение количества осадков стимулирует надземную биомассу (в среднем на 27 и 12% соответственно) древесных растений и потоки углерода в экосистеме, а также увеличивает суммарную первичную продукцию экосистемы, фотосинтез экосистемы, экосистемное дыхание и чистый экосистемный обмен. А снижение температуры и количества осадков в полевых экспериментах оказывает ингибирующий эффект на указанные показатели. Данные стимулирующие эффекты температуры и количества осадков можно рассматривать как гормезис, поскольку в указанных экосистемах, например во влажном тропическом лесу, не наблюдается дефицита данных факторов. Тем не менее гормезис на уровне экосистем требует дальнейшего изучения и более обширных доказательств.

Приведенные выше факты указывают, что гормезис через изменение структуры и функций сообществ, по-видимому, может влиять на способность экосистемы обеспечивать биогенный круговорот веществ и потоки энергии и, следовательно, имеет значение для устойчивости экосистемы, а также, возможно, процессов сукцессии как формы функциональных адаптаций на экосистемном уровне. Поскольку на уровне биосферы различные экосистемы образуют общую систему, осу-

ществляющую биогеохимические циклы (Шилов, 2019), то влияние гормезиса на их состояние может иметь глобальные последствия на уровне биосферы.

Вышеуказанные аспекты еще только предстоит подробно изучить. Тем не менее можно констатировать, что решение этих вопросов сыграет серьезную роль в развитии синэкологии и даже биосферологии.

ЗНАЧЕНИЕ ГОРМЕЗИСА ДЛЯ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА СРЕДЫ, ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РИСКОВ И НОРМИРОВАНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

Определение зависимостей доза—эффект для реакций живых организмов находит широкое применение в оценке качества окружающей среды (биоиндикация, биотестирование, экологический мониторинг), в нормировании антропогенной нагрузки, в оценке экологических рисков (Гелашвили и др., 2016). В настоящее время для данных целей используются линейные и пороговые модели доза—эффект, являющиеся монотонными, то есть не имеющими экстремумов (Calabrese, 2008). До сих пор горметическая модель доза—ответ не включена в нормативные документы и методики как в нашей стране (Гелашвили и др., 2016), так и за рубежом (Agathokleous, Calabrese, 2020), хотя вероятность такого двухфазного ответа живых систем на антропогенное воздействие достаточно высока (Agathokleous et al., 2021c).

Игнорирование гормезиса может приводить к неадекватному нормированию техногенной нагрузки, а также к некорректным оценкам экологической ситуации и прогнозам ее развития. Например, даже значительный уровень загрязняющих веществ в окружающей среде может не оказывать ингибирующего эффекта на виды-биоиндикаторы, которые предварительно испытывали воздействие низких доз поллютантов и за счет горметической стимуляции приобрели повышенную устойчивость к загрязнению (явление горметического пре кондиционирования). В итоге это приведет к заниженной оценке уровня антропогенной нагрузки при анализе качества среды с помощью методов биоиндикации. Аналогичная ситуация наблюдается, когда нормативы антропогенного воздействия не учитывают явления гормезиса. Низкие дозы поллютантов, не превышающие нормативы, могут вызывать стимулирующий горметический эффект. Данный эффект в случае кумуляции может стать отрицательным. Например, при длительном хроническом воздействии низких доз различных поллютантов (хром, кадмий, ДДТ) на растения (Jia et al., 2013; Mitton et al., 2014) показано, что стимулирующий горметический эффект в отношении перекисного гомеостаза растений (антиоксидантное действие поллютантов) переходил в

ингибирующий эффект (прооксидантное действие поллютантов).

В последнее время за рубежом отмечаются некоторые сдвиги в плане использования горметической модели доза—эффект для оценки экологических рисков. В 2018 г. Агентство по охране окружающей среды США EPA (Environmental Protection Agency) опубликовало предложение, в рамках которого оно впервые в своей истории рассмотрело современные модели доза—ответ. Признавая значительные доказательства широкого распространения нелинейных реакций у организмов, агентство допустило использование горметической модели для оптимизации оценки рисков в области низких доз поллютантов, что было утверждено 6.01.2021 г. Ранее для оценки экологических рисков EPA, основываясь на убеждении, что любая доза поллютанта в какой-то степени вредна для организма, использовало только линейную непороговую модель LNT (linear-no-threshold), которая предполагает, что риск прямо пропорционален дозе/воздействию вплоть до нулевой дозы/воздействия (Agathokleous et al., 2021c).

Таким образом, использование горметической модели доза—эффект необходимо для повышения объективности методов и подходов, используемых для оценки качества среды, экологических рисков и нормирования антропогенной нагрузки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный в данной работе анализ показал, что современная концепция гормезиса является актуальной для развития многих разделов экологии, рассматривающих различные уровни организации живого от организма до биосферы. Надо полагать, что это обусловлено системным значением гормезиса. Фактически, он представляет собой проявление общего свойства живых систем разного уровня организации прогнозировать (предвидеть) изменение среды и подготавливаться к этим изменениям путем сверхкомпенсации своих параметров, что актуально для выживания в изменчивой среде с постоянными воздействиями сильных стресс-факторов. Это позволяет живым системам эффективно поддерживать своей гомеостаз, несмотря на нестабильность среды. Таким образом, скорее всего, гормезис представляет собой принцип адаптации живых систем к изменчивой среде. Поиски универсального механизма гормезиса до сих пор не увенчались успехом. По-видимому, такого механизма просто не существует. Горметическая стимуляция параметров системы может реализовываться самыми различными путями в зависимости от уровня организации (клетка, организм, популяция, сообщество, экосистема, биосфера), от нарушений параметров системы, вызванных умеренным стрессовым воздействием (воздействиями), которое провоцирует гормети-

ческую сверхкомпенсацию параметров системы, от ресурсов системы и т.д. Явления горметического пре кондиционирования и пост кондиционирования пока обнаружены только на уровне организма. Гипотетически они также могут наблюдаться в популяциях, сообществах и экосистемах и, может быть, даже на уровне биосферы, поскольку именно за счет этих явлений реализуются адаптационные эффекты гормезиса.

Следует отметить, что горметические эффекты различных антропогенных факторов, в том числе поллютантов, не означают, что они “полезны”, поскольку стимуляция и ингибирование определяются дозой/концентрацией и продолжительностью воздействия.

Широкое распространение гормезиса обусловлено тем, что на уровне организма он основан на явлении стресса. Следует подчеркнуть, что еще создатель концепции стресса Селье (Selye, 1974) отмечал, что умеренные воздействия вызывают положительный стресс (эустресс), а чрезмерное напряжение организма приводит к негативному стрессу (дистрессу), который может вызвать истощение ресурсов организма и гибель. Горметические эффекты на уровне популяций, сообществ и экосистем показывают, что для данных биологических уровней также характерны универсальные адаптационные ответы, аналогичные стрессу на уровне организма. Однако их закономерности и качественные особенности на каждом биологическом уровне являются предметом будущих исследований.

В данном обзоре проанализированы и отмечены только наиболее важные вопросы, связанные со значением современной концепции гормезиса для экологии, с целью привлечения внимания специалистов к этой проблеме. Проведение детального изучения гормезиса в экологии, уточнение и развитие концепции экологического гормезиса еще только предстоят.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-11-00001 (The reported study was funded by RFBR, project number 20-11-00001).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гелашвили Д.Б., Безель В.С., Романова Е.Б. и др. Принципы и методы экологической токсикологии. Н.Н.: ННГУ, 2016. 702 с.
- Шилов И.А. Экология. М.: Юрайт, 2019. 512 с.
- Agathokleous E. Environmental hormesis, a fundamental non-monotonic biological phenomenon with implications in ecotoxicology and environmental safety // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2018. V. 148. P. 1042–1053. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.12.003>
- Agathokleous E., Calabrese E.J. A global environmental health perspective and optimisation of stress // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 704 (135263). <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135263>
- Agathokleous E., Calabrese E.J. Fungicide-induced hormesis in phytopathogenic fungi: a critical determinant of successful agriculture and environmental sustainability // *J. Agric. Food Chem.* 2021. V. 69 (16). P. 4561–4563. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c01824>
- Agathokleous E., Kitao M., Calabrese E.J. Human and veterinary antibiotics induce hormesis in plants: scientific and regulatory issues and an environmental perspective // *Environ. Int.* 2018. V. 120. P. 489–495. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2018.08.035>
- Agathokleous E., Belz R.G., Calatayud V. et al. Predicting the effect of ozone on vegetation via linear non-threshold (LNT), threshold and hormetic dose—response models // *Sci. Total Environ.* 2019a. V. 649. P. 61–74. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.264>
- Agathokleous E., Feng Z.Z., Iavicoli I., Calabrese E.J. The two faces of nanomaterials: a quantification of hormesis in algae and plants // *Environ. Int.* 2019b. V. 131. P. 105044. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.105044>
- Agathokleous E., Kitao M., Harayama H., Calabrese E.J. Temperature-induced hormesis in plants // *J. Forest. Res.* 2019c. V. 30. P. 13–20. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0790-7>
- Agathokleous E., Kitao M., Calabrese E.J. Hormesis: a compelling platform for sophisticated plant science // *Trends Plant Sci.* 2019d. V. 24 (4). P. 318–327. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.01.004>
- Agathokleous E., Kitao M., Calabrese E.J. Hormesis: highly generalizable and beyond laboratory // *Trends Plant Sci.* 2020a. V. 25 (11). P. 1076–1086. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.05.006>
- Agathokleous E., Feng Z., Iavicoli I., Calabrese E.J. Nanopesticides: a great challenge for biodiversity? The need for a broader perspective // *Nano Today.* 2020b. V. 30. P. 100808. <https://doi.org/10.1016/j.nantod.2019.100808>
- Agathokleous E., Iavicoli I., Barceló D., Calabrese E.J. Ecological risks in a ‘plastic’ world: a threat to biological diversity? // *J. Hazard. Mater.* 2021a. V. 417. P. 126035. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126035>
- Agathokleous E., Iavicoli I., Barceló D., Calabrese E.J. Micro/nanoplastics effects on organisms: a review focusing on ‘dose’ // *J. Hazard. Mater.* 2021b. V. 417. P. 126084. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126084>
- Agathokleous E., Barceló D., Calabrese E.J. US EPA: opening a new window for evaluating potential sub-threshold effects and ecological risks? // *Environ. Pollut.* 2021c. V. 284. P. 117372. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117372>
- Belz R.G. Herbicide hormesis can act as a driver of resistance evolution in weeds — PSII-target site resistance in *Chenopodium album* L. as a case study // *Pest. Manag. Sci.* 2018. V. 74. P. 2874–2883. <https://doi.org/10.1002/ps.5080>
- Belz R.G., Piepho H.P. Predicting biphasic responses in binary mixtures: pelargonic acid versus glyphosate // *Chemosphere.* 2017. V. 178. P. 88–98. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.03.047>
- Belz R.G., Patama M., Sinkkonen A. Low doses of six toxicants change plant size distribution in dense populations of *Lactuca sativa* // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 631–632. P. 510–523. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.336>
- Berry R., López-Martínez G. A dose of experimental hormesis: when mild stress protects and improves animal performance // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 2020. V. 242. P. 110658. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110658>
- Calabrese E.J. Hormesis: why it is important to toxicology and toxicologists // *Environ. Toxicol. Chem.* 2008. V. 27 (7). P. 1451–1474.
- Calabrese E.J. Hormetic mechanisms // *Crit. Rev. Toxicol.* 2013. V. 43 (7). P. 580–606. <https://doi.org/10.3109/10408444.2013.808172>
- Calabrese E.J. Preconditioning is hormesis part I: documentation, dose—response features and mechanistic foundations // *Pharmacol. Res.* 2016a. V. 110. P. 242–264. <https://doi.org/10.1016/j.phrs.2015.12.021>
- Calabrese E.J. Preconditioning is hormesis part II: how the conditioning dose mediates protection: dose optimization within temporal and mechanistic frameworks // *Pharmacol. Res.* 2016b. V. 110. P. 265–275. <https://doi.org/10.1016/j.phrs.2015.12.020>
- Calabrese E.J., Baldwin L.A. Chemical hormesis: its historical foundations as a biological hypothesis // *Toxicol. Pathol.* 1999. V. 27. P. 195–216.
- Calabrese E.J., Blain R. The occurrence of hormetic dose responses in the toxicological literature, the hormesis database: an overview // *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 2005. V. 202 (3). P. 289–301. <https://doi.org/10.1016/j.taap.2004.06.023>
- Calabrese E.J., Blain R.B. Hormesis and plant biology // *Environ. Pollut.* 2009. V. 157 (1). P. 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.07.028>
- Calabrese E.J., Blain R.B. The hormesis database: the occurrence of hormetic dose responses in the toxicological literature // *Regul. Toxicol. Pharmacol.* 2011. V. 61. P. 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.yrtph.2011.06.003>
- Calabrese E.J., Agathokleous E. Accumulator plants and hormesis // *Environ. Pollut.* 2021. V. 274. P. 116526. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116526>
- Cao Y., Yang H., Li J. et al. Sublethal effects of imidacloprid on the population development of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) // *Insects.* 2019. V. 10. P. 3. <https://doi.org/10.3390/insects10010003>
- Chen L., Wang C., Dell B. et al. Growth and nutrient dynamics of *Betula alnoides* seedlings under exponential

- fertilization // J. Forest. Res. 2018. V. 29. P. 111–119.
<https://doi.org/10.1007/s11676-017-0427-2>
- Chouhan S., Yadav S.K., Prakash J. et al. Effect of bisphenol A on human health and its degradation by microorganisms: a review // Ann. Microbiol. 2014. V. 64. 13–21.
<https://doi.org/10.1007/s13213-013-0649-2>
- Cong M., He S., Ma H. et al. Hormetic effects of carbendazim on the virulence of *Botrytis cinerea* // Plant Dis. 2018. V. 102. P. 886–891.
<https://doi.org/10.1016/j.phrs.2015.12.020>
- Costa R.N., Bevilacqua N.C., Krenchinski F.H. et al. Hormetic effect of glyphosate on the morphology, physiology and metabolism of coffee plants // Plants. 2023. V. 12. P. 2249.
<https://doi.org/10.3390/plants12122249>
- Costantini D., Metcalfe N.B., Monaghan P. Ecological processes in a hormetic framework // Ecol. Lett. 2010. V. 13 (11). P. 1435–1447.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01531.x>
- Cui X., Huo M., Chen C. et al. Low concentrations of Al(III) accelerate the formation of biofilm: multiple effects of hormesis and flocculation // Sci. Total Environ. 2018. V. 634. P. 516–524.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.376>
- De Vries W., Du E., Butterbach-Bahl K. Short and long-term impacts of nitrogen deposition on carbon sequestration by forest ecosystems // Curr. Opin. Environ. Sustainab. 2014. V. 9–10. P. 90–104.
<https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.09.001>
- Deng D., Duan W., Wang H. et al. Assessment of the effects of lethal and sublethal exposure to dinotefuran on the wheat aphid *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) // Ecotoxicology. 2019. V. 28. P. 825–833.
<https://doi.org/10.1007/s10646-019-02080-8>
- Di Y.L., Cong M.L., Zhang R., Zhu F.-X. Hormetic effects of trifloxystrobin on aggressiveness of *Sclerotinia sclerotiorum* // Plant Dis. 2016. V. 100. P. 2113–2118.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-03-16-0403-RE>
- Diaz G.J., Calabrese E., Blain R. Aflatoxicosis in chickens (*Gallus gallus*): an example of hormesis? // Poult. Sci. 2008. V. 87. P. 727–732.
<https://doi.org/10.3382/ps.2007-00403>
- Dormann C.F., Woodin S.J. Climate change in the arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments // Func. Ecol. 2002. V. 16. P. 4–17.
<https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00596.x>
- Drobne D., Jemec A., Tkalec Z.P. In vivo screening to determine hazards of nanoparticles: nanosized TiO₂ // Environ. Pollut. 2009. V. 157. P. 1157–1164.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.10.018>
- Erofeeva E.A. Hormesis and paradoxical effects of wheat seedling (*Triticum aestivum* L.) parameters upon exposure to different pollutants in a wide range of doses // Dose—Response. 2013. V. 12 (1). P. 121–135.
<https://doi.org/10.2203/dose-response.13-017.Erofeeva>
- Erofeeva E.A. Hormesis and paradoxical effects of pea (*Pisum sativum* L.) parameters upon exposure to formaldehyde in a wide range of doses // Ecotoxicology. 2018. V. 27 (5). P. 569–577.
<https://doi.org/10.1007/s10646-018-1928-2>
- Erofeeva E.A. Plant hormesis and Shelford's tolerance law curve // J. Forest. Res. 2021. V. 32. P. 1789–1802.
<https://doi.org/10.1007/s11676-021-01312-0>
- Erofeeva E.A. Environmental hormesis of non-specific and specific adaptive mechanisms in plants // Sci. Total Environ. 2022. V. 804. P. 150059.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150059>
- Erofeeva E.A. Hormetic effects of abiotic environmental stressors in woody plants in the context of climate change // J. Forest. Res. 2023. V. 34. P. 7–19.
<https://doi.org/10.1007/s11676-022-01591-1>
- Fan D., Jing Y., Zhu Y. et al. Toluene induces hormetic response of soil alkaline phosphatase and the potential enzyme kinetic mechanism // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2020. V. 206. P. 111123.
- Fan D., Sun J., Liu C. et al. Measurement and modeling of hormesis in soil bacteria and fungi under single and combined treatments of Cd and Pb // Sci. Total Environ. 2021. V. 783. P. 147494.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147494>
- Foyer C.H., Rasool B., Davey J.W., Hancock R.D. Cross-tolerance to biotic and abiotic stresses in plants: a focus on resistance to aphid infestation // J. Exp. Bot. 2016. V. 67 (7). P. 2025–2037.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erw079>
- Gopi I.K., Rattan S.I.S. Biphasic dose—response and hormetic effects of stress hormone hydrocortisone on telomerase-immortalized human bone marrow stem cells *in vitro* // Dose—Response. 2019. V. 17 (4). P. 1559325819889819.
<https://doi.org/10.1177/1559325819889819>
- Gu W., Liu S., Chen L. et al. Single-cell RNA sequencing reveals size-dependent effects of polystyrene microplastics on immune and secretory cell populations from zebrafish intestines // Environ. Sci. Technol. 2020. V. 54. P. 3417–3427.
<https://doi.org/10.1021/acs.est.9b06386>
- Guedes N.M.P., Tolledo J., Corrêa A.S., Guedes R.N.C. Insecticide induced hormesis in an insecticide resistant strain of the maize weevil, *Sitophilus zeamais* // J. Appl. Entomol. 2010. V. 134 (2). P. 142–148.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2009.01462.x>
- Guo X., Liu M., Zhong H. et al. Responses of the growth and physiological characteristics of *Myriophyllum aquaticum* to coexisting tetracyclines and copper in constructed wetland microcosms // Environ. Pollut. 2020. V. 261. P. 114204.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114204>
- Han J., Wang S., Fan D. et al. Time-dependent hormetic response of soil alkaline phosphatase induced by Cd and the association with bacterial community composition // Microb. Ecol. 2019. V. 78. P. 961–973.
- Harmsen K. A modified mitscherlich equation for rainfed crop production in semi-arid areas. 1. Theory // Wageningen J. Life Sci. 2000. V. 48 (3). P. 237–250.
[https://doi.org/10.1016/S1573-5214\(00\)80016-0](https://doi.org/10.1016/S1573-5214(00)80016-0)
- Hashmi M.Z., Naveedullah, Shen C., Yu C. Hormetic responses of food-supplied Pcb 31 to zebrafish (*Danio Rerio*) growth // Dose—Response. 2015. V. 13. P. 14–013.
<https://doi.org/10.2203/dose-response.14-013.Chaofeng>
- Hatfield J.L., Prueger J.H. Temperature extremes: effect on plant growth and development // Weath. Clim. Extr. 2015. V. 10. P. 4–10.
<https://doi.org/10.1016/j.wace.2015.08.001>

- Helaouët P., Beaugrand G.* Physiology, ecological niches and species distribution // *Ecosystems*. 2009. V. 12. P. 1235–1245.
<https://doi.org/10.1007/s10021-009-9261-5>
- Jalal A., De Oliveira J.C.Jr., Ribeiro J.S. et al.* Hormesis in plants: physiological and biochemical responses // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2021. V. 207. P. 111225.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111225>
- Jia L., He X., Chen W. et al.* Hormesis phenomena under Cd stress in a hyperaccumulator — *Lonicera japonica* Thunb // *Ecotoxicology*. 2013. V. 22. P. 476–485.
<https://doi.org/10.1007/s10646-013-1041-5>
- Kacienė G., Juknys R., Januškaitienė I.* The role of oxidative stress in spring barley cross-adaptation to different heavy metals // *Arch. Agron. Soil Sci.* 2017. V. 63 (8). P. 1037–1048.
<https://doi.org/10.1080/03650340.2016.1256474>
- Kudryasheva N.S., Rozhko T.V.* Effect of low-dose ionizing radiation on luminous marine bacteria: radiation hormesis and toxicity // *J. Environ. Radioact.* 2015. V. 142. P. 68–77.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2015.01.012>
- Li B., Ding Y., Cheng X. et al.* Polyethylene microplastics affect the distribution of gut microbiota and inflammation development in mice // *Chemosphere*. 2020. V. 244. P. 125492.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125492>
- Lo H.S., Po B.H.K., Li L. et al.* Bisphenol A and its analogues in sedimentary microplastics of Hong Kong // *Mar. Pollut. Bull.* 2021. V. 164. P. 112090.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112090>
- Martínez J.L.* Effect of antibiotics on bacterial populations: a multi-hierarchical selection process // *F1000Res*. 2017. V. 6. P. 51.
<https://doi.org/10.12688/f1000research.9685.1>
- Martinez-Medina A., Flors V., Heil M. et al.* Recognizing plant defense priming // *Trends Plant Sci.* 2016. V. 21 (10). P. 818–822.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.07.009>
- McClure C.D., Zhong W., Hunt V.L. et al.* Hormesis results in trade-offs with immunity // *Evolution*. 2014. V. 68. P. 2225–2233.
<https://doi.org/10.1111/evo.12453>
- Mitton F.M., Miglioranza K., Gonzalez M. et al.* Assessment of tolerance and efficiency of crop species in the phytoremediation of DDT polluted soils // *Ecol. Eng.* 2014. V. 71. P. 501–508.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.07.069>
- Moore M.N., Shaw J.P., Adams D.R.F., Viarengo A.* Anti-oxidative cellular protection effect of fasting-induced autophagy as a mechanism of hormesis // *Mar. Environ. Res.* 2015. V. 107. P. 35–44.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.04.001>
- Morkunas I., Woźniak A., Mai V.C. et al.* The role of heavy metals in plant response to biotic stress // *Molecules*. 2018. V. 23 (9). P. 2320.
<https://doi.org/10.3390/molecules23092320>
- Morse J.G.* Agricultural implications of pesticide-induced hormesis of insects and mites // *Hum. Exp. Toxicol.* 1998. V. 17 (5). P. 266–269.
<https://doi.org/10.1177/096032719801700510>
- Mortimer M., Kasemets K., Kahru A.* Toxicity of ZnO and CuO nanoparticles to ciliated protozoa *Tetrahymena thermophila* // *Toxicology*. 2010. V. 269. P. 182–189.
<https://doi.org/10.1016/j.tox.2009.07.007>
- Motai A., Terada Y., Kobayashi A. et al.* Combined effects of irrigation amount and nitrogen load on growth and needle biochemical traits of *Cryptomeria japonica* seedlings // *Trees*. 2017. V. 31. P. 1317–1333.
<https://doi.org/10.1007/s00468-017-1551-5>
- Nielsen M.E., Roslev P.* Behavioral responses and starvation survival of *Daphnia magna* exposed to fluoxetine and propranolol // *Chemosphere*. 2018. V. 211. P. 978–985.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.08.027>
- Obodovskiy I.* Radiation: fundamentals, applications, risks, and safety. Amsterdam: Elsevier, 2019. 720 p.
- Pincelli-Souza R.P., Bortolheiro F.P., Carbonari C.A. et al.* Hormetic effect of glyphosate persists during the entire growth period and increases sugarcane yield // *Pest Manag. Sci.* 2020. V. 76. P. 2388–2394.
<https://doi.org/10.1002/ps.5775>
- Rahavi M.R., Migicovsky Z., Titov V., Kovalchuk I.* Trans-generational adaptation to heavy metal salts in *Arabidopsis* // *Front. Plant Sci.* 2011. V. 2. P. 91.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00091>
- Rustad L.E., Campbell J.L., Marion G.M. et al.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming // *Oecologia*. 2001. V. 126. P. 543–562.
<https://doi.org/10.1007/s004420000544>
- Roberts A.P., Mount A.S., Seda B. et al.* In vivo biomodification of lipid-coated carbon nanotubes by *Daphnia magna* // *Environ. Sci. Technol.* 2007. V. 41. P. 3025–3029.
<https://doi.org/10.1021/es062572a>
- Schirrmacher V.* Less can be more: the hormesis theory of stress adaptation in the global biosphere and its implications // *Biomedicines*. 2021. V. 9 (3). P. 293.
<https://doi.org/10.3390/biomedicines9030293>
- Schreck C.B.* Stress and fish reproduction: the roles of allostasis and hormesis // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2010. V. 165. P. 549–556.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.07.004>
- Selye H.* Stress without distress. N.Y.: Harper, Row, 1974. 171 p.
- Shahid M., Niaz N.K., Rinklebe J. et al.* Trace elements-induced phytohormesis: a critical review and mechanistic interpretation // *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* 2020. V. 50 (19). P. 1984–2015.
<https://doi.org/10.1080/10643389.2019.1689061>
- Shelford V.E.* Animal communities in a temperate America. Chicago: Univ. Chicago Press, 1913. 386 p.
- Sial M.U., Zhao Z., Zhang L. et al.* Evaluation of insecticides induced hormesis on the demographic parameters of *Myzus persicae* and expression changes of metabolic resistance detoxification genes // *Sci. Rep.* 2018. V. 8 (1). P. 16601.
- Simkin S.M., Allen E.B., Bowman W.D. et al.* Conditional vulnerability of plant diversity to atmospheric nitrogen deposition across the United States // *PNAS USA*. 2016. V. 113. P. 4086–4091.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1515241113>
- Smith S.D., Huxman T.E., Zitzer S.F. et al.* Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an

- arid ecosystem // *Nature*. 2000. V. 408. P. 79–82.
<https://doi.org/10.1038/35040544>
- Tang S., Liang J., Xiang C. *et al.* A general model of hormesis in biological systems and its application to pest management // *J. R. Soc. Interface*. 2019. V. 16. P. 20190468.
- Vaiserman A., Cuttler J.M., Socol Y. Low-dose ionizing radiation as a hormetin: experimental observations and therapeutic perspective for age-related disorders // *Biogerontology*. 2021. V. 22. P. 145–164.
<https://doi.org/10.1007/s10522-020-09908-5>
- Walter J., Jentsch A., Beierkuhnlein C., Kreyling J. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes // *Environ. Exp. Bot.* 2013. V. 94. P. 3–8.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.02.009>
- Wang S., Huang B., Fan D. *et al.* Hormetic responses of soil microbiota to exogenous Cd: a step toward linking community-level hormesis to ecological risk assessment // *J. Hazard. Mater.* 2021. V. 416. P. 125760.
<https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.125760>
- Wiegant F.A., Prins H.A., van Wijk R. Postconditioning hormesis put in perspective: an overview of experimental and clinical studies // *Dose—Response*. 2011. V. 9 (2). P. 209–224.
- Wu Z., Dijkstra P., Koch G.W. *et al.* Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation // *Glob. Biol.* 2011. V. 17. P. 927–942.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02302.x>
- Xu Y., Liu S., Chen F., Wang Z. pH affects the hormesis profiles of personal care product components on luminescence of the bacteria *Vibrio qinghaiensis* sp.-Q67 // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 713. P. 136656.
- Xu Z., Hu T., Zhang Y. Effects of experimental warming on phenology, growth and gas exchange of treeline birch (*Betula utilis*) saplings, Eastern Tibetan Plateau, China // *Eur. J. Forest Res.* 2012. V. 131. P. 811–819.
<https://doi.org/10.1007/s10342-011-0554-9>
- Yi M., Zhou S., Zhang L., Ding S. The effects of three different microplastics on enzyme activities and microbial communities in soil // *Water Environ. Res.* 2021. V. 93. P. 24–32.
<https://doi.org/10.1002/wer.1327>
- Zhang C., Li C., Chen S. *et al.* Hormetic effect of panaxatriol saponins confers neuroprotection in PC12 cells and zebrafish through PI3K/AKT/mTOR and AMPK/SIRT1/FOXO3 pathways // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. P. 41082.
<https://doi.org/10.1038/srep41082>
- Zhang R., Zhang Y., Xu Q. *et al.* Hormetic effects of mixtures of dimethachlone and prochloraz on *Sclerotinia sclerotiorum* // *Plant Dis.* 2019. V. 103 (3). P. 546–554.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-06-18-1071-RE>
- Zied D.C., Dourado F.A., Dias E.S., Pardo-Giménez A. First study of hormesis effect on mushroom cultivation // *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2017. V. 33 (11). P. 195.
<https://doi.org/10.1007/s11274-017-2342-2>

The Modern Concept of Hormesis: Overview of the Issue and Significance for Ecology

E. A. Erofeeva^{a, *}, D. B. Gelashvili^a, and G. S. Rozenberg^b

^aLobachevsky Nizhni Novgorod State University, Nizhni Novgorod, Russia

^bInstitute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russia

*e-mail: ele77785674@yandex.ru

Currently, it has been established that when living organisms are exposed to various environmental factors (abiotic, biotic, and anthropogenic), hormesis is a fairly common phenomenon. Hormesis is found in different groups of organisms and at almost all levels of the organization of living systems from the cell to ecosystem level. At the same time, a comprehensive analysis of the significance of hormesis for ecology has not been carried out. This review analyzes the modern concept of hormesis, as well as its significance for various fields of ecology.

Keywords: hormesis, stress, adaptation, organism, population, community

УДК 616-092.9

***Brevibacillus laterosporus* КАК АГЕНТ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ**

© 2023 г. Т. А. Смирнова¹, М. В. Зубашева^{1, *},
Н. В. Шевлягина¹, Ю. А. Смирнов¹, В. Г. Жуховицкий^{1, 2}

¹Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи, Москва, Россия

²Российская медицинская академия непрерывного профессионального образования, Москва, Россия

*e-mail: mzubasheva@mail.ru

Поступила в редакцию 21.05.2023 г.

После доработки 06.06.2023 г.

Принята к публикации 06.06.2023 г.

Проанализированы и обобщены литературные данные и результаты собственных исследований свойств *Brevibacillus laterosporus* (*Bl*). Приводятся данные по морфологии и характеристике биологических свойств *Bl*. Сообщается о новых кристаллоносных штаммах. Обсуждаются особенности строения спор и кристаллов *Bl*, выявленных с помощью электронной микроскопии. Анализируются данные по кристаллообразованию у разных бацилл. Кристаллы *Bl* обладают москитоцидной активностью. Представлены данные об антимикробных свойствах *Bl*, в том числе об активности *Bl* против лекарственно-устойчивых бактерий. Антимикробная, фунгицидная и цианолитическая активности штаммов *Bl* позволяют использовать их в качестве продуцентов инсектицидов, антибиотиков, бактериоцинов и экологически безопасных бактериальных агентов биоконтроля насекомых, микроорганизмов, беспозвоночных.

Ключевые слова: *Brevibacillus laterosporus*, биологическая активность, бактериальные агенты биоконтроля, инсектициды, антибиотики, бактериоцины

DOI: 10.31857/S0042132423060091, **EDN:** QXCLMT

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время проводится поиск и изучение экологически безопасных бактериальных агентов биоконтроля как альтернативы химическим препаратам. Бациллы *Brevibacillus laterosporus* (*Bl*) — перспективный, но недостаточно изученный объект. Для них характерно образование уникального тела в форме каноз. Бациллы *Bl* — естественные обитатели воды, почвы и насекомых. *Bl* продуцируют различные биоактивные факторы: инсектициды, экстраклеточную протеазу, антибиотики, бактериоцины. Установлена активность *Bl* против насекомых различных отрядов чешуекрылых, двукрылых, жесткокрылых, а также против нематод и моллюсков. Наибольшая активность у *Bl* выявлена против насекомых отряда двукрылых Diptera. К этому отряду относятся комары родов *Aedes*, *Anopheles*, *Culex* и черные мушки *Simulium vittatum*. Они представляют собой существенную угрозу для здоровья людей во многих странах вследствие их способности переносить возбудителей опасных заболеваний, в частности малярии, лимфатического филяриоза, а также ряда вирусных инфекций. *Bl* обладает большим спектром биологической активности, по сравнению с хорошо изученными инсектицидными бактериями *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) и *Bacillus sphaericus* (*Bs*). По-

мимо патогенности в отношении беспозвоночных, штаммы *Bl* проявляют антимикробное действие против различных бактерий и микроскопических грибов. Ряд штаммов *Bl* представляют медицинский интерес, связанный с продукцией антибиотиков и бактериоцинов. Антагонистический потенциал *Bl* в отношении патогенов человека значителен. Важное свойство *Bl* — подавление роста лекарственно-устойчивых бактерий. Штаммы *Bl* характеризуются вариабельностью биологических свойств. Инсектицидная активность *Bl* и способность к кристаллообразованию сближает этот вид с *Bt*, несмотря на их принадлежность к разным группам бацилл. Однако количество исследованных штаммов *Bl* незначительно, по сравнению с *Bt*. Это не позволяет создать классификацию штаммов *Bl*, аналогичную *Bt*. Каждый новый факт, полученный при исследовании свойств *Bl*, будет способствовать формированию группы инсектицидных штаммов, параллельной *Bt*. Нами из природных источников выделены штаммы *Bl*, в том числе кристаллоносный. Ряд неизученных штаммов *Bl* получен из коллекции института Пастера (Institut Pasteur, Paris). Цель настоящего обзора — обобщить имеющиеся данные по *Bl* в качестве агента биоконтроля.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА

Brevibacillus laterosporus

Бациллы *Bl* — грамположительные спорообразующие бактерии. На вегетативной стадии бактерии растут в виде подвижных палочек. *Bl* — факультативный анаэроб. Образует овальные споры в раздувающемся спорангии. К споре прикреплено канозвидное включение. Морфолого-биохимические и культурально-диагностические признаки (Claus, Berkeley, 1986) представлены в табл. 1.

МОРФОЛОГИЯ *Brevibacillus laterosporus*

Отличительная особенность *Bl* — раздувание спорангия при споруляции и параспоральное канозвидное включение (каноз). Канозвидное включение прикреплено к одной стороне споры.

Происхождение *Bl* описано в обзоре (Ruiu, 2013). Эти бациллы впервые выделены в начале XX в. при исследовании бактериального сообщества медоносных пчел, пораженных европейским гнильцом. Новый вид был назван *Bacillus orpheus* White (White, 1912; McCray, 1917). В 1916 г. эти бациллы, только выделенные из воды, были названы (Laubach, 1916) *Bacillus laterosporus* (*Bl*). При сходстве двух изолятов в дальнейшем второе название получило приоритет (White, 1920). *Bl* причислили к спорообразующим энтомопатогенным видам (Steinhaus, 1946). В результате недавних таксономических исследований, основанных на анализе последовательности 16S-РНК, вид помещен в новый род *Brevibacillus*, внутри кластера *Brevibacillus* (Shida et al., 1996).

Уникальная особенность *Bl*, не обнаруженная у других бацилл, — канозвидное включение CSPB (canoe-shaped parasporal body), которое формируется до завершения споруляции, а после споруляции остается прикрепленным к споре как часть споры. Изучены динамика формирования параспорального тела и его структура (Hannay, 1957). При споруляции тонкие вегетативные клетки набухают и образуют более крупные веретенообразные клетки, в которых формируются споры. По завершении споруляции цитоплазма вегетативной клетки и клеточная стенка лизируются, оставляя спору связанной с параспоральным телом. Это прикрепление сохраняется неопределенно долгое время даже после того, как споры прорастут. Строение параспорального тела отличается от клеточной цитоплазмы, которая имеет зернистый вид. Параспоральное тело как в продольном, так и в поперечном сечении состоит из электронно-плотных пластинок, идущих параллельно оболочке споры, и из менее электронно-плотного материала между ними. Разработан метод выделения каноз-споровой оболочки и проанализирован ее химический состав (Fitz-James, Young, 1958). Согласно данным исследования, основные компоненты ка-

ноз — фосфор и азот. Белки каноз-споровой оболочки экстрагированы щелочью. Результаты комбинированного морфологического и химического анализа показали, что фосфорный компонент является частью ламеллярной структуры, в то время как экстрагируемые белки содержатся в матрице каноз. Установлено, что в каноз локализуются токсины против насекомых *M. domestica* и *A. aegypti* (Ruiu et al., 2007). Потеря токсичности после прогрева свидетельствует о том, что токсин имеет белковую природу. Основные поверхностные белки спор *Bl* охарактеризованы с использованием модели комнатной мухи (Marche et al., 2017). Белки, связанные с оболочкой спор и CSPB, представляют собой факторы вирулентности, действующие против насекомых. Показано, что данные белки синтезируются во время роста бактерий, спора становится токсичной, когда эти структуры полностью оформлены. Морфология клеток и спор *Bl* штамма SAM19, активного против личинок *Aedes albopictus*, и эталонного штамма LMG15441 изучена с помощью ТЭМ — трансмиссионной электронной микроскопии (Barbieri et al., 2021). Во время поздней стационарной фазы (24 ч) на полюсе клетки штамма SAM19 наблюдается электронно-плотная структура, вероятно, связанная с зарождающимся CSPB. Через 48 ч, когда споруляция завершена, наблюдается пластинчатый CSPB, прочно прикрепленный к одной стороне оболочки споры. Установлено, что морфология зрелой споры штамма SAM19 похожа на морфологию эталонного штамма LMG15441 и других штаммов *Bl* с энтомопатогенной активностью против двукрылых. Недавно с помощью ТЭМ и СЭМ — сканирующей электронной микроскопии — исследована ультраструктура штамма *Bl* NRS590, активного против мух на разных этапах роста (De Andrade Pereira et al., 2022). Посредством СЭМ выявлена складчатая поверхность зрелых спор. На срезах наблюдается строение спор и канозвидного включения. Оболочка имеет выступы, соответствующие складкам поверхности. Ранее обнаружены параспоральные тела, отличные от CSPB (Montaldi, Roth, 1990), которые идентифицированы как второй тип включений шарообразной и угловатой формы и третий тип — с поперечнополосатыми чередующимися параллельными полосами.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ

Brevibacillus laterosporus

Известно, что *Bl* продуцирует биоцидные вещества, активные против насекомых, бактерий, грибов: инсектициды, антибиотики, бактериоцины, ферменты. Данные по биологической активности *Bl* (Ruiu, 2013) представлены в табл. 2.

Также обнаружена антивирусная активность у *Bl*. Штамм *Bl* B8 ингибирует вирус табачной моза-

Таблица 1. Морфолого-биохимические и культурально-диагностические признаки *Brevibacillus laterosporus*^a

Признак	Характеристики штаммов <i>Bl</i>
Палочки:	
ширина, мкм	0.5–0.6
длина, мкм	1.5–6.0
Раздутость спорангия	≥90%
Форма споры	Эллиптическая
Преобладающее положение споры	Центральное и латеральное
Параспоральные кристаллы	<10%
Каталаза	≥90%
Анаэробный рост	≥90%
Реакция Фогеса–Проскауэра	<10%
Рост в бульоне Фогеса–Проскауэра	
при pH < 6	11–89%
при pH > 7	<10%
Образование кислоты из D-глюкозы	≥90%
L-арабинозы	<10%
D-ксилозы	< 10%
D-маннитола	≥ 90%
Образование газа из глюкозы	<10%
Гидролиз	
казеина	≥90%
желатина	11–89%
крахмала	<10%
мочевины	<10%
Утилизация	
цитрата	<10%
пропионата	н. д.
Расщепление тирозина	≥90%
Дезаминирование фенилаланина	<10%
Лецитиназа на агаре с яичным желтком	≥90%
Окисление нитрата в нитрит	≥90%
Образование	
индола	11–89%
дигидроксиацетона	<10%
Образование газа из нитрата	11–89%
Потребности в NaCl и KCl	<10%
Потребность в аллантоине или мочеvine	<10%
Потребность в ростовых факторах	≥90%
Рост	
при pH 5.0	<10%
при pH 6.8	≥90%
при pH 5.7	<10%

Таблица 1. Окончание

Признак	Характеристики штаммов <i>B1</i>
Рост	
при 2% NaCl	н. д.
при 5% NaCl	11–89%
при 7% NaCl	<10%
Рост	
при 5°C	<10%
при 10°C	<10%
при 30°C	≥90%
при 40°C	11–89%
при 50°C	<10%
Рост при 0.001% лизоцима	≥90%
Автотрофия с H ₂ +CO ₂ или CO	—
Состав Г + Ц в молекуле ДНК (мол. %)	40.2 (по Tm) ^б ; 40.5 (по Bd) ^б
Тип муреина	Мезо-ДАПК ^в
Главный изопреноид хинон	МК-7 ^г

Примечание: ^а “—” — 90% или более штаммов проявляют отрицательную реакцию; <10% штаммов проявляют положительную реакцию; 11–89% штаммов проявляют положительную реакцию; ≥90% штаммов проявляют положительную реакцию; н. д. — нет данных; ^б Tm — температурная денатурация, Bd — плавающая плотность, данные относятся к типовому штамму; ^в Мезо-ДАПК — диаминопимелиновая кислота; ^г МК-7 — менахинон-7.

ики (Li et al., 2021). Множественная биологическая активность *B1* позволяет использовать эти бациллы для биологического контроля (De Oliveira et al., 2004). К антимикробным веществам *B1*, подавляющим рост бактерий, относят антибиотики и бактериоцины. Выделен (Shoji et al., 1976) новый биоцид — водорастворимый антибиотик латероспороамин. Сообщается, что латероспороамин оказывает ингибирующее действие *in vitro* и *in vivo* на широкий спектр грамположительных и грамотрицательных бактерий: *Bacillus subtilis*, *Bacillus anthracis*, *Staphylococcus aureus*, *Streptococcus pneumoniae*, *Streptococcus pyogenes*, *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae*, *Salmonella typhimurium*, *Pseudomonas aeruginosa*. Обнаружено, что штамм *B1*, выделенный из тропической морской воды на побережье Новой Гвинеи, продуцирует противогрибковые вещества, которые также ингибируют бактерии *E. coli*. Тот же морской изолят — RBG-276 — продуцирует различные антибиотики, включая лолоатины, богролы и липопептид таурамамид. У *B1* также найдены циклодекапептид, латероцидин, ингибиторы тромбина, бацитроцины А, В, С, ингибитор аминокислоты М лейгистин и противоопухолевый антибиотик спергуалин (Ruiu, 2013). Антибиотик спергуалин имеет уникальную структуру и излечивает рост грамположительных и грамотрицательных бактерий *in vitro* (Takeuchi, 1984; Umezawa, Takeuchi, 1987). Недавно выделен антибиотик бревибациллин 2V, активный в отношении грам-

положительных бактериальных патогенов, включая устойчивые к антибиотикам *Enterococcus faecium*, *Enterococcus faecalis* и *St. aureus*. Он обладает гораздо более низкой гемолитической активностью, чем известные бревибациллины (Zhao et al., 2021). Это предполагает возможность его использования в качестве лечебного препарата.

Данные об активности *B1* против грибных фитопатогенов представлены в работе (Ruiu, 2013). Результаты ингибирования грибов получены с помощью изолята *B1* ZQ2, выделенного из ризосферы яблони в Китае. Штамм подавляет рост *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Aspergillus fumigatus*, *Alternaria alternata*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Botrytis cinerea*, *Physalospora piricola*. Противогрибковая активность культурального фильтрата с уровнем ингибирования около 80% сохраняется после УФ-облучения, изменения pH или термообработки при 120°C в течение 30 мин. Бациллы *B1*, найденные в образцах ризосферной почвы, известны своими противогрибковыми свойствами, связанными с продукцией противомикробных пептидов. Действие антимикробных пептидов против их мишеней подразумевает взаимодействие с клеточной мембраной, когда образование ионных каналов и трансмембранных пор приводит к разрыву и лизису клетки. Пептиды могут проникать в клетку и нарушать синтез белка, взаимодействуя с ДНК и РНК. Некоторые штаммы *B1* продуцируют хитиназы, которые могут играть важную роль в деградации клеточной

Таблица 2. Биологически активные соединения *Brevibacillus laterosporus*

Активные соединения	Основная активность
Комплементарные токсины ISP1 и ISP2 (Vip1Da1; Vip2Ad1)	Инсектицидная (<i>Coleoptera</i>)
Дополнительные токсины MIS и RAR (Vip1Ba1 и Vip2Ba1)	Инсектицидная (<i>Coleoptera</i>)
Инсектицидные кристаллические белки (PB)	Москитоцидная
Белки спор и CSPB	Инсектицидная (комары, мухи)
Белок с низкой молекулярной массой (2900 Да)	Нематоцидная
Щелочная протеаза BLG4	Нематоцидная
Хитиназы (ChiA1, хитодекстриназа)	Инсектицидная, фунгицидная
Грамицидины S и D	Моллюскоцидная
Разнообразные противомикробные соединения	Антибактериальная, фунгицидная
BL-A60-антимикробный пептид	Антибактериальная, фунгицидная
Латероспорулин	Антибактериальная
Антибиотики и другие лекарственные средства (латероцидин, латероспорамин, тупуселеамиды, базиликамиды, лолоатины, богролы, тарамид, бацитроцины ABC, лейгистин, спергуалин, цефалоспорициназа)	Антибактериальная, фунгицидная
Ферменты (лигнинпероксидаза, лакказа, аминопирин-N-деметилаза, NADH-DCIP-редуктаза и малахитовая зеленая редуктаза)	Обеззараживание, дезинтоксикация, биоремедиация

стенки грибов. Новый изолят *Bl* Lak1210 из почвы в Индии при выращивании на среде, содержащей коллоидный хитин, продуцирует хитиназы. Оценена (Prasanna et al., 2013) активность этих ферментов в отношении фитопатогенного грибка *Fusarium equiseti*.

Благодаря продукции различных метаболитов биоактивность *Bl* имеет широкий диапазон, включающий алыцигидную активность (Кузнецова и др., 2006). Штаммы *Bl* продуцируют, помимо антибиотиков, и другие антимикробные вещества — бактериоцины. В отличие от антибиотиков бактериоцины, хотя и не все, имеют узкий спектр антибактериального действия. Их синтезируют грамположительные и грамотрицательные бактерии. В настоящее время большое внимание уделяется применению природных и генетически модифицированных бактериоцинов.

Бактериоцины — антимикробные пептиды, которые обладают либо узким спектром действия — в отношении родственных видов, либо широким, если речь идет об активности против рода. Бактерии, продуцирующие бактериоцины, невосприимчивы к своим собственным бактериоцинам. Бактериоцины обладают свойствами, которые делают их пригодными для консервирования пищевых продуктов. К этим свойствам относятся: нетоксичность для эукариотов; устойчивость к пищеварительным протеазам и низкому pH;

термоустойчивость; широкий антимикробный спектр против пищевых патогенов; воздействие на цитоплазматическую мембрану бактерий; плазмидная детерминированность признака бактериоциногенности (Rameshkumar et al., 2016). Добавление бактериоцинов в пищевые продукты позволяет бороться с бактериями, вызывающими порчу пищевых продуктов: *Listeria monocytogenes*, *Clostridium botulinum*, *Yersinia enterocolitica*, *St. aureus*, *E. coli*, *Salmonella enterica* subsp. *Enterica* и *Bacillus cereus*. Другое направление использования бактериоцинов — ингибирование бактерий с множественной лекарственной устойчивостью — *S. aureus*, *P. aeruginosa*, *Enterococcus* sp., вызывающих опасные заболевания.

В ряде работ приводится классификация бактериоцинов (Scholl, 2017; Zimina et al., 2020).

Бактериоцины грамотрицательных бактерий делят на 4 основных класса: колицины, колициноподобные, подобные фаговым отросткам — тайлоцины, микроцины.

Бактериоцины, подобные фаговым отросткам (тайлоцины), разделяют на типы R и F. R-тип эволюционно связан с семейством фагов Myoviridae, особенностью представителей которого являются фаговые отростки с чехлом, окружающим стержень и имеющим на конце базальную пластинку для связывания с белками клеточной стенки. F-тип бактериоцинов в форме отростков без чехла характерен

для фагов семейства Siphoviridae. Хорошо изучены подобные фаговым отросткам бактериоцины *P. aeruginosa*.

Бактериоцины грамположительных бактерий разделяют на три класса: I, II, III. Класс I — лантибиотики, представляющие собой пептиды с модифицированными аминокислотами (лантионин, метиллантионин); класс II — небольшие (<10 кДа), относительно термоустойчивые, немодифицированные бактериоцины; класс III — большие термолabile белки. Лантибиотики — это бактериальные полипептиды, в состав которых входят тиоэфирные аминокислоты, лантионин и метиллантионин. Данные вещества имеют широкий антимикробный спектр действия. Механизм биологического действия лантибиотиков связан с нарушением проницаемости бактериальных цитоплазматических мембран.

Штаммы *Bacillus* продуцируют бактериоцины всех трех классов. Представители I класса: субтилин, эрицин А, эрицин S, мерсацидин, пенибациллин, субланцин 168, лихеницидин и субтилозин А. Бактериоцины класса II включают коагулин, продуцируемый *Bacillus coagulans*, лихеноцин, продуцируемый *B. licheniformis* VPS50, и др. Класс III представлен крупными белками, обладающими ферментативной активностью: мегацины, бактериоцины, продуцируемые штаммами *Bacillus megaterium*.

Лантибиотики низин и лактицин широко используются в качестве консервантов мясных и молочных продуктов. Эти бактериоцины также применяются в здравоохранении. Лантибиотик лактицин 3147 проявляет активность против вирулентных штаммов бактерий с множественной лекарственной устойчивостью — стафилококков MRSA и энтерококков, устойчивых к ванкомицину VRE.

Представляют интерес данные по бактериоцинам инсектицидных бацилл *Bt*, которые, возможно, имеют сходство с антибактериальными веществами *Bl*. Инсектицидные бациллы *Bt* занимают ту же экологическую нишу, что и *Bl*, и синтезируют антибактериальные факторы, генетические детерминанты которых способны к переносу в гетерогенные бактерии и имеют плазмидную локализацию. Бациллы *Bt* хорошо известны тем, что синтезируют белки, активные против насекомых. Представители группы *Bt* могут стать источником получения бактериоцинов, обладающих значимой для практических целей активностью. Обнаружен (Favret, Younsten, 1989) пептид, синтезируемый *Bt*, который назван тюрицином. Имеются сведения, что тюрицины ингибируют *L. monocytogenes* (Salazar-Marroquín et al., 2016). Штамм MRSA — метициллин-резистентный *St. aureus* — также оказался чувствительным к тюрицинам. Некоторые бактериоцины *Bt* могут также подавлять грибы. Например, бактериоцин Bn1 и энтомоцин ингибируют рост *Aspergillus niger*. Авторы считают возможным

широкое использование бактериоцинов *Bt*, так как эти бактерии длительно использовались в качестве биоинсектицидов без побочных эффектов.

В настоящее время появились сообщения о бактериоцинах и бактериоциноподобных веществах, вырабатываемых *Bl*. В некоторых случаях антибиотики и бактериоцины рассматриваются вместе. *Bl* SA14, выделенный из пробы воздуха в Таиланде, обнаружил продукцию бактериоцина на восьмой день культивирования. Полученный бактериоцин ингибирует грамположительные бактерии, вызывающие внутрибольничные инфекции. Посредством СЭМ показано, что MRSA разрушается под действием бактериоцина (Somsap, Lertcanawanichakul, 2013). Бактерии, выделенные из силоса и идентифицированные как *Bl*, активны против штаммов грамотрицательных (*Klebsiella pneumoniae* Ni9 и *Ps. aeruginosa* MMA83) и грамположительных (*St. aureus* ATCC 25923 и *L. monocytogenes* ATCC 19111) бактерий с множественной лекарственной устойчивостью. Секвенирование генома этих трех изолятов *Bl* выявило наличие кластеров генов, связанных с продуцированием бревибациллина, грамицидина S, латероспорилина и бактериоцина, подобного лактококцину 972 (Miljkovic et al., 2019). Некоторые штаммы *Bl*, как уже сообщалось, синтезируют спергуалин, который является новым противоопухолевым антибиотиком, и бацитроцины А, В и С (Lertcanawanichakul, Chawawisit, 2020).

Как показывают последние исследования, благодаря антимикробной активности *Bl* может использоваться также как пробиотик. На основе *Bl* производится коммерческий препарат Flora Balance™ в виде капсул, содержащих штамм *Bl* BOD (Hong et al., 2005).

Из представленных данных следует, что благодаря своим антимикробным свойствам вид *Bl* может быть использован в медицине. Он также был предложен для использования в биоремедиации (Ruiu, 2013).

МОСКИТОЦИДНЫЕ СВОЙСТВА *Brevibacillus laterosporus* И АКТИВНОСТЬ ПРОТИВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

О действии *Bl* на насекомых различных отрядов, включая двукрылых, жесткокрылых, чешуекрылых, а также против нематод и моллюсков, сообщается в различных публикациях (Favret, Younsten, 1985; Rivers et al., 1991; Orlova et al., 1998; De Oliveira et al., 2004; Benedict et al., 2007; Ruiu et al., 2012; Ruiu, 2013). Известно, что биоинсектициды обеспечивают целенаправленное действие на насекомых.

Биологический метод борьбы с комарами начался с обнаружения бацилл, активных против двукрылых, — *Bt* var. *israelensis* (Goldberg, Margalit, 1977) и *Bs* (Singer, 1981). Эти два вида бацилл в на-

стоящее время широко известны. Токсическая активность *Bt* var. *israelensis* обусловлена тремя кристаллическими белками Cry4Aa, Cry4Ba, Cry11Aa и цитотоксическим белком Cyt1Aa, гены которых находятся на плазмиде размером 128 т.п.н. (Ben-Dov, 2014). Белки Cry10Aa, Cyt2Ba, Cyt1Ca, P19 и P20 способствуют токсичности *Bt* var. *israelensis* (Palma et al., 2014). Ларвицидная активность токсинов Cry и Cyt обусловлена их способностью связываться с мембранным фосфолипидным слоем и перфорировать мембраны эпителиальных клеток средней кишки (Du et al., 1999; Bravo et al., 2007). Один из недостатков биологических пестицидов на основе *Bt* — их низкая устойчивость к природным факторам, в частности к УФ-излучению. В связи с этим рецептуру биопестицидов изменяют путем добавления различных УФ-защитных средств (Maghsoudi, Jalali, 2017). Используются также биотехнологические подходы, включающие получение трансгенных культур или рекомбинантных бактерий, экспрессирующих токсины *Bt* (Federici et al., 2003). Кристаллические гены *Bt* введены в *E. coli*, *B. subtilis*, *B. megaterium* и *Ps. fluorescens*. Культивирование рекомбинантных псевдомонад используется для получения концентрированных водных составов биопестицидов, состоящих из включений Cry, инкапсулированных в мертвые клетки этих бактерий. Инкапсулированные формы Cry-белков демонстрируют повышенную устойчивость в окружающей среде (Schnepf et al., 1998; Federici et al., 2003). Имеется возможность возникновения у насекомых устойчивости к биопестицидам, так как в некоторых случаях *Bt* var. *israelensis* может сохраняться в окружающей среде в течение длительного времени, повышая вероятность появления резистентных популяций комаров (Goldman et al., 1986). К недостаткам *Bt* следует отнести родство с видами *B. anthracis* и *B. cereus*. Известна способность *B. cereus* вызывать желудочные заболевания и секретировать токсин цереулидин (Agata et al., 1995). Предполагается, что некоторые штаммы *Bt* имеют гены для синтеза этого токсина или что некоторые препараты могут его содержать, так что требуется полногеномное секвенирование используемых штаммов *Bt*. Гены *ces* расположены на мобильном элементе у *B. weihenstephanensis*, что свидетельствует о возможном горизонтальном переносе между видами (Kalfon et al., 1984; Baumann et al., 1991; Mei et al., 2014).

Штаммы *Bs* также проявляют высокую активность против москитов (Park et al., 2010). Штамм *Bs* 2362, активный компонент препарата VectoLex®, вместе с *Bt* var. *israelensis* используется для контроля насекомых во многих регионах мира. Этот москитоцидный штамм продуцирует различные типы токсинов: 1 — бинарный токсин, состоящий из протеинов BinA (42 кДа) и BinB (51 кДа), образующихся при споруляции и ко-кристаллизующихся; 2 — растворимые токсины Mtx1, Mtx2 и

Mtx3, образующиеся на стадии вегетативного роста; 3 — двухкомпонентный кристаллический токсин Cry48Aa1/Cry49Aa1. Токсины *Bs* при связывании с мембранами клеток средней кишки интернализуются и вызывают гибель клеток (Wirth et al., 2007).

Высоко эффективные, но имеющие недостатки бациллы *Bt* var. *israelensis* и *Bs* стали стимулом для поиска альтернативных видов бактериальных биопестицидов. Выделены штаммы *Bl* с инсектицидными свойствами, активные против жесткокрылых, чешуекрылых и комнатных мух. С учетом необходимости использования новых препаратов постоянно расширяется поиск возможных альтернативных биопестицидов, в том числе на основе *Bl*. Недавно изолирован штамм *Bl* с высокой токсичностью против личинок комаров. Этот штамм выделен в ходе поиска бактериальных изолятов, активных против *Aedes albopictus*, распространенного вида-переносчика многих болезней (Barbieri et al., 2021) — малярии, лихорадки денге и лихорадки Зика. Эндемичными для них являются тропические и субтропические регионы. Но изменение климата и интенсивная коммерческая деятельность человека расширяют географическое распространение многих видов комаров, что способствует передаче болезней в новые страны. Так, *Ae. albopictus* распространился из Юго-Восточной Азии по всему миру и вызвал за последнее десятилетие несколько вспышек лихорадки чикунгунья и лихорадки денге в Европе. В связи с опасностью этого вида комаров проведена работа, направленная на выделение новых культивируемых бактериальных штаммов, обладающих инсектицидной активностью в отношении личинок *Ae. albopictus*. В процессе этой работы такой штамм изолирован. Новый изолят может рассматриваться как кандидат для разработки новых составов биоконтроля, отдельно или в сочетании с *Bt* var. *israelensis* и *Bs*. Также получены данные о применении *Bl* против комнатных мух, развивающихся в навозе (Ruiu et al., 2014). Пероральное введение энтомопатогенных бактерий *Bl* птицам обеспечивает гомогенное включение их активных ингредиентов в среду для размножения мух. Фекалии обработанных *Bl* бройлеров или кур проявляют токсичность в отношении взрослых мух и их личинок. Действие на мух заключается в значительном увеличении времени развития личинок, в снижении веса куколок, плодовитости и долголетия взрослых особей. Показано, что патогенность связана с CSPB, которое состоит из четырех основных белков: CspbA, CspbB, CHRД и ExsC. Поглощение домашними мухами лизатов рекомбинантных штаммов *E. coli*, экспрессирующих гены этих белков, приводит к гибели мух. Это характеризует CspbA, CspbB, CHRД и ExsC в качестве инсектицидных токсинов. Перенос токсинов, локализованных на поверхности споры и прочно прикрепленных к жизнеспособным спорам, рассматривается

как преимущество *Bt*, по сравнению с другими бактериями, поскольку, например, полное инсектицидное действие *Bt* зависит от случайного совместного проглатывания спор и свободных кристаллов токсина (Ruiu et al., 2014).

В экспериментах с использованием разных штаммов *Bt* и с разными видами жесткокрылых обнаружено, что некоторые штаммы токсичны для личинок жесткокрылых видов. Один из изолятов *Bt* токсичен против *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae). Установлено, что *Bt* является средством биологической борьбы с нематодами. Показана роль внеклеточных протеаз, продуцируемых штаммом *Bt* G4, в активности против нематод, разрушающих их внешнюю протеиновую кутикулу (Tian et al., 2007). В обзоре (Ruiu et al., 2007) приводятся данные о моллюскоцидной активности *Bt*, зарегистрированной против водной улитки *Biomphalaria glabrata* (Say) — переносчика паразитов плоских червей из рода *Schistosoma*, этиологических агентов шистосомоза (тропической болезни). В целевой диапазон *Bt* входит также мидия *Dreissena polymorpha* (Pallas) — инвазивный вид двустворчатых моллюсков, оказывающий негативное воздействие на водные экосистемы. Таким образом, *Bt* с широким спектром биологически активных соединений может быть использован для борьбы против насекомых-вредителей и переносчиков инфекционных заболеваний, патогенных микроорганизмов (бактерий, грибов), простейших, нематод, моллюсков. Важное свойство *Bt* — отсутствие патогенности по отношению к нецелевым объектам.

КРИСТАЛЛИЧЕСКИЕ ВКЛЮЧЕНИЯ, ОБРАЗУЕМЫЕ БАЦИЛЛАМИ

Кристаллические включения обнаружены у ряда бацилл. Активность *Bt* и *Bs*, энтомопатогенных бактерий, обусловлена главным образом инсектицидными кристаллами, образующимися во время споруляции. Инсектицидные кристаллы *Bt* и *Bs* хорошо изучены (Смирнова и др., 1984; Baumann et al., 1991; Schnepf et al., 1998).

Наряду с известными инсектицидными кристаллами, белки S-слоя образуют новую группу параспоральных включений *Bt*. Показано, что S-слой состоит из двумерной решетчатой структуры и является самым внешним компонентом многих бактерий. Обнаружено, что параспоральное включение штамма *Bt* CTC представляет собой не типичный кристаллический белок, кодируемый геном *cry*, а белковое включение, кодируемое геном S-слоя. Кроме того, CTC-подобные штаммы (с их параспоральными включениями, кодируемыми геном S-слоя) широко распространены и составляют 25.4% штаммов *Bt*. Эти штаммы составляют новую группу *Bt*, параспоральные включения которых кодируются геном S-слоя (Guo et al., 2008).

Существуют и другие менее известные энтомопатогенные бактерии, которые также образуют кристаллические белковые включения, обладающие инсектицидным действием. Например, *Paenibacillus popilliae* образует параспоральные кристаллы, токсичные для личинок скарабеев (Bulla et al., 1978). Инсектицидный и кристаллоносный штамм *Bacillus pumilus* 15.1 вызывает гибель личинок средиземноморской мухи *Ceratitis capitata* (Garcia-Ramon et al., 2016). Электронно-микроскопически было показано, что этот штамм образует кристаллы, сходные с *Bt*. Для спорующих клеток характерна гиперпродукция белка с молекулярной массой 45 кДа, количество которого достигает максимума через 72 ч культивирования. Кристаллы состоят из белка, который идентифицирован как оксалацетатдекарбоксилаза. Кристаллы самопроизвольно растворяются при хранении в низких температурах, а образующийся белок устойчив к обработке трипсином. Нерастворимые кристаллы, продуцируемые *B. pumilus* 15.1, не показывают значительной токсичности против личинок *C. capitata*, но после солюбилизации наблюдается усиление токсичности. Установлено (Garcia-Ramon et al., 2016), что по своей природе кристаллы *B. pumilus* являются оксалацетатдекарбоксилазой; это стало первым сообщением о естественной продукции параспоральных включений как фермента. Традиционно *B. pumilus* не относили к инсектицидным видам бацилл. Обнаруженная активность против *C. capitata* позволяет рассматривать *B. pumilus* как новый энтомопатоген. Ценная особенность *B. pumilus* — его устойчивость к УФ-облучению.

У неинсектицидных бацилл *B. subtilis* также были найдены кристаллические включения (Rubikas et al., 1987). При электронной микроскопии ультратонких срезов *B. subtilis* обнаружены белковые кристаллические включения в неспорулирующих клетках. Белок, образующий кристаллы, имеет молекулярную массу 47 кДа. По антигенной характеристике и аминокислотному составу кристаллообразующий белок сходен с белком споровой оболочки.

Кристаллические включения найдены у спорующих клеток *Bacillus licheniformis* ATCC 9945a при электронной микроскопии ультратонких срезов. Кристаллы располагаются рядом со спорой и превышают ее по размерам. Они сходны по морфологии с кристаллами *Bt*. Но у них не обнаружена биологическая активность (Yan et al., 2007).

СВОЙСТВА НОВЫХ КРИСТАЛЛОНОСНЫХ ШТАММОВ *Brevibacillus laterosporus*

Изучены кристаллоносные штаммы *Bt* 16-92 и LAT 006. Штамм *Bt* 16-92 выделен нами. Штамм LAT 006 получен из Института Пастера. Ранее кристаллоносные штаммы *Bt* не были известны.

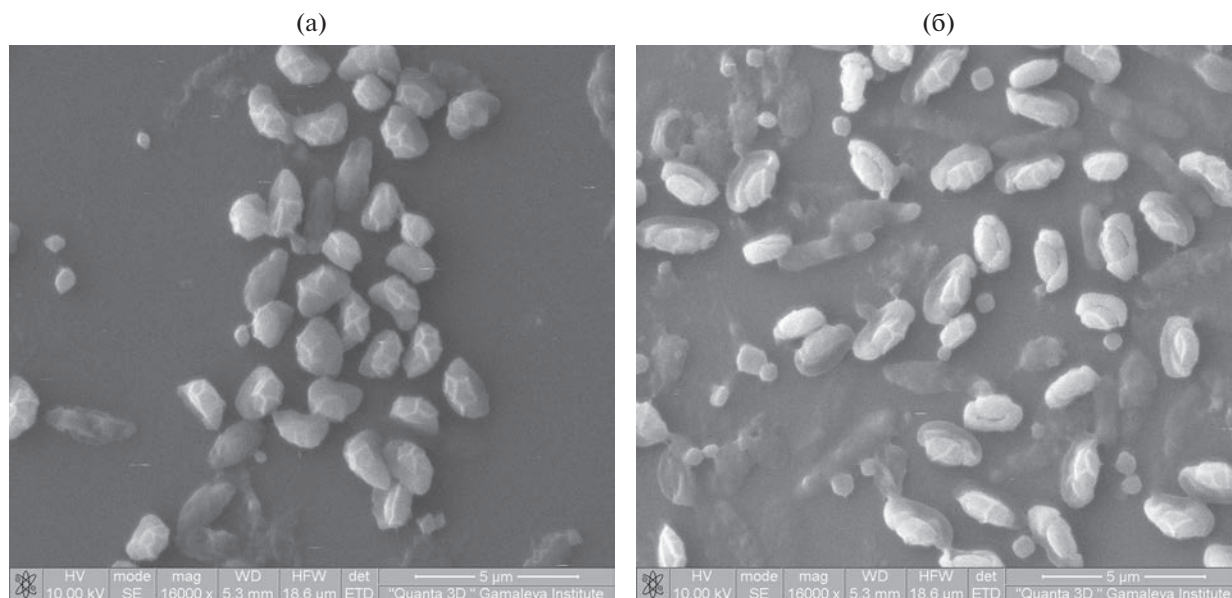


Рис. 1. Сканирующая электронная микроскопия — СЭМ: (а) — споры и кристаллы штамма *B/16-92*; метка 5 мкм; (б) — споры и кристаллы штамма *LAT 006*; метка 5 мкм.

Кристаллы *B/* сходны по морфологии и инсектицидной активности с *Bt*, хотя и образуются другой группой бацилл. Это свидетельствует о еще не изученном потенциале бацилл, который может быть использован в биотехнологии. Опубликованы результаты изучения этих штаммов *B/* (Зубашева и др., 2017, 2020; Smirnova et al., 1996; Orlova et al., 1998; Zubasheva et al., 2010, 2011). Ниже представлены данные о кристаллоносных штаммах *B/*, демонстрирующие их особенности.

Уникальное свойство *B/*, как уже упоминалось, — канозвидное включение, прикрепленное к споры. При фазово-контрастной микроскопии включение визуализируется как темное каноз, связанное с оптически прозрачной овальной спорой. На препаратах, обработанных амидошварцем (Smirnoff, 1962), каноз окрашивается, как и белковые кристаллы *Bt*, что позволяет предположить его белковую природу. Кристаллы *B/*, обнаруженные нами при световой микроскопии споро-кристаллической суспензии, также окрашиваются амидошварцем. Проведено изучение *B/16-92* и *LAT 006* методами СЭМ и ТЭМ. Кристаллы и споры хорошо видны при использовании СЭМ (рис. 1). На рис. 1а представлены споры и ромбические кристаллы штамма *B/16-92*, а на рис. 1б — споры и прямоугольные кристаллы штамма *LAT 006*.

Методом ТЭМ с помощью негативного контрастирования также наблюдают споры и кристаллы, форма которых соответствует видимой при исследовании методом СЭМ (рис. 2а–в). На ультратонких срезах видны кристаллы в виде ромба у штамма *B/16-92* и квадратные или в виде пластинок — у *LAT 006*, в зависимости от плоскости сре-

за (рис. 2г–е). Кристаллы появляются в клетках после деления и локализуются рядом со спорой. Освобождаются отдельно от споры при лизисе спорангия. У штамма *B/16-92* наблюдаются двойные кристаллы, окруженные общей оболочкой, имеющей сетчатую структуру (рис. 2ж). У кристаллов *Bt* также наблюдается поверхностная сетка (Fitz-James et al., 1984). Сдвоенные кристаллы *B/* имеют одинаковую плотность и на срезах не обнаруживают исчерченности. Этим они отличаются от кристаллов *Bt var. israelensis*, также окруженных оболочкой. Показано, что включения штамма *Bt var. israelensis*, активного против двукрылых, состоят из различных сегментов: осмиофобного — слегка окрашенного кристаллизованного в виде решетки с периодом 4.3 нм и осмиофильного — окрашенного сегмента с кристаллической решеткой с периодом 7.8 нм (Insell, Fitz-James, 1985).

Москитоцидное действие кристаллоносных штаммов *B/* показано в опытах по биотестированию. Установлено, что эти штаммы обладают токсичностью в отношении личинок комаров *Aedes aegypti*, *Anopheles stephensi*, *Culex pipiens*. Ларвицидная активность *B/* связана со спорами и кристаллическими включениями. Кристаллы монокомпонентные, содержат белок с молекулярной массой 68 или 130 кДа. Очищенные белковые кристаллы проявляют различную ларвицидную активность в отношении личинок комаров *A. stephensi* и *A. aegypti*. Очищенные кристаллы штамма 615 (получен из штамма *LAT 006*) — высокотоксичны для *Aedes aegypti* и *Anopheles stephensi* (Orlova et al., 1998; Zubasheva et al., 2010). Биоинкапсуляция спор и кристаллов кристаллообразующего штамма *B/LAT 006* с

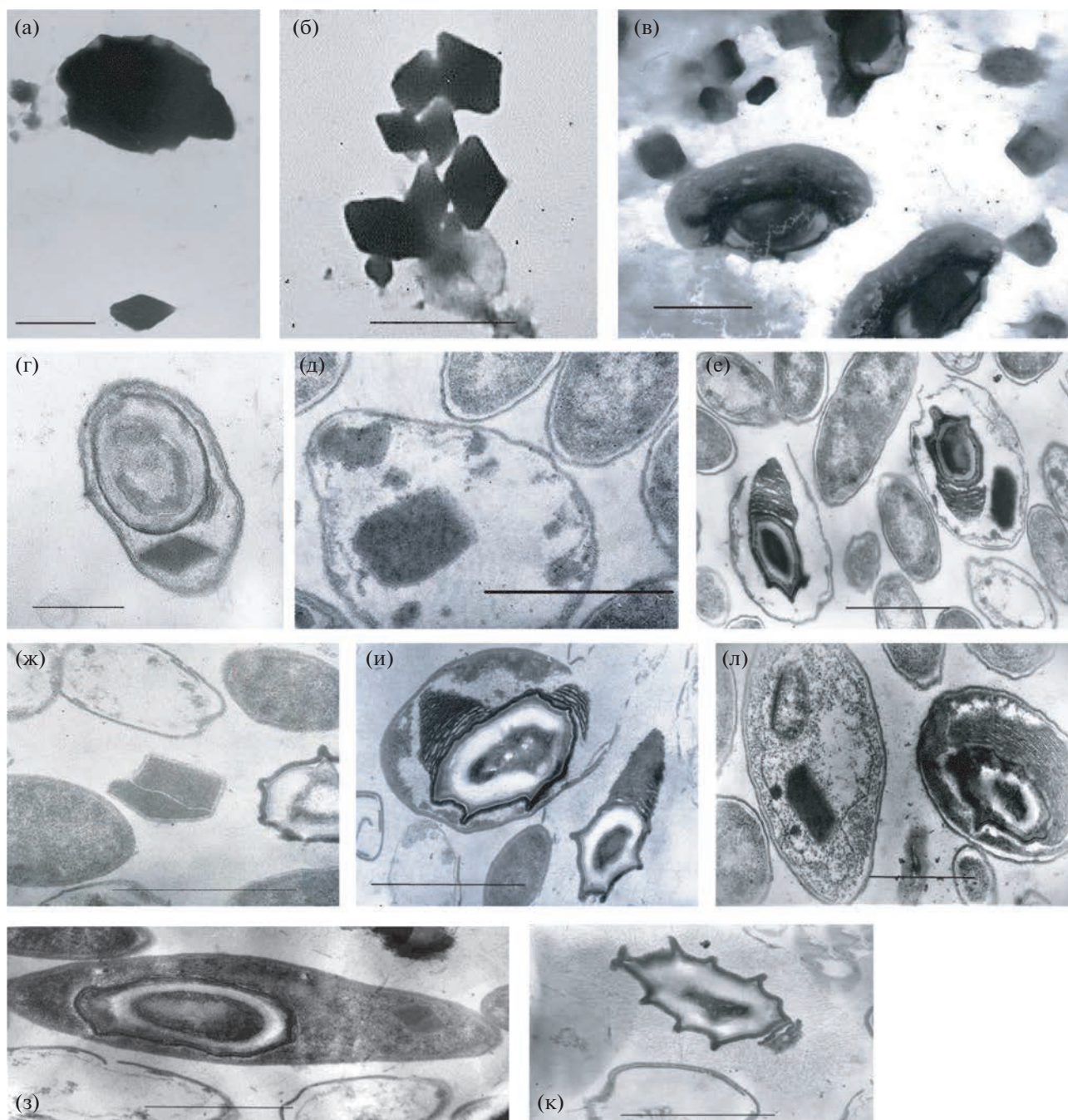


Рис. 2. Трансмиссионная электронная микроскопия – ТЭМ: (а) – кристалл и спора штамма *Bl* 16-92; негативное контрастирование; метка 1 мкм; (б) – кристаллы штамма *Bl* 16-92; негативное контрастирование; метка 1 мкм; (в) – кристалл и споры штамма LAT 006; негативное контрастирование; метка 1 мкм; (г) – спора и кристалл штамма *Bl* 16-92; ультратонкий срез; метка 1 мкм; (д) – кристалл штамма LAT 006; ультратонкий срез; метка 1 мкм; (е) – кристалл и споры штамма *Bl* 16-92; ультратонкий срез; метка 1 мкм; (ж) – двойной кристалл штамма *Bl* 16-92; ультратонкий срез; метка 1 мкм; (з) – спора и кристалл штамма *Bl* 16-92 в раздувающемся спорангии на фоне лизированных клеток; ультратонкий срез; метка 1 мкм; (и) – лизис спорангия вокруг споры штамма *Bl* 16-92; ультратонкий срез; метка 1 мкм; (к) – волокнистая капсула споры штамма *Bl* 16-92; ультратонкий срез; метка 1 мкм; (л) – кристалл и спора штамма LAT 006; ультратонкий срез; метка 1 мкм.

использованием простейших *Tetrahymena pyriformis* и *Entamoeba moshkovsky* приводит к повышению ларвицидной активности инкапсулированных бактерий (Zubasheva et al., 2011). Кристаллообра-

зование у *Bl* сопряжено со споруляцией (Смирнова, Азизбеян, 2002). Цитологические особенности *Bl* ранее не изучены, за исключением каноевидного включения. Основные фазы жизненного цикла

спорообразующих бактерий: вегетативный рост, спорообразование, созревание спор, прорастание. При споруляции образуются зрелые метаболически инертные споры, которые остаются длительное время в состоянии покоя.

Споры разных видов бацилл имеют в основном общий план строения (Leggett et al., 2012). Однако разные группы бацилл характеризуются своими особенностями структуры. Общими для спор являются споровая оболочка, наружная мембрана, кортекс, внутренняя мембрана, сердцевина.

Зрелые споры *Bt* имеют типичную структуру, видимую на срезах: споровую оболочку, кортекс, сердцевину, но лишены экзоспориума, имеющегося у *B. cereus-thuringiensis-anthraxis*. У *Bt* после поглощения проспоры материнской клеткой вокруг нее формируются новые структуры, характерные для зрелой споры. При этом происходит раздувание спорангия (рис. 2ж). Одновременно с созреванием споры происходит лизис цитоплазмы спорангия вокруг споры (рис. 2з). Цитоплазма заполняется нитевидными волокнами.

У *Bs* при спорообразовании наружную споровую оболочку окружает светлый ореол, заполненный фибриллярным материалом, вместо гранулярной цитоплазмы материнской клетки. Фибриллы прикрепляются к споровой оболочке, и спора окружается пушистой массой фибрилл. Эти фибриллы, предположительно, являются субъединицами оболочки, не включенными в процесс самосборки этой структуры (Holt et al., 1975).

У *Bt* избыточный споровый материал остается первоначально свободным, но впоследствии концентрируется около споры, образуя фибриллярную капсулу (рис. 2и). Эти фибриллы сходны с прикрепительными волокнами бацилл *Arthromitus*, кишечными симбионтами насекомых. *Arthromitus* прикрепляются волокнами к кишечному эпителию, растут нитевидно и образуют споры на своих дистальных концах. На тонких срезах *Arthromitus* из кишечника видно, что эндоспоры образуют прикрепительные волокна и сохраняют их при высвобождении из родительской клетки. Они обнаружены у новых изолятов *Arthromitus* из пищеварительного тракта клопов *Porcellio scaber*, тараканов *Gromphodorrhina portentosa*, *Blaberus giganteus* и термитов *Cryptotermes brevis*, *Kaloterme flavicollis* (Margulis et al., 1998). Возможно, что фибриллярная капсула спор *Bt* также выполняет прикрепительную функцию. На рис. 2и представлена спора с фибриллярной капсулой. Каноэ появляется позже кристаллов в виде электронно-плотного ободка с одной стороны проспоры одновременно со споровой оболочкой. Электронно-плотный ободок контактирует с плотно прилегающим к нему более светлым слоем. В дальнейшем число параллельно уложенных электронно-плотных и электронно-прозрачных слоев каноэ умно-

жается. При этом они остаются связанными со споровой оболочкой. Во время прорастания споровая оболочка остается объединенной с каноэ.

Поверхность спор различных видов бацилл изучена посредством СЭМ и ТЭМ методами реплик, негативного контрастирования, ультратонких срезов. С помощью реплик исследована поверхность спор *B. subtilis*, *B. licheniformis*, *B. circulans*, *B. polymyxa*, *B. brevis*, *B. sphaericus* (Bradley, Williams, 1957). С помощью СЭМ наблюдались гладкие споры у *B. subtilis* и слегка морщинистые из-за присутствия экзоспориума у *B. cereus-thuringiensis-anthraxis*. С помощью СЭМ у *B. polymyxa* показано наличие ребристой поверхности спор. Характерные ребра или гребни идут параллельно длинной оси споры. Методом ТЭМ на поперечных срезах эти гребни выявлены как выступы споровой оболочки числом от 6 до 9 (Murphy, Campbell, 1969). Аналогичные гребни обнаружены у *B. fastidious* и других бацилл (Leadbetter, Holt, 1968). Образование гребней размером от 30 до 60 нм, идущих вдоль всей поверхности спор, а также ряда более коротких (5–15 нм) обнаружено у спор *B. atrophaeus* (Sella et al., 2014). Изменение размера спор зарегистрировано с помощью оптической микроскопии для спор *Bt* в ответ на изменения относительной влажности (Westphal et al., 2003). Гребни появляются при уменьшении объема спор во время обезвоживания при созревании и исчезают, когда споры набухают во время прорастания и гидратации (Chada et al., 2003; Sella et al., 2014). Гребни обеспечивают достаточную гибкость оболочки, чтобы приспособиться к изменениям объема (Plomp et al., 2005). Не все споры имеют избыточные размеры оболочки, которые позволяют вмещать увеличенную при прорастании спору (Driks, 2003; Westphal et al., 2003). В формировании гребней участвуют белки споровой оболочки CotA и CotB. Открытие того, что размеры спор в естественных условиях меняются, позволяет предположить, что гибкость оболочки, вероятно, широко распространена среди спорообразующих бактерий (Sahin et al., 2012). Некоторые мутации, влияющие на сборку оболочки и прорастание, могут быть результатом неспособности сердцевины полностью гидратироваться из-за того, что оболочка мутантов не может приспособливаться к изменениям объема спор.

С помощью СЭМ мы провели сравнительное исследование поверхности спор штаммов *Bt* 16-92 и LAT 006. На рис. 1а, 1б представлены изображения спор штаммов *Bt* 16-92 и LAT 006 со складчатой поверхностью. Собственно спора погружена в каноэ. Оболочка штамма *Bt* 16-92 имеет глубокие складки, напоминающие гребни *B. polymyxa*. Складчатая поверхность спор штаммов *Bt* 16-92 и LAT 006 аналогична поверхности спор штамма *Bt* NRS590, активного против мух (De Andrade Pereira et al., 2022). У штамма LAT 006 гребни ме-

нее выражены. На продольных и поперечных срезах гребни зрелых спор *Bt* выглядят как выступы оболочки. Гребни спор *Bt* появляются в процессе обезвоживания при созревании споры, когда она сжимается. Они сглаживаются при прорастании и увеличении объема споры в процессе поглощения воды, что показано на срезах. Это подтверждает гибкость оболочки, реагирующей на переход споры от дегидратированного состояния к обводненному. При прорастании оболочка разрывается, и вегетативная клетка выходит из каное, как мы наблюдали ранее с помощью ТЭМ (Григорьева и др., 2003). На рис. 16 видно каное, сохранившее свою форму, но без собственно споры, которая, превратившись в вегетативную клетку, из него вышла.

Важное свойство *Bt* — антагонистическая активность в отношении макроорганизмов и микроорганизмов, которая подробно обсуждалась в данном обзоре. С использованием штамма *Bt* получен антибиотик латероцидин (Азизбекян и др., 2002). Антибактериальной активности кристаллоносного штамма *Bt* 16-92 посвящена специальная работа, показавшая, что этот штамм подавляет рост грамположительных спорообразующих и грамотрицательных бактерий (Орлова и др., 1995). Изучение ингибирующего фактора штамма *Bt* 16-92 показывает, что он является бактериоцином, который назван нами латероцином. Электронная микроскопия культуральной жидкости штамма *Bt* 16-92 показывает наличие структур, подобных фаговым отросткам, что позволяет отнести их к тайлоцинам. Выявлены чехлы фаговых отростков, растянутые и сокращенные отростки, фаговые головки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В обзоре суммированы данные по *Brevibacillus laterosporus* — мало изученному, но перспективному виду бацилл. *Brevibacillus laterosporus* обладает способностью к продукции инсектицидов, антибиотиков, бактериоцинов, а также антагонистической активностью в отношении насекомых, микроорганизмов, ряда беспозвоночных. Особенно важной является mosquitoцидная активность *Bt*. В настоящее время для производства препаратов против насекомых отряда двукрылых используются энтомопатогенные бациллы *Bt* и *Bs*. Однако они имеют ряд недостатков. Обнаружение штаммов *Bt* с кристаллами, токсичными для комаров, делает их перспективными для производства инсектицидов, отличных от полученных на основе *Bt* и *Bs*.

Особенность *Bt* — наличие каноевидного включения, прикрепленного к споре. Это включение связано со споровой оболочкой. В каное сосредоточены инсектицидные факторы (Marche et al., 2017). Поглощение насекомыми одновременно спор и токсинов, локализованных на поверхности споры в каное, рассматривается как преимущество

Bt, по сравнению с *Bt*, так как полное инсектицидное действие *Bt* зависит от случайного совместного проглатывания спор и свободных кристаллов токсина (Ruiu et al., 2014). Споры *Bt*, обеспечивающие свойства вида, несут на себе и инсектицид. У кристаллоносных штаммов *Bt* их инсектицидный эффект за счет каное усиливается благодаря кристаллам, подобным *Bt*. *Bt* обладают также активностью против микроорганизмов. Показано антибактериальное действие *Bt* в отношении лекарственно-устойчивых бактерий. *Bt* подавляет рост как спорообразующих, так и грамотрицательных бактерий. Изучение ингибирующих факторов показывает, что в их состав входит бактериоцин, названный нами латероцином. Установлено также, что *Bt* подавляет рост различных фитопатогенных грибов и воздействует на синезеленые водоросли. Эти свойства делают *Bt* ценным источником бактерицидных препаратов. Высокий биоцидный эффект (антибактериальный, фунгицидный, цианолитический) позволяет использовать эти штаммы в качестве продуцентов препаратов с множественной биологической активностью. С использованием штамма *Bt* получен антибиотик латероцидин (Азизбекян и др., 2002). Штамм *Bt* нашел применение как фунгицид для защиты картофеля от фитопатогенов (Азизбекян и др., 2003). Антагонистические свойства *Bt* позволили использовать его в качестве пробиотика. На основе *Bt* производится коммерческий препарат Flora-Balance, BOD (NOW Foods, USA) (Hong et al., 2005).

Таким образом, бациллы *Bt* с их широким спектром биологической активности могут использоваться в качестве средства биологической борьбы с различными вредителями. Одно из важнейших свойств *Bt* — отсутствие патогенности по отношению к нецелевым объектам. Применению *Bt* в различных областях биотехнологии препятствует недостаточная изученность и трудность работы с бактериальными препаратами, по сравнению с химическими.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТРАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азизбекян Р.Р., Овчинникова Т.В., Шамшина Т.Н. и др. Циклодекапептидный антибиотик широкого спектра антагонистического действия латероци-

- дин, штамм бактерий *Brevibacillus laterosporus*, обладающий широким спектром антагонистического действия, — продуцент антибиотика латероцидина. Патент на изобретение RU 2229520. 05.11.2002.
- Азизбекян Р.Р., Смирнова Т.А., Николаенко М.А. и др. Штамм бактерий *Brevibacillus laterosporus*, обладающий широким спектром фунгицидного действия, и биологический препарат для защиты клубней картофеля от грибных заболеваний в период хранения на основе биомассы этого штамма. Патент на изобретение RU 2242125. 12.03.2003.
- Григорьева Т.М., Смирнова Т.А., Николаенко М.А., Азизбекян Р.Р. Факторы прорастания спор штамма *Brevibacillus laterosporus* // Биотехнология. 2003. Т. 6. С. 30–37.
- Зубашева М., Сагитова А., Смирнов Ю. и др. Ультратруктурный анализ *Brevibacillus laterosporus* методами электронной и атомно-силовой микроскопии // Наноиндустрия. 2017. Т. 72 (2). С. 74–78.
- Зубашева М.В., Смирнов Ю.А., Смирнова Т.А. и др. Наноструктура белковых кристаллов бактерий *Brevibacillus laterosporus* // Наноиндустрия. 2020. Т. 13 (2). С. 126–131.
- Кузнецова Н.И., Григорьева Т.М., Николаенко М.А. и др. Альгицидная активность штамма *Brevibacillus laterosporus* // Биотехнология. 2006. Т. 4. С. 45–49.
- Орлова М.В., Смирнова Т.А., Шамшина Т.Н. и др. Антибактериальная активность *Bacillus laterosporus* // Биотехнология. 1995. № 1–2. С. 22–26.
- Смирнова Т.А., Азизбекян Р.Р. Спорообразование и кристаллообразование у *Brevibacillus laterosporus* // Биотехнология. 2002. Т. 5. С. 8–13.
- Смирнова Т.А., Михайлов А.М., Тюрин В.С., Азизбекян Р.Р. Ультратруктура спор и кристаллов бактерии различных серотипов *Bac. thuringiensis* // Микробиология. 1984. Т. 53 (3). С. 455–462.
- Agata N., Ohta M., Mori M., Isobe M. A novel dodecadeptide, cereulide, is an emetic toxin of *Bacillus cereus* // FEMS Microbiol. Lett. 1995. V. 129. P. 17–20.
- Barbieri G., Ferrari C., Mamberti S. et al. Identification of a novel *Brevibacillus laterosporus* strain with insecticidal activity against *Aedes albopictus* Larvae // Front. Microbiol. 2021. V. 12. P. 624014. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.624014>
- Baumann P., Clark M.A., Baumann L., Broadwell A.H. *Bacillus sphaericus* as a mosquito pathogen: properties of the organism and its toxins // Microbiol. Rev. 1991. V. 55 (3). P. 425–436.
- Benedict M.Q., Levine R.S., Hawley W.A., Lounibos L.P. Spread of the tiger: global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus* // Vect. Borne Zoon. Dis. 2007. V. 7. P. 76–85.
- Ben-Dov E. *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* and its dipteran-specific toxins // Toxins (Basel). 2014. V. 6. P. 1222–1243.
- Bradley D.E., Williams D.J. An electron microscope study of the spores of some species of the genus *Bacillus* using carbon replicas // J. Gen. Microbiol. 1957. V. 17. P. 75–79.
- Bravo A., Gill S.S., Soberón M. Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control // Toxicon. 2007. V. 49 (4). P. 423–435.
- Bulla L.A., Costilow R.N. Jr., Sharpe E.S. Biology of *Bacillus popilliae* // Adv. Appl. Microbiol. 1978. V. 23. P. 1–18.
- Chada V.G.R., Sanstad E.A., Wang R., Driks A. Morphogenesis of *Bacillus* spore surfaces // J. Bacteriol. 2003. V. 185 (21). P. 6255–6261.
- Claus D., Berkeley R.C.W. Genus *Bacillus* Cohn. 1872 // Bergey's Manual of systematic bacteriology. V. 2 / Eds P.H.A. Sneath, N.S. Mair, M.E. Sharpe, J.G. Holt. Baltimore: Will. Wilk. Co., 1986. P. 1105–1139.
- De Andrade Pereira L., De Carvalho Queiroz M.M., Côrte-Real Faria S., Zahner V. Ultrastructural and pathogenicity of *Brevibacillus laterosporus* against synanthropic muscoid dipterans // Microsc. Res. Tech. 2022. V. 85 (1). P. 149–155. <https://doi.org/10.1002/jemt.23891>
- De Oliveira E.J., Rabinovitch L., Monnerat R.G. et al. Molecular characterization of *Brevibacillus laterosporus* and its potential use in biological control // Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70. P. 6657–6664.
- Driks A. The dynamic spore // PNAS USA. 2003. V. 100 (6). P. 3007–3009.
- Du J., Knowles B.H., Li J., Ellar D.J. Biochemical characterization of *Bacillus thuringiensis* cytolytic toxins in association with a phospholipid's bilayer // Biochem. J. 1999. V. 338. P. 185–193.
- Favret M.E., Yousten A.A. Insecticidal activity of *Bacillus laterosporus* // J. Invertebr. Pathol. 1985. V. 45. P. 195–203.
- Favret M.E., Yousten A.A. Thuricin: the bacteriocin produced by *Bacillus thuringiensis* // J. Invertebr. Pathol. 1989. V. 53. P. 206–216.
- Federici B.A., Park H.-W., Bideshi D.K. et al. Recombinant bacteria for mosquito control // J. Exp. Biol. 2003. V. 206. P. 3877–3885.
- Fitz-James P.C., Young I.E. Morphological and chemical studies of the spores and parasporal bodies of *Bacillus laterosporus* // J. Biophys. Biochem. Cytol. 1958. V. 4 (5). P. 639–649.
- Fitz-James P.C., Gillespie J.B., Loewy D. A surface net on parasporal inclusions of *Bacillus thuringiensis* // J. Invertebr. Pathol. 1984. V. 43 (1). P. 47–58.
- Garcia-Ramon D.C., Molina C.A., Osuna A., Vilchez S. An in-depth characterization of the entomopathogenic strain *Bacillus pumilus* 15.1 reveals that it produces inclusion bodies similar to the parasporal crystals of *Bacillus thuringiensis* // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2016. V. 100 (8). P. 3637–3654. <https://doi.org/10.1007/s00253-015-7259>
- Goldberg L., Margalit J. A bacterial spore demonstrating rapid larvicidal activity against *Anopheles sergentii*, *Uranotaenia unguiculata*, *Culex univittatus*, *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* // Mosq. News. 1977. V. 37. P. 355–358.
- Goldman I.F., Arnold J., Carlton B.C. Selection for resistance to *Bacillus thuringiensis* subspecies *israelensis* in field and laboratory populations of the mosquito *Aedes aegypti* // J. Invertebr. Pathol. 1986. V. 47. P. 317–324.
- Guo G., Zhang L., Zhou Z. et al. A new group of parasporal inclusions encoded by the S-layer gene of *Bacillus thuringiensis* // FEMS Microbiol. Lett. 2008. V. 282 (1). P. 1–7.
- Hannay C.L. The parasporal body of *Bacillus laterosporus* Laubach // J. Biophys. Biochem. Cytol. 1957. V. 3. P. 1001–1010.

- Holt S.C., Gauthier J.J., Tipper D.J. Ultrastructural studies of sporulation in *Bacillus sphaericus* // J. Bacteriol. 1975. V. 122 (3). P. 1322–1338.
- Hong H.A., Duc L.H., Cutting S.M. The use of bacterial spore formers as probiotics // FEMS Microbiol. Rev. 2005. V. 29 (4). P. 813–835.
- Insell J.P., Fitz-James P.C. Composition and toxicity of the inclusion of *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* // Appl. Environ. Microbiol. 1985. V. 50 (1). P. 56–62. <https://doi.org/10.1128/aem.50.1.56-62.1985>
- Kalfon A., Charles J.F., Bourgouin C., De Barjac H. Sporulation of *Bacillus sphaericus* 2297: an electron microscope study of crystal-like inclusion biogenesis and toxicity to mosquito larvae // J. Gen. Microbiol. 1984. V. 130. P. 893–900.
- Laubach A.C. Spore-bearing bacteria in water // J. Bacteriol. 1916. V. 1. P. 505–512.
- Leadbetter E.R., Holt S.C. The fine structure of *Bacillus fastidious* // J. Gen. Microbiol. 1968. V. 52. P. 299–307.
- Leggett M.J., McDonnell G., Denyer S.P. et al. Bacterial spore structures and their protective role in biocide resistance // J. Appl. Microbiol. 2012. V. 113. P. 485–498.
- Lertcanawanichakul M., Chawawisit K. Bacteriocin-like protein produced *Brevibacillus laterosporus* that can inhibit the growth of drug resistant bacteria // Int. J. Pharm. Sci. Dev. Res. 2020. V. 6 (1). P. 012–015.
- Li Y., Jiao Y., Shi J. et al. BLB8, an antiviral protein from *Brevibacillus laterosporus* strain B8, inhibits Tobacco mosaic virus infection by triggering immune response in tobacco // Pest Manag. Sci. 2021. V. 77 (10). P. 4383–4392. <https://doi.org/10.1002/ps.6472>
- Maghsoudi S., Jalali E. Noble UV protective agent for *Bacillus thuringiensis* based on a combination of graphene oxide and olive oil // Sci. Rep. 2017. V. 7. P. 11019. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11080-9>
- Marche M.G., Mura M.E., Falchi G., Rui L. Spore surface proteins of *Brevibacillus laterosporus* are involved in insect pathogenesis // Sci. Rep. 2017. V. 7. P. 43805. <https://doi.org/10.1038/srep43805>
- Margulis L., Jorgensen J.Z., Dolan S. et al. The arthromitus stage of *Bacillus cereus*: intestinal symbionts of animals // PNAS USA. 1998. V. 95 (3). P. 1236–1241.
- McCray A.H. Spore-forming bacteria in the apiary // J. Agric. Res. 1917. V. 8. P. 399–420.
- Mei X., Xu K., Yang L. et al. The genetic diversity of cereulide biosynthesis gene cluster indicates a composite transposon Tncs in emetic *Bacillus weihenstephanensis* // BMC Microbiol. 2014. V. 14. P. 2–11.
- Miljkovic M., Jovanovic S., O'Connor P.M. et al. *Brevibacillus laterosporus* strains BGSP7, BGSP9 and BGSP11 isolated from silage produce broad spectrum multi-antimicrobials // PLoS One. 2019. V. 14 (5). P. e0216773.
- Montaldi F.A., Roth I.L. Parasporal bodies of *Bacillus laterosporus* Sporangia // J. Bacteriol. 1990. V. 172 (4). P. 2168–2171.
- Murphy J.A., Campbell L.L. Surface features of *Bacillus polymyxa* spores as revealed by scanning electron microscopy // J. Bacteriol. 1969. V. 98 (2). P. 737–743.
- Orlova M.V., Smirnova T.A., Ganushkina L.A. et al. Insecticidal activity of *Bacillus laterosporus* // Appl. Environ. Microbiol. 1998. V. 64 (7). P. 2723–2725.
- Palma L., Muñoz D., Berry C. et al. *Bacillus thuringiensis* toxins: an overview of their biocidal activity // Toxins (Basel). 2014. V. 6. P. 3296–3325.
- Park H.-W., Bideshi D.K., Federici B.A. Properties and applied use of the mosquitocidal bacterium, *Bacillus sphaericus* // J. Asia Pac. Entomol. 2010. V. 13 (3). P. 159–168.
- Plomp M., Leighton T.J., Wheeler K.E., Malkin A.J. The high-resolution architecture and structural dynamics of *Bacillus* spores // Biophys. J. 2005. V. 88 (1). P. 603–608.
- Prasanna L., Eijsink V.G.H., Meadow R., Gåseidnes S. A novel strain of *Brevibacillus laterosporus* produces chitinases that contribute to its biocontrol potential // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2013. V. 97 (4). P. 1601–1611.
- Rameshkumar N., Govindarajan R.K., Krishnan M., Kayalvizhi N. Scope of bacteriocins as a viable alternative to the traditional antibiotics // Adv. Plants Agric. Res. 2016. V. 5 (2). P. 504–506.
- Rivers D.B., Vann C.N., Zimmack H.L., Dean D.H. Mosquitocidal activity of *Bacillus laterosporus* // J. Invertebr. Pathol. 1991. V. 58. P. 444–447.
- Rubikas J., Androsiuniene D., Chestukhina G. et al. Crystal protein formed by *Bacillus subtilis* cells // J. Bacteriol. 1987. V. 169 (11). P. 5258–5262.
- Rui L. *Brevibacillus laterosporus*, a pathogen of invertebrates and a broad-spectrum antimicrobial species // Insects. 2013. V. 4 (3). P. 476–492.
- Rui L., Floris I., Satta A., Ellar D.J. Toxicity of a *Brevibacillus laterosporus* strain lacking parasporal crystals against *Musca domestica* and *Aedes aegypti* // Biol. Contr. 2007. V. 43 (1). P. 136–143.
- Rui L., Satta A., Floris I. Observations on house fly larvae midgut ultrastructure after *Brevibacillus laterosporus* ingestion // J. Invertebr. Pathol. 2012. V. 111. P. 211–216.
- Rui L., Satta A., Floris I. Administration of *Brevibacillus laterosporus* spores as a poultry feed additive to inhibit house fly development in feces: a new eco-sustainable concept // Poult. Sci. 2014. V. 93 (3). P. 519–526.
- Sahin O., Yong E.H., Driks A., Mahadevan L. Physical basis for the adaptive flexibility of *Bacillus* spore coats // J. R. Soc. Interface. 2012. V. 9 (76). P. 3156–3160.
- Salazar-Marroquín E.L., Galán-Wong L.J., Moreno-Medina V.R. et al. Bacteriocins synthesized by *Bacillus thuringiensis*: generalities and potential applications // Rev. Med. Microbiol. 2016. V. 27 (3). P. 95–101.
- Schnepf E., Crickmore N., van Rie J. et al. *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal crystal proteins // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 1998. V. 62 (3). P. 775–806.
- Scholl D. Phage tail-like bacteriocins // Annu. Rev. Virol. 2017. V. 4. P. 453–467.
- Shida O., Takagi H., Kadowaki K., Komagata K. Proposal for two new genera, *Brevibacillus* gen. nov. and *Aneurinobacillus* gen. nov. // Int. J. Syst. Bacteriol. 1996. V. 46. P. 939–946.
- Shoji J., Sakazaki R., Wakisaka Y. et al. Isolation of a new antibiotic, Laterosporamine. Studies on antibiotics from the genus *Bacillus*. XIV // J. Antibiot. 1976. V. 29 (4). P. 390–393.
- Sella S.R.B.R., Vandenberghe L.P.S., Soccol C.R. Life cycle and spore resistance of spore-forming *Bacillus atrophaeus* // Microbiol. Res. 2014. V. 169. P. 931–939.
- Singer S. Potential of *Bacillus sphaericus* and related spore-forming bacteria for pest control // Microbial control of pests and plant diseases / Ed. M.D. Burges. N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 283–292.

- Smirnov W.A. A staining method for differentiating spores, crystals, and cells of *Bacillus thuringiensis* (Berliner) // J. Insect Pathol. 1962. V. 4 (3). P. 384–386.
- Smirnova T.A., Minenkova I.B., Orlova M.V. et al. The crystal-forming strains of *Bacillus laterosporus* // Res. Microbiol. 1996. V. 147 (5). P. 343–350.
- Somsap O., Lertcanawanichakul M. Characteristic, and the mode of action of bacteriocin produced by *Brevibacillus laterosporus* SA14 which isolated from the air // Int. J. Agricult. Technol. 2013. V. 9 (5). P. 1319–1331.
- Steinhaus E.A. An orientation with respect to members of the genus *Bacillus* pathogenic for insects // Bacteriol. Rev. 1946. V. 10. P. 51–61.
- Takeuchi T. Spargualin a novel antitumor antibiotic produced by *Bacillus laterosporus* // Gan to Kagaku Ryoho. 1984. V. 11. P. 2633–2639.
- Tian B., Yang J., Lian L. et al. Role of an extracellular neutral protease in infection against nematodes by *Brevibacillus laterosporus* strain G4 // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2007. V. 74. P. 372–380.
- Umezawa K., Takeuchi T. Spargualin: a new antitumor antibiotic // Biomed. Pharmacother. 1987. V. 41 (5). P. 227–232.
- Westphal A.J., Price P.B., Leighton T.J., Wheeler K.E. Kinetics of size changes of individual *Bacillus thuringiensis* spores in response to changes in relative humidity // PNAS USA. 2003. V. 100 (6). P. 3461–3466.
- Wirth M.C., Yang Y., Walton W.E. et al. Mtx toxins synergize *Bacillus sphaericus* and Cry11Aa against susceptible and insecticide-resistant *Culex quinquefasciatus* larvae // Appl. Environ. Microbiol. 2007. V. 73 (19). P. 6066–6071.
- White G.F. The cause of European foul brood. Washington: Depart. Agricult., 1912. P. 1–15.
- White G.F. European foulbrood // US Depart. Agricult. Bull. 1920. V. 810. P. 1–39.
- Yan M., Roehrl M.H., Wang J.Y. Discovery of crystalline inclusions in *Bacillus licheniformis* that resemble parasporal crystals of *Bacillus thuringiensis* // Can. J. Microbiol. 2007. V. 53 (9). P. 1111–1115.
- Zhao X., Wang X., Shukla R. et al. Brevibacillin 2V, a novel antimicrobial lipopeptide with an exceptionally low hemolytic activity // Front. Microbiol. 2021. V. 12. P. 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.693725>
- Zimina M., Babich O., Prosekov A. et al. Overview of global trends in classification, methods of preparation and application of bacteriocins // Antibiotics. 2020. V. 9. P. 553. <https://doi.org/10.3390/antibiotics9090553>
- Zubasheva M.V., Ganushkina L.A., Smirnova T.A., Azizbekyan R.R. Larvicidal activity of crystal-forming strains of *Brevibacillus laterosporus* // Appl. Biochem. Microbiol. 2010. V. 46. P. 755–762.
- Zubasheva M.V., Ganushkina L.A., Smirnova T.A., Azizbekyan R.R. Enhancement of larvicidal activity of *Brevibacillus laterosporus* by bioencapsulation in Protozoa *Tetrahymena pyriformis* and *Entamoeba moshkovskii* // Appl. Biochem. Microbiol. 2011. V. 47. P. 762–766.

Brevibacillus laterosporus as a Biological Control Agent

T. A. Smirnova^a, M. V. Zubasheva^{a, *}, N. V. Shevlyagina^a, Y. A. Smirnov^a, and V. G. Zhukhovitsky^{a, b}

^aGamaleya National Research Center of Epidemiology and Microbiology, Moscow, Russia

^bRussian Medical Academy of Continuing Professional Education, Moscow, Russia

*e-mail: mzubasheva@mail.ru

The article analyzes and summarizes the literary and own results of studies of the properties of *Brevibacillus laterosporus* (*Bl*) as an agent of biocontrol of insects, microorganisms, invertebrates. The review provides data on the morphology and characteristics of the biological properties of *Bl*. New crystal-bearing strains were reported. The structural features of spores and *Bl* crystals identified by electron microscopy are discussed. Data on crystal formation in different bacilli are analyzed. *Bl* crystals have mosquitocidal activity. Data on the antimicrobial properties of *Bl*, including the activity of *Bl* against drug-resistant bacteria, are presented. The antimicrobial, fungicidal and cyanolytic activities of *Bl* strains make it possible to use them as producers of insecticides, antibiotics, bacteriocins and as environmentally friendly bacterial agents of biocontrol.

Keywords: *Brevibacillus laterosporus*, biological activity, bacterial biocontrol agents, insecticides, antibiotics, bacteriocins

УДК 616.9-08-071(076.5)

АНАЛИЗ СУБПОПУЛЯЦИЙ МОНОЦИТОВ У ПАЦИЕНТОВ ПРИ КАРДИОХИРУРГИЧЕСКИХ ВМЕШАТЕЛЬСТВАХ В УСЛОВИЯХ МОДИФИЦИРОВАННОГО ИСКУССТВЕННОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ С ПРИМЕНЕНИЕМ ГЕМОДИАФИЛЬТРАЦИИ

© 2023 г. В. М. Земсков¹ *, М. Н. Козлова¹, М. С. Соловьева¹, А. В. Балбуцкий¹,
Н. С. Шишкина¹, А. Н. Куликова¹, В. С. Демидова¹, А. М. Земсков²,
В. А. Попов¹, Г. П. Плотников¹, А. В. Шаранда¹, Р. А. Корнелюк¹, О. С. Васильев³

¹Национальный медицинский исследовательский центр хирургии им. А.В. Вишневского, Москва, Россия

²Воронежский государственный медицинский университет им. Н.Н. Бурденко, Воронеж, Россия

³Российский университет спорта "ГЦОЛИФК", Москва, Россия

*e-mail: arturrego@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.07.2023 г.

После доработки 14.07.2023 г.

Принята к публикации 21.07.2023 г.

У пациентов, подвергнутых кардиохирургическим операциям в условиях искусственного кровообращения, применяли продолженную высокообъемную управляемую гемодиалфильтрацию. В циркулирующих клетках исследовали до операции и на 3 и 10 сут после нее содержание субпопуляций моноцитов M1, M2, M3, CD4⁺ и общих моноцитов. Получены результаты, которые могут быть применены в диагностике и прогнозировании исходов кардиохирургических вмешательств.

Ключевые слова: субпопуляции моноцитов, искусственное кровообращение, кардиохирургические вмешательства

DOI: 10.31857/S004213242306011X, **EDN:** TVZFWL

ВВЕДЕНИЕ

Последнее десятилетие в науке характеризуется существенным подъемом интереса к субпопуляциям моноцитов, поскольку оказалось, что эти субпопуляции выполняют конкретные функции, существенно различающиеся между собой. Особенно эти подмножества клеток — классические M1 (CD16⁺CD14⁻), промежуточные M2 (CD16⁺⁺CD14⁺) и неклассические M3 (CD16⁺CD14⁺⁺) — широко изучаются в кардиохирургии в аспекте диагностики и прогнозирования исходов операций, поскольку выявлено их существенное популяционное изменение при стенозе, при нарушениях целостности клапанного аппарата и его хирургии, при ишемической болезни сердца, фибрилляции предсердий, при инфарктах миокарда, инсультах, различных осложнениях атеросклероза и др. (Земсков и др., 2023).

Набирают популярность исследования применения при кардиохирургии различных щадящих процедур, направленных на снижение травматичности операционных вмешательств, на сохранение при уже состоявшемся хирургическом воздействии функциональной активности и структуры тканей сердца, на профилактику послеоперационных

осложнений. В данном случае речь идет об использовании продолженной гемодиалфильтрации, которая имеет позитивный эффект во многих из вышеобозначенных аспектов, но при которой мало известно о состоянии моноцитарных субпопуляций.

Настало время заполнить образовавшийся пробел, особенно с учетом высокой функциональной полипотентности моноцитов в контроле врожденного иммунитета. Не меньшее внимание мы уделяем анализу уникальной почти не изученной субпопуляции моноцитов с экспрессией рецептора CD4⁺, который представляет собой мономерный трансмембранный гликопротеин, относящийся к группе иммуноглобулинов (Graziani-Bowering, Filion, 2000). Подробные сведения об этой интереснейшей субпопуляции моноцитов будут даны далее.

Очень важно, что выполнение операций с использованием искусственного кровообращения (ИК) может вызвать развитие неспецифической иммунной реакции организма — системный воспалительный ответ. Эта реакция, в свою очередь, может стать важным звеном формирования критического состояния и полиорганной недостаточности. Одним из способов предупреждения системного воспаления является применение во время периода ИК ультрафильтрации крови (Хубу-

лава и др., 2016), сорбции (Григорьев и др., 2018), а также высокообъемной гемодиализации (Ревизишвили и др., 2020). Эти методы позволяют эффективно контролировать объем циркулирующей крови за счет удаления избыточной жидкости, а также обеспечивают элиминацию из кровотока биологически активных молекул определенной массы. В результате применения данного метода в послеоперационном периоде наблюдается меньшая частота развития системной воспалительной реакции и острых органных дисфункций.

В данном исследовании у пациентов, подвергнутых кардиохирургическому вмешательству в условиях ИК, мы использовали продолженную гемодиализацию.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Обследовано 15 больных с сердечно-сосудистой патологией: 6 мужчин и 9 женщин, средний возраст соответственно 55.6 и 59.3 года. Кроме хирургических манипуляций, пациенты подвергались продолженной высокообъемной управляемой гемодиализации для смягчения деструктивного влияния указанных воздействий на сердечно-сосудистую систему и для элиминации воспалительного осложнения. Учитывалось: длительность ИК более 60 мин, наличие коморбидной патологии со стороны дыхательной, почечно-выделительной и эндокринной систем, а также планируемая гипотермия тела $\leq 34^{\circ}\text{C}$. При этом профиль выполненных оперативных процедур представлен, как правило, сложными реконструктивными сочетанными оперативными вмешательствами, направленными на коррекцию приобретенных пороков сердца, на прямую коронарную реваскуляризацию и на хирургическое лечение нарушений ритма сердца.

При поступлении в клинику все пациенты находились в удовлетворительном состоянии. В качестве группы сравнения обследованы 32 первичных донора.

Гемодиализацию выполняли у всех пациентов однократно в день операции, у троих — многократно в послеоперационный период.

Иммунный анализ выполнен: в день операции до хирургического вмешательства (д/о), на 3 сут (3 сут) и на 10 сут (10 сут) после него.

В эти сроки у пациентов определены абсолютное (млрд/л) и относительное (%) содержание субпопуляций моноцитов M1, M2, M3, CD4⁺ и общих моноцитов.

Использован фенотипический анализ субпопуляций моноцитарных клеток на проточном цитофлуориметре FACSCalibur (Becton Dickinson, USA) с применением моноклональных антител CD14, меченых фикоэритрином (клон MøP9), и CD16, меченых FITC (клон NKPI5) компании “BD Biosciences, Becton, Dickinson and Co.”, USA (Земсков и др., 2015, 2023).

Статистический анализ выполнен методом доверительных интервалов с использованием исключения выскакивающих значений, вычисления p при уровне значимости $p < 0.05$ — методами Стьюдента и Фишера с $n = 1$ (Ашмарин, Воробьев, 1962), доверительные интервалы рассчитаны с использованием функции `t.interval` из библиотеки `scipy.stats` среды функционального программирования Python 3.0. Существенно, что данная библиотека постоянно обновляется, а последняя версия (Version 1.11.1) вышла совсем недавно (June 28, 2023, <https://docs.scipy.org/doc/>), что говорит о востребованности данного метода. О том же свидетельствует и большое количество современных публикаций (Ярмамедов, Липатов, 2016; Евгина, Савельев, 2019; Курбацкий, 2020; Ганичева, Ганичев, 2022). Очень важно подчеркнуть, что “...несмотря на то, что методы построения доверительных интервалов разработаны достаточно давно, эта проблема остается по-прежнему важной и актуальной...” (Ганичева, Ганичев, 2022, стр. 212). “О важности данной проблемы свидетельствует наличие ГОСТов по статистическим методам определения доверительных, толерантных, предикционных интервалов. Актуальность проблемы подтверждается многочисленными современными научными публикациями в России и за рубежом” (Ганичева, Ганичев, 2022, стр. 212).

Проведено сравнение показателей здоровых доноров и пациентов в день операции — до и после кардиохирургических вмешательств, а также показателей прооперированных на 3 и 10 сут после операции с дооперационными показателями.

Распределение моноцитов по субпопуляциям, выявленное нами, соответствует по тенденции данным из сообщений (Титов, 2018; Аникина, Цыганкова, 2020; Hristov et al., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вначале исследовано относительное содержание субпопуляций клеток. Обнаружено, что содержание субпопуляций M1- и M3-моноцитов во все сроки анализа остается в пределах физиологических колебаний, не выходя за уровень нормы (рис. 1а, в).

То же отмечено и по процентному содержанию общих моноцитов (рис. 2а).

У пациентов, в сравнении с контролем, субпопуляция M2 достоверно подавлена во все исследованные сроки: до оперативного вмешательства и на 3 и 10 сут после комбинированного воздействия хирургической травмы, ИК и гемодиализации (рис. 3а), причем ее содержание до операции и на 3 и 10 сут после нее не различается между собой.

Существенно, что и субпопуляция CD4⁺-моноцитов снижена на 10 сут, а особенно на 3 сут после оперативного вмешательства, в сравнении с группой доноров, тогда как в дооперационный период находилась в пределах физиологической нормы (рис. 3в).

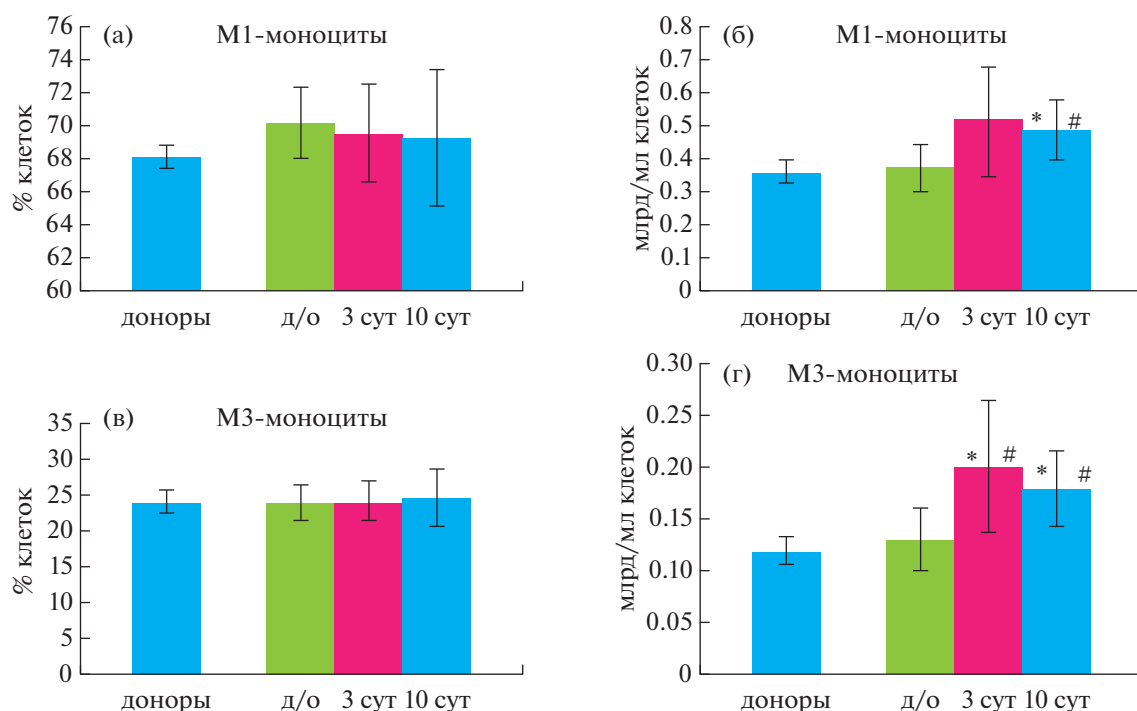


Рис. 1. Относительное (а, в) и абсолютное (б, г) количество субпопуляций М1- и М3-моноцитов в дооперационный и послеоперационный (3 и 10 сут) периоды у кардиохирургических пациентов, подвергшихся оперативному вмешательству в условиях ИК и продолженной гемодиализации. Здесь и на рис. 2 и 3: * — различия в сравнении с донорами (контроль), # — различия в сравнении с дооперационным периодом, $p < 0.05$.

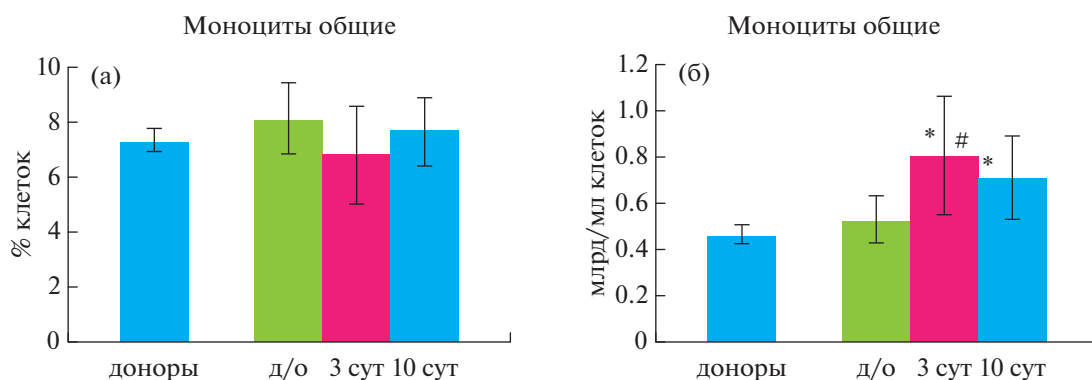


Рис. 2. Относительное (а) и абсолютное (б) количество общих моноцитов в дооперационный и послеоперационный (3 и 10 сут) периоды у кардиохирургических пациентов, подвергшихся оперативному вмешательству в условиях ИК и продолженной гемодиализации.

Таким образом, если анализировать модификацию относительного содержания субпопуляций моноцитов, можно предположить, что комбинированное воздействие хирургического вмешательства, ИК и гемодиализации не сопровождается изменениями процентного содержания фагоцитарной субпопуляции М1 и патрулирующей субпопуляции М3.

Поскольку сегодня мало известно о функциональной активности субпопуляции $CD4^+$, ее относительные изменения после комбинированно-

го воздействия пока не могут быть объяснены, так как они обнаружены впервые, и еще предстоит выяснить значение этого явления.

В то же время постоянство процентного содержания общих моноцитов у пациентов в нашем исследовании также позволяет предполагать отсутствие существенных воспалительных изменений сердечно-сосудистой системы (подробное обсуждение этой идеи см. в рубрике “Обсуждение”).

Иные данные получены при сравнении у пациентов абсолютного содержания субпопуляций

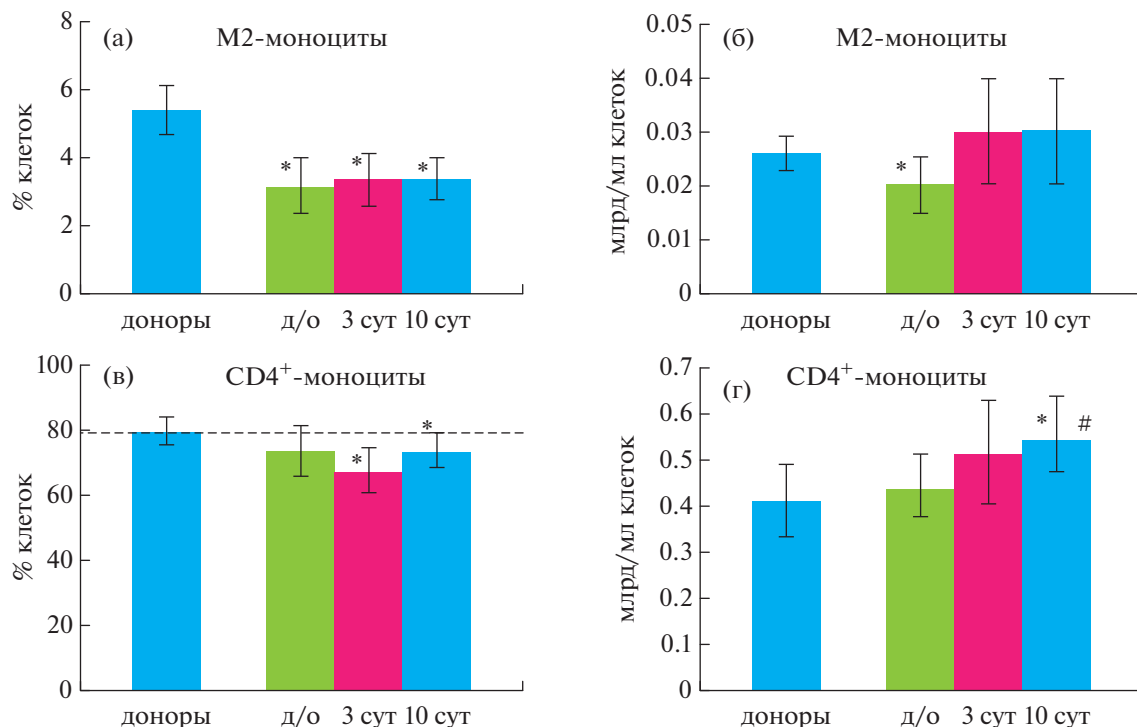


Рис. 3. Абсолютное (а, в) и относительное (б, г) количество M2- и CD4⁺-моноцитов в дооперационный и послеоперационный (3 и 10 сут) периоды у кардиохирургических пациентов, подвергшихся оперативному вмешательству в условиях ИК и продолженной гемодиализации.

клеток. Так, субпопуляция M1 возрастает на 10 сут, в сравнении с донорами и показателями до операции (рис. 16). M2 достоверно снижена в дооперационный период, а далее восстанавливается до физиологической нормы на 3 и 10 сут после операции (рис. 3б). Наконец, субпопуляция M3-моноцитов резко возрастает на 3 и 10 сут, в сравнении с контролем и дооперационным периодом, тогда как до операции показатели — в пределах нормы (рис. 1г).

ОБСУЖДЕНИЕ

Достаточно сложно обсуждать особенности одновременной модификации субпопуляций моноцитов при относительном и абсолютном содержании клеток, которые не всегда совпадают. Однако все эти изменения несут ценнейшую информацию о результативности комбинирования хирургического воздействия с применением ИК и продолженной гемодиализации.

На основании полученных результатов можно предположить, что комбинированное воздействие на сердечно-сосудистую систему в общем не сопровождается существенными структурно-воспалительными изменениями тканей. В отличие от ожогов, при которых не только отмечается сильнейшее системное и местное воспалительное повреждение тканей, но и развивается глубочайший дефицит M3-субпопуляции, которая является клю-

чевой в тканевой репарации (Земсков и др., 2023). Другие субпопуляции моноцитов резко меняются при различной кардиохирургической патологии и осложнениях.

У кардиохирургических пациентов после комбинированного воздействия операции, ИК и продолженной гемодиализации происходит достоверное нарастание субпопуляции M3 во все сроки, по сравнению с контролем и дооперационным периодом. По-видимому, организм пациентов остро нуждается в реализации репарации поврежденных тканей и в нивелировании тканевого разрушения, что обеспечивает комбинированное воздействие. В общем, таким же изменениям подверглось абсолютное содержание общих моноцитов и субпопуляции CD4⁺-моноцитов, которые также достоверно возрастали после поступления в клинику, в сравнении с показателями дооперационного уровня и контроля (рис. 2б и 3г). Результаты анализа субпопуляции моноцитов CD4⁺, как и M1, M2 и M3, получены впервые и являются уникальными. Этот вопрос, естественно, требует в перспективе детального изучения.

По мнению ряда авторов (Chapman et al., 2004), содержание общих моноцитов может оказаться более информативным, чем уровни С-реактивного белка и фибриногена и гипертензия, в качестве фактора риска сердечно-сосудистых заболеваний и наличия воспаления. В то же время отсутствие изменения % общих моноцитов у пациентов в на-

шем исследовании также позволяет предполагать отсутствие существенных воспалительных изменений сердечно-сосудистой системы.

Вместе с тем, можно думать, что оперативное вмешательство вместе с ИК и продолженной гемодиализацией способствовали восстановлению абсолютного дефицита субпопуляции M2-моноцитов, нормализуя таким образом протекание воспалительного процесса (рис. 36). При анализе относительного содержания этой субпопуляции моноцитов во все сроки исследования отмечался все тот же дефицит, который не усугублялся после применения комбинированного воздействия, что позволяет предположить отсутствие и нормализующего влияния, и существенного изменения в негативную сторону структурно-воспалительного ответа.

Важно отметить, что при сильнейшем воспалительно-деструктивном процессе при ожоговой травме, как уже говорилось, нами впервые выявлено на ограниченном контингенте пациентов развитие дефицита субпопуляции CD4⁺-моноцитов. Однако значение этого феномена, в том числе и у кардиохирургических пациентов, пока не выяснено. В связи с этим представим информацию, известную на настоящий момент, о функциональной активности этой загадочной субпопуляции моноцитов.

Антиген CD4 — мономерный трансмембранный гликопротеин, относящийся к группе иммуноглобулинов и имеющий молекулярную массу 55 кДа. В норме CD4 экспрессируется на зрелых Т-лимфоцитах, моноцитах, макрофагах, дендритных клетках и других иммунных клетках. На данный момент наиболее широко и детально описанными клетками, экспрессирующими CD4, являются Т-клетки, в частности Т-хелперы (Kawakami, 1962; Scriba et al., 1997; Borst et al., 2018; Ruterbusch et al., 2020). Экспрессия же CD4 на моноцитах, хотя и подтверждена, в современной литературе освещена поверхностно, и уже на протяжении долгого времени ее функциональная роль остается неясной (Szabo et al., 1990; Kampalath et al., 1998; Zhen et al., 2014).

Способность экспрессировать CD4 уникальна для моноцитов человека. Известно, что активация CD4 посредством взаимодействия с главным комплексом гистосовместимости класса II (МНС-II) запускает экспрессию цитокинов и дифференцировку моноцитов человека в функциональные зрелые макрофаги. CD4 является одной из мишеней ВИЧ, лигирование CD4 с помощью МНС-II повышает восприимчивость моноцитов крови к некоторым штаммам ВИЧ и способствует последующему инфицированию (Crowe et al., 1987; Ruff et al., 1987; Geleziunas et al., 1991; Zhen et al., 2014). Взаимосвязь CD4⁺-моноцитов и ВИЧ изучается давно, доказано участие CD4 в гиперпродукции IL-10. Также изучалась разница в экспрессии вирусной мРНК между популяциями CD4⁺- и CD4⁻-моноцитов. Однако тема исследований остается не-

популярной, и знания, полученные на данный момент, обрывочны и противоречивы (Kazazi et al., 1989; Ji et al., 2005).

CD4 экспрессируют и зрелые, и незрелые моноциты. Поскольку моноциты и клетки миелоидного происхождения имеют общего предшественника, предпринимались попытки исследовать клетки миелоидного лейкоза на предмет экспрессии молекул CD4. В ряде клеточных линий результат был положительным (Neudorf et al., 1989). Практического применения этому предложено не было, и дальнейших исследований экспрессии CD4 в опухолевых тканях не проводилось.

В экспериментах на животных показано, что популяция CD4⁺-моноцитов сокращается под воздействием IFN γ . Предлагалось гипотетическое объяснение эффекта (Neudorf et al., 1989), но детально механизм описан не был.

В культурах CD4⁺-моноцитов наблюдается постепенное снижение концентрации CD4. В ходе экспериментов обнаружено, что снижение экспрессии CD4 не зависит от присутствия в культуре липополисахаридов, гранулоцитарно-макрофагального колониестимулирующего фактора, макрофагального колониестимулирующего фактора или IL-10. Кроме того, отрицательная регуляция не зависит от типа антикоагулянта, с которым контактировала собранная периферическая кровь, или от наличия/отсутствия лимфоцитов в культурах. Предполагается, что снижение моноцитарного CD4 связано с дифференцировкой культуральных моноцитов в макрофаги (Graziani-Bowering, Filion, 2000).

Исследована способность *Candida albicans* и *Cryptococcus neoformans* модулировать экспрессию CD4 на моноцитах человека. Полученные данные указывают на то, что поверхностная экспрессия CD4 на моноцитах человека повышается после воздействия *C. neoformans* или *C. albicans*. GXM (glucinoxylomannan) из *C. neoformans* выделен из культуральной жидкости путем дифференциального осаждения этанолом и бромидом цетилтриметиламмония. Очищенный GXM не влияет напрямую на экспрессию CD4 на моноцитах, но избирательно уменьшает активацию CD4, индуцированную некоторыми штаммами (Pietrella et al., 1998).

Несмотря на то, что не удалось обнаружить прямого взаимодействия между CD4 и какими-либо киназами, продемонстрировано, что CD4 не является инертным остатком, наследуемым от плюрипотентного предшественника гемопоэтических стволовых клеток, общего как для лимфоидных, так и для миелоидных клеток. Вероятнее всего, CD4 — это активная сигнальная молекула, способная реагировать на различные стимулы. Так, например, установлено, что CD4⁺-моноциты способны передавать сигналы независимо от других поверхностных рецепторов. Вестерн-блот-анализ лизатов моноцитарной культуры THP-1, стимулированных анти-CD4⁺-кроличьей сывороткой, показал, что полученный белковый комплекс GST-CD4cyt взаимодействует с рядом фосфорилирован-

ных тирозинкиназ с молекулярной массой ~140, 110, 90, 85, 55 и 45 кДа (Graziani-Bowering et al., 2002).

Молекула CD4 способна взаимодействовать с МНС-II, обеспечивая таким образом работу Т-лимфоцитов. Роль экспрессии CD4 у моноцитов изучена на CD4⁺- и CD4⁻-культурах, инкубируемых со столбнячным анатоксином. Показано, что CD4⁺-моноциты могут выполнять роль антиген-презентирующих клеток и усиливать за счет этого Т-лимфоцитарную активность (Szabo et al., 1990).

Работы по исследованию CD4⁺-моноцитов на данный момент немногочисленны, а имеющиеся в них данные разрознены и неполны. Тем не менее, выводы, предлагаемые авторами рассмотренных работ, хотя и требуют уточнения, в дальнейшем могут иметь для медицины и иммунологии практическое значение. Изучение CD4⁺-моноцитов, их роли в формировании воспалительной реакции и активности в тех или иных условиях необходимо для понимания фундаментальных механизмов работы иммунной системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, результаты анализа содержания общих моноцитов и субпопуляций M1, M2, M3, CD4⁺ позволяют предположить, что у пациентов, подвергнутых кардиохирургическому вмешательству в условиях искусственного кровообращения с применением продолженной высокообъемной управляемой гемодиализации, не происходит существенных структурно-воспалительных изменений тканей. Анализ субпопуляций моноцитов произведен впервые, полученные результаты являются уникальными.

Исследования показателей общих моноцитов и субпопуляций M1, M2, M3 широко представлены в кардиохирургии и важны как для диагностики, так и для прогнозирования исходов операций. Те или иные их изменения описаны для различной кардиологической патологии (стенозы, ишемическая болезнь сердца, фибрилляции и др.) и ее хирургии. Работы по исследованию CD4⁺-моноцитов на данный момент немногочисленны, их роль в кардиологической патологии не изучена. Все это обуславливает необходимость дальнейшего детального изучения субпопуляций моноцитов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнялась в рамках Программы плановых исследований НИР в Национальном медицинском исследовательском центре хирургии им. А.В. Вишневского и в Воронежском государственном медицинском университете им. Н.Н. Бурденко.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все процедуры, выполненные в исследовании с участием людей, соответствуют этическим стандартам институционального и/или национального комитета по исследовательской этике, Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующим изменениям или сопоставимым нормам этики. Разрешения от каждого из включенных в исследование участников и информированное добровольное согласие не требуются, поскольку пациенты подвергались исследованиям в плане оказания медицинской помощи, предусмотренной МЗ РФ в условиях стационарного лечения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникина Е.В., Цыганкова А.Р. Клеточные маркеры хронической обструктивной болезни легких от воздействия аэрозолей, содержащих наночастицы // Мед. труда пром. экол. 2020. Т. 60 (11). С. 723–726.
- Ашмарин И.П., Воробьев А.А. Статистические методы в микробиологических исследованиях. Л.: Медгиз, 1962. 180 с.
- Ганичева А.В., Ганичев А.В. Построение доверительных интервалов на основе неравенства Чебышева и рекуррентного метода // Вестн. НГУЭУ. 2022. № 1. С. 211–223.
<https://doi.org/10.34020/2073-6495-2022-1-211-223>
- Григорьев Е.В., Плотников Г.П., Матвеева В.Г. и др. Способ предупреждения развития системного воспалительного ответа у кардиохирургических пациентов после искусственного кровообращения. Патент RU 2641173 С1. Заяв. 31.10.2016. Опубл. 16.01.2018.
- Евгина С.А., Савельев Л.И. Современные теория и практика референтных интервалов // Лаб. служба. 2019. Т. 8 (2). С. 36–44.
<https://doi.org/10.17116/labs2019802136>
- Земсков В.М., Алексеев А.А., Козлова М.Н. и др. Иммунная диагностика септических осложнений при ожогах // Успехи соврем. биол. 2015. Т. 135 (6). С. 531–541.
- Земсков В.М., Ревивили А.Ш., Козлова М.Н. и др. Анализ субпопуляций моноцитов при сердечно-сосудистой, ожоговой и иной патологии (классификация 2010 г.) // Мед. совет. 2023. Т. 17 (4). С. 8–17.
- Курбацкий А.И. Лекция 5. Доверительные интервалы. М.: МШЭ МГУ, 2020. С. 1–32.
- Ревивили А.Ш., Чагирев В.Н., Плотников Г.П. и др. Способ интраоперационной стабилизации гемостаза пациента при кардиохирургическом вмешательстве в условиях длительного искусственного кровообращения. Патент RU 2723752 С1. Заяв. 25.02.2019. Опубл. 17.06.2020.
- Титов Л.Б. Моноциты, макрофаги, дендритные и миелоидные супрессорные клетки: генез, классификация, иммунобиологические свойства // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя медыцынскіх навук. 2018. Т. 15 (3). С. 363–382.
- Хубулава Г.Г., Марченко С.П., Дубова Е.В., Суворов В.В. Роль модифицированной ультрафильтрации в уменьшении системных проявлений воспаления в кардиохирургии // Педиатр. 2016. Т. 7 (1). С. 106–110.
- Ярмамедов Д.М., Липатов В.А. Метод доверительных интервалов в биологических и медицинских исследованиях // Innova. 2016. № 3 (4). С. 13–14.
<https://doi.org/10.21626/innova/2016.3/03>

- Borst J., Ahrends T., Bqbała N. et al. CD4⁺ T cell help in cancer immunology and immunotherapy // *Nat. Rev. Immunol.* 2018. V. 18 (10). P. 635–647.
https://doi.org/10.1038/s41577-018-0044-0
- Chapman C.M., Beilby J.P., McQuillan B.M. et al. Monocyte count, but not C-reactive protein or interleukin-6, is an independent risk marker for subclinical carotid atherosclerosis // *Stroke*. 2004. V. 35. P. 1619–1624.
- Crowe S., Mills J., McGrath M.S. Quantitative immunocytofluorographic analysis of CD4 surface antigen expression and HIV infection of human peripheral blood monocyte/macrophages // *AIDS Res. Hum. Retroviruses*. 1987. V. 3 (2). P. 135–145.
https://doi.org/10.1089/aid.1987.3.135
- Geleziunas R., Bour S., Boulerville F. et al. Diminution of CD4 surface protein but not CD4 messenger RNA levels in monocytic cells infected by HIV-1 // *AIDS*. 1991. V. 5. P. 29–33.
https://doi.org/10.1097/00002030-199101000-00004
- Graziani-Bowering G.M., Filion L.G. Down regulation of CD4 expression following isolation and culture of human monocytes // *Clin. Diagn. Lab. Immunol.* 2000. V. 7 (2). P. 182–191.
https://doi.org/10.1128/CDLI.7.2.182-191.2000
- Graziani-Bowering G.M., Filion L.G., Thibault P., Kozłowski M. CD4 is active as a signaling molecule on the human monocytic cell line Thp-1 // *Exp. Cell Res.* 2002. V. 279 (1). P. 141–152.
https://doi.org/10.1006/excr.2002.5581
- Hristov M., Schmitz S., Nauwelaers F., Weber C. A flow cytometric protocol for enumeration of endothelial progenitor cells and monocyte subsets in human blood // *J. Immunol. Methods*. 2012. V. 381. P. 9–13.
- Ji J., Sahu G.K., Braciale V.L., Cloyd M. HIV-1 induces IL-10 production in human monocytes via a CD4-independent pathway // *Int. Immunol.* 2005. V. 17 (6). P. 729–736.
https://doi.org/10.1093/intimm/dxh252
- Kampalath B., Cleveland R.P., Kass L. Reduced CD4 and HLA-DR expression in neonatal monocytes // *Clin. Immunol. Immunopathol.* 1998. V. 87 (1). P. 93–100.
https://doi.org/10.1006/clin.1997.4505
- Kawakami Y. Autoimmune diseases // *Chiryo*. 1962. V. 44. P. 2145–2154.
- Kazazi F., Mathijs J.M., Foley P., Cunningham A.L. Variations in CD4 expression by human monocytes and macrophages and their relationship to infection with the human immunodeficiency virus // *J. Gen. Virol.* 1989. V. 70 (10). P. 2661–2672.
https://doi.org/10.1099/0022-1317-70-10-2661
- Neudorf S., DeLaat C., Jones M. Expression of the CD4 molecule on acute nonlymphocytic leukemia (ANLL) cell lines // *J. Clin. Lab. Anal.* 1989. V. 3 (5). P. 312–315.
https://doi.org/10.1002/jcla.1860030510
- Pietrella D., Monari C., Retini C. et al. *Cryptococcus neoformans* and *Candida albicans* regulate CD4 expression on human monocytes // *J. Infect. Dis.* 1998. V. 178 (5). P. 1464–1471.
https://doi.org/10.1086/314458
- Ruff M.R., Martin B.M., Ginns E.I. et al. CD4 receptor binding peptides that block HIV infectivity cause human monocyte chemotaxis. Relationship to vasoactive intestinal polypeptide // *FEBS Lett.* 1987. V. 211 (1). P. 17–22.
https://doi.org/10.1016/0014-5793(87)81265-6
- Ruterbusch M., Pruner K.B., Shehata L., Pepper M. In vivo CD4⁺ T cell differentiation and function: revisiting the Th1/Th2 paradigm // *Annu. Rev. Immunol.* 2020. V. 38. P. 705–725.
https://doi.org/10.1146/annurev-immunol-103019-085803
- Scriba A., Schneider M., Grau V. et al. Rat monocytes up-regulate NKR-P1A and down-modulate CD4 and CD43 during activation *in vivo*: monocyte subpopulations in normal and IFN- γ -treated rats // *J. Leukoc. Biol.* 1997. V. 62 (6). P. 741–752.
https://doi.org/10.1002/jlb.62.6.741
- Szabo G., Miller C.L., Kodys K. Antigen presentation by the CD4 positive monocyte subset // *J. Leukoc. Biol.* 1990. V. 47 (2). P. 111–120.
https://doi.org/10.1002/jlb.47.2.111
- Zhen A., Krutzik S.R., Levin B.R. et al. CD4 ligation on human blood monocytes triggers macrophage differentiation and enhances HIV infection // *J. Virol.* 2014. V. 88 (17). P. 9934–9946.
https://doi.org/10.1128/jvi.00616-14

Monocyte Subpopulations Analysis in Patients under Cardiac Surgery in Conditions of Modified Extracorporeal Circulation Using Hemodiafiltration

V. M. Zemskov^{a,*}, M. N. Kozlova^a, M. S. Solovieva^a, A. V. Balbutsky^a, N. S. Shishkina^a,
A. N. Kulikova^a, V. S. Demidova^a, A. M. Zemskov^b, V. A. Popov^a, G. P. Plotnikov^a,
A. V. Sharanda^a, R. A. Kornelyuk^a, and O. S. Vasiliev^c

^aVishnevsky National Medical Research Center of Surgery, Moscow, Russia

^bBurdenko Voronezh State Medical University, Voronezh, Russia

^cRussian University of Sport "GTSOLIFK", Moscow, Russia

*e-mail: arturrego@yandex.ru

In patients undergoing cardiosurgical operations under conditions of extracorporeal circulation, continued high-volume controlled hemodiafiltration was used, the content of subpopulations of monocytes M1, M2, M3, CD4⁺ monocytes and total monocytes was studied in the circulation before surgery and on days 3 and 10 after it. Previously unknown data have been discovered that can be used in the diagnosis and prognosis of cardiac surgery.

Keywords: monocyte subpopulations, extracorporeal circulation, cardiac surgery

УДК 599.742.11:591.556.4

ВОЛК (*Canis lupus* L.) КАК МОДЕЛЬ В ИССЛЕДОВАНИЯХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ ВИДА

© 2023 г. В. В. Кочетков*

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
поселок Заповедный, Тверская область, Россия

*e-mail: kvaldai@mail.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 20.07.2023 г.

Принята к публикации 09.08.2023 г.

Особенности структурно-функциональной организации каждого вида животных органично вписываются в жизнь биосферы. Чтобы понять их место и роль, необходим новый подход в методах изучения. На основании многолетних исследований (1975–2022 гг.) экологии и поведения волка принята попытка понять особенности структурно-функциональной иерархии жизненной стратегии этого вида. Показано с аргументацией: стратегия особи – адаптироваться к обитанию в окружающей среде; стратегия пары – сформировать “территорию” и вписаться в общую структуру популяции; стратегия семьи – вырастить и воспитать потомство; стратегия популяции – сохранить генетическое разнообразие, закрепленные адаптации и устойчивость в окружающей среде обитания; стратегия вида – сохранить ареал обитания; стратегия в сообществе (биоценозная) – участие в сохранении и формировании определенного видового биоразнообразия; стратегия в экосистеме (биогеоценозная) – участие в структурных, функциональных и энергетических процессах.

Ключевые слова: волк, экология, поведение, жизненная стратегия, структура, адаптация

DOI: 10.31857/S0042132423060054, **EDN:** CPPRSK

ВВЕДЕНИЕ

Согласно пониманию А.А. Любищева (Любищев, 1982), само положение объекта в естественной системе характеризует основные его свойства. Чтобы понять место и значение каждого вида животных в любой природной системе, необходим подход, аналогичный периодическому закону Менделеева, сведенному в таблицу, например паспортизация каждого вида по определенной стандартной форме. Первый этап в этом направлении – показать возможный вариант особенностей многоуровневой организации жизнедеятельности волка как вида.

Парадигма иерархической организации животного мира является основополагающей при изучении структурно-функциональной организации вида. Согласно концепции (Карпенков, 1997), структурные уровни различаются не только по классам сложности, но и по закономерностям функционирования. При этом каждый последующий уровень включает в себя предыдущий, образуя таким образом единое целое, где низший уровень содержится в высшем.

Даже незначительная ошибка в понимании закономерностей структурно-функциональной организации того или иного уровня может привести

к искаженному восприятию жизнедеятельности всей системы. Но каковы особенности этой иерархии и закономерности ее проявления применительно к конкретному виду или экологической группе в конкретной экосистеме?

Рассматривая роль хищников в биоценозах и биогеоценозах, исследователи акцентируют внимание на взаимоотношениях хищник–жертва, отмечая регуляторные, селекционные и санитарные функции хищников, но не рассматривают многомерную роль этой группы животных в жизнедеятельности сообществ и экосистем.

Экологическая система обладает, по меньшей мере, двумя свойствами – видовым разнообразием и устойчивостью. Чем сложнее биоценоз, чем больше число трофических связей, тем шире диапазон компенсаторных механизмов, тем выше стабильность. Следовательно, стабильность сообщества – это функция числа связей, в первую очередь трофической сети. Если видовой состав сокращается, то увеличивается подвижность животных, усиливается изменчивость их численности и снижается устойчивость системы (Одум, 1975).

Каждый вид и совокупность видов конкретного трофического уровня выполняют определенные функции в биогеоценозе и взаимосвязаны с

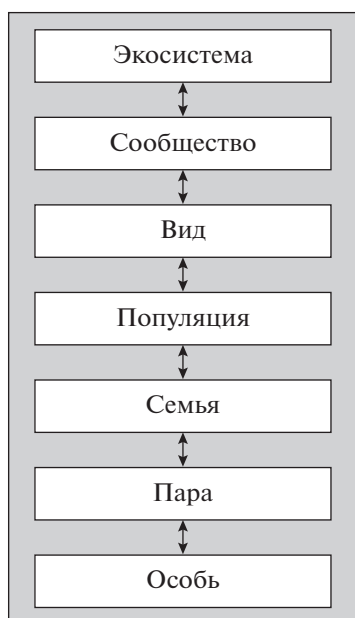


Рис. 1. Схема организации иерархической структуры волка.

другими видами и уровнями. Следовательно, комфортное сосуществование видов налагает на конкретный вид определенные обязанности перед сообществом и экосистемой.

Роль хищников в функционировании биогеоценозов изучена недостаточно, а их значение гораздо шире и глубже, чем принято было считать ранее. Установлено, что живая материя имеет сложную иерархическую структурно-функциональную организацию: от атомов до биосферы.

Каждому виду животных прописано свое место и роль в биосфере, которые можно понять, в том числе, и через изучение особенностей их жизненной стратегии. Цель данной работы — показать возможный вариант организации жизненной стратегии на примере вида *Canis lupus* L. на разных уровнях: особи, пары, семьи, популяционном, видовом, биоценозном и биогеоценозном.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В течение длительного периода (1975–2022 гг.) изучались экология и поведение волка на контрольной территории площадью 1000 км²: заповедное ядро и охранный зона Центрально-Лесного биосферного заповедника (ЦЛБЗ), прилегающие участки охотничьих хозяйств. Основные методы сбора полевого материала — тропление и маршрутное обследование. По следам волка во все сезоны года пройдено около 2500 км, а по маршрутам — более 19000 км (пешком, на лошади, на велосипеде, на снегоходе).

Ежегодно определялась численность популяционной группировки волка, ее половая, возрастная, социальная, территориальная и пространственная структуры, особенности питания, охотничьего поведения, взаимоотношений с дикими и домашними животными.

Особое внимание уделялось многоплановым исследованиям взаимоотношений в системе хищник—жертва на примере волк—лось. В снежный период методом тропления следов восстанавливали процесс охоты хищника. По возможности регистрировалось поведение и каждого члена стаи, и лося: местонахождение особей на разных этапах охоты, последовательность их перемещений, преднамеренные и опережающие события действия; особенности местности.

Картирование позволило восстановить процесс охоты и поведение особей на разных этапах с учетом реакций хищника и жертвы друг на друга и на особенности местности. Осмотрено 189 жертв диких и домашних животных, 127 охот волков на лосей. Выделены и классифицированы способы охоты волка на лося (прием, который применяет хищник, чтобы добыть жертву) и процесс охоты (детализированное отражение охоты от поиска жертвы до ее умерщвления). Такое разделение позволило не только глубже понять проявления интеллектуального поведения волка и лося, но и выявить наличие защитных механизмов жертвы от пресса хищника.

Материалы полевых наблюдений формировались по биологическим (а не календарным) годам: с мая текущего года по апрель следующего года (05.1978–04.1979), то есть от рождения щенков волка в семьях до их расселения по территории. Более подробно методики и объем собранного материала изложены в статьях автора (Кочетков, 2007, 2015).

“Территорией” мы будем называть часть суши, на которой проживают одиночка или семья волков, формируя здесь определенную структуру жизненного пространства обитания и не допуская на нее другие семьи волка. Чтобы отличить территорию от участка обитания, мы будем использовать кавычки (см. след. статью).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ обработанного полевого материала позволил выявить особенности динамики основных показателей жизнедеятельности популяции волка за 45-летний период и прийти к пониманию жизненной стратегии этого вида, которую можно представить в виде схемы (рис. 1).

Стратегия особи — адаптироваться к обитанию в окружающей среде, используя полученные жизненные навыки в семье и свое предназначение в дикой природе. Материалы исследований пока-

зали, что социальную структуру популяционной группировки волка в ЦЛБЗ составляют одиночные особи, пары и семьи (табл. 1).

Молодые особи уходят из семьи и покидают “территорию”. С этого момента начинают жить самостоятельно. Одни из них или погибают, или же ведут одиночный образ жизни. А наиболее удачливые или, возможно, приспособленные, выживают, формируют “территорию” и в случае появления на “территории” одиночки взрослой особи противоположного пола могут образовать пару, а затем и семью.

Отмечен случай, когда место погибшего летом самца из Устинской семьи занял полувзрослый самец из этой же семьи и помогал самке в выращивании волчат, но остался ли он затем с самкой — неизвестно.

Одиночки формируют индивидуальную “территорию” с сетью постоянных и временных маршрутов с ольфакторными метками. “Территория” одиночных особей, по наблюдениям в ЦЛБЗ, занимает часть “территорий” нескольких (до 3–4) семей. Объекты их охот — бобр, заяц-беляк, мышевидные грызуны, тетеревиные птицы и домашние животные, а также падаль домашних животных и остатки лося, кабана. Ведут одиночный образ жизни и при хорошей обеспеченности кормами конкуренцию парам и семьям в кормовом отношении не составляют, несмотря на агрессию семей к ним возле остатков жертвы. В связи со спецификой кормового рациона, их маршруты сформированы с учетом размещения объектов их охот: места концентрации зайца-беляка, бобровые поселения, населенные пункты. Следовательно, их экологическая ниша (трофическая, топическая, биотопическая, структурная) отличается от семей.

При низкой численности основного корма волка — лося и кабана, как это наблюдается в последние годы, в питании семей и пар возросла доля кабана, бобра и существенно снизилась эф-

фективность охот на лося. Увеличилась частота посещения рек, ручьев; произошли изменения и в построении суточных маршрутов. При такой ситуации одиночки становятся конкурентами для семей и пар.

Стратегия пары (основа будущей семьи, самец и самка) — сформировать “территорию” и вписаться в общую структуру популяции волка. В целом пара — это временное явление, так как ее предназначение — выполнение семейных функций, но при потере самкой детородных функций по разным причинам пара по-прежнему занимает “территорию”. Например, это регистрировалось у Горбуновской семьи (табл. 1).

Процесс формирования пар не изучен, а молодые особи покидают “территорию” родителей весной и в текущем году. Даже если они сформируют пару, выводка у них не будет. Размеры “территорий” пар не уступают семьям.

Наблюдения в ЦЛБЗ и Тверской обл. показали, что границы семей весьма лабильны и в фазе роста численность популяции существенно увеличивается за счет уплотнения при образовании новых пар, а затем и семей.

Если в период стационарной численности (1969–1974 гг.) в популяции волка Тверской обл. отмечены колебания числа пар в пределах от 6 до 13, семей — от 8 до 24, то в фазе роста (1975–1982 гг.) от 11 до 46 — для пар и от 44 до 163 — для семей. При низкой численности волка размеры “территорий” в районе исследований были не менее 1100–1200 км² при высокой обеспеченности кормовыми ресурсами: дикими и домашними животными. В период роста популяционной группировки зимой 1975/1976 гг. размеры “территорий” составляли 625–675 км² при плотности около 8 особей на 1000 км², а зимой 1978/1979 гг. — 135–500 км² при плотности 15 особей на 1000 км² (Кочетков, 2007).

Таблица 1. Наличие пар и семей (залитый квадрат) волка на “территории” конкретной семьи

Семья	Биологический год																						
	04.1976	04.1979	04.1981	04.1982	04.1983	04.1984	04.1985	04.1986	04.1988	04.1989	04.1990	04.1992	04.1996	04.2004	04.2006	04.2007	04.2008	04.2009	04.2011	04.2012	04.2014	04.2016	
Горбуновская					2										2	2	2	2	2	2	2		
Белейкинская			2							2			2										
Столоватская	2					2	2	2				2											
Устинская		2	2		2				2	2													
Дулинская																							
Могилицкая				2	2						2	2		2								2	
Черноверховская		2		2	2		2																

Стратегия семьи – вырастить и воспитать волчат: научить их приемам охот (самостоятельно охотиться на определенные виды потенциальных жертв), организации использования “территории” семьи и этикету жизни в природе. Воспитание начинается с логова: молодые особи запоминают схему расположения троп от логова к местам охот, тип водопоя, выбор места для щенения, то есть здесь закладываются знания для формирования семейно-гнездовой инфраструктуры (Кочетков, 2015).

Молодые волки запоминают территориально-пространственную организацию, где центром “территории” семьи служит логово, которое в период рождения волчат является точкой, а в период выкармливания и воспитания – это безопасное место, где обитает выводок.

По мере взросления волчат родители вначале знакомят их с запахом и вкусом диких и домашних животных – потенциальных будущих жертв этого хищника. Затем учат умерщвлять небольшую жертву. Когда молодые окрепнут, родители расширяют границы “территории”, осваивая новые местообитания вместе с ними, знакомя с местами размещения диких и домашних животных, правилами общения с соседними семьями, другими животными, обучая охотам на диких и домашних животных.

Приоритет в охотах отводится диким копытным животным.

Анализ питания в ЦЛБЗ шести семей в период 1976–1997 гг. ($n = 1228$) показал, что процент встречаемости в экскрементах волка остатков лоса составил от 46.2 до 67% (в среднем 54%), кабана – 6.3–22.2% (13%). В период роста численности популяционной группировки (1975–1985 гг.) встречаемость лоса составила от 34.7 до 88.8% (в среднем 59%), кабана – от 2.6 до 24.3% (7%) по семи семьям ($n = 828$). Приобретая навыки в охотах на определенные виды потенциальных жертв, новые семьи будут добывать в первую очередь их. Но в зависимости от принадлежности к той или иной популяции акцент в выборе приоритетной жертвы может меняться. Например, успешные охоты на кабана в ЦЛБЗ регистрировались с 1972 г., в Дарвинском заповеднике (Вологодская и Ярославская обл.) за длительный период успешные охоты регистрировались очень редко (Вишневский, 1982), в Жигулевском заповеднике (Самарская обл.) волки на кабанов не охотились (Белянин, 1979).

Молодые волки не только проходят обучение в постановке ольфакторных меток внутри и на границе “территории”, но и в расшифровке меток соседних семей.

Стратегия популяции – сохранить генетическое разнообразие, закрепленные адаптации и устойчивость в окружающей среде обитания. Для популяции циклическая динамика численности является закономерной и представляет собой

проявление внутренних механизмов регуляции. При сравнении основных популяционных изменений в популяционной группировке или популяции с другими популяциями в пределах ареала обитания этого хищника установлено, что временное прохождение фаз популяционного цикла во многих популяциях совпадает (Кочетков, 2007).

Численность любого вида непостоянна и на временном отрезке меняется, а колебания численности не хаотичны (как полагали ранее), а подвержены определенным закономерностям, и такие колебания называли волнами жизни. При этом, одна волна представляет собой полный популяционный (или экологический) цикл, включающий следующие фазы: низкая численность, рост численности, пиковая (то есть максимальная для данной популяции) численность, снижение численности и вновь низкая (стационарная) численность.

Если в популяции включается механизм перехода из одной фазы в другую, то происходят сопутствующие этой фазе изменения, то есть тенденция (или направленность) происходящих в популяции изменений будет связана именно с этой фазой. При этом смена фаз сопровождается не только количественными, но и качественными изменениями, так как действие внутривидовых механизмов саморегуляции проявляется не только в регулировании смертности и рождаемости, но и затрагивает популяционные структуры: половую, возрастную, социальную, топическую и территориальную (Кочетков, 2007).

Главная функция популяции – организация размножения и использование ресурсов “территории”, а показателем, указывающим на внутривидовые флуктуации, служит динамика численности особей. И это не только процесс индивидуального приспособления, но и особый тип популяционной адаптации (Наумов, 1967), при котором любая популяция способна в принципе регулировать свою численность таким образом, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания (Chitty, 1960).

В стационарном состоянии популяции ее генофонд минимален, но в фазе роста численности в генофонде происходят следующие изменения: увеличивается число щенков аборигенных семей (со своим генотипом), к ним подключаются щенки вновь образованных семей, внося свои фенотипы и генотипы в популяцию, появляются расселяющиеся особи, и на пике численности популяция выбирает на арену жизни максимальный генофонд.

Следует учитывать, что основателями новых семей могут стать особи из других популяционных группировок или популяций со своим генотипом и адаптациями к жизни в родной среде обитания. В результате дисперсии в пространстве

происходит регулярное перемешивание особей, что ведет к обогащению генофонда и структурно-функционально-топическим изменениям.

При снижении численности происходит отбор, и в фазе стационарной численности генофонд вновь минимален, но его состав определяет уже иной набор генотипов и адаптаций, наиболее приспособленный к новым условиям среды обитания. Таким образом, при меняющихся условиях среды обитания и при наличии дисперсии формируются популяционные группировки и популяции с определенным укладом жизни.

Стратегия вида — сохранить ареал обитания. Первое условие — устойчивость популяций волка. Второе — дисперсия, то есть способность особей волка к расселению и образованию новых семей. Максимальное расстояние перемещения от родительского дома может достигать 700 и более километров (Gese, Mech, 1991; Mech et al., 1998), поэтому интересы популяции и вида оказались выше интереса семьи. Третье условие — наличие пускового механизма, определяющего переход популяции в ту или иную фазу популяционного цикла.

Характерно, что и для волка, и для лося, не подверженных влиянию антропогенных факторов, наблюдаются такие же волны жизни, как и в эксплуатируемых популяциях этих видов. Следовательно, пресс охоты, не являясь определяющим для колебаний численности волка, может влиять на этот процесс, вероятно, замедляя или удляняя прохождение фаз.

Фактически одновременный рост численности популяций волка на обширной территории бывшего СССР (Кочетков, 2007) указывает на то, что вид обладает внутривидовым механизмом, синхронизирующим переход в фазу роста численности если не всех популяций, то, по крайней мере, части из них.

Анализ многолетней динамики численности фактически изолированной популяции волка в национальном парке Айл-Ройал (Isle Royale National Park, USA) (Vucetich, Peterson, 2013) и в Тверской обл. показал большое сходство между популяциями в прохождении фазы роста численности. Статистический анализ подтвердил, что группировки этого хищника в Тверской, Пермской обл. и национальном парке Айл-Ройал относятся к разным популяциям ($\chi^2 = 201.92$, 20 *df*, $p < 0.001$). Достоверна синхронность и идентичность роста численности популяций волка при сравнении популяций: в национальном парке Айл-Ройал, в Тверской ($r^2 = 0.92$, $p < 0.001$), Пермской ($r^2 = 0.77$, $p < 0.001$), Кировской ($r^2 = 0.72$, $p < 0.01$) областях, в Киргизии ($r^2 = 0.94$, $p < 0.001$), на Северо-Западе СССР (РФ) ($r^2 = 0.78$, $p < 0.001$), на европейской ча-

сти СССР (РФ) ($r^2 = 0.84$, $p < 0.001$), в Предкавказье ($r^2 = 0.65$, $p < 0.01$) (Кочетков, 2007).

Следовательно, на видовом уровне механизмы внутривидовой саморегуляции проявляются в синхронном переходе популяций в фазу роста численности и идентичном прохождении этой фазы. Действие внутривидовых и внутривидовых механизмов саморегуляции сохраняется и при длительном антропогенном воздействии на популяцию волка.

Стратегия в сообществе (биоценотическая) — участие в сохранении и формировании определенного видового биоразнообразия, — вероятно, одна из важнейших функций волка как вида в дикой природе.

Изъятие волка из национальных парков Северной Америки сказалось на видовом биоразнообразии экосистем: одни виды животных покинули территорию парка, но появились другие. Это вызвало ответные реакции в экосистемах: изменилась не только численность определенных видов животных, но и территориально-пространственное размещение; у тополя и ивы исчезли подрост и поросль, приостановилось возобновление роста многих растений.

Отсутствие волка в биоценозах сказалось отрицательно и на жизнедеятельности биоты рек и ручьев (Beschta, Ripple, 2008a, 2008b). Следовательно, волк не только играет определенную положительную роль в системе хищник—жертва, но и задействован в более глубоких взаимоотношениях в биоценозах, оказывая не только прямое, но и косвенное влияние на видовое разнообразие, в первую очередь через трофические цепи.

Волк обеспечивает кормами других животных в зимний период, когда доступность белковой пищи для многих из них ограничена, не поедая убои крупной жертвы полностью. В Саяно-Шушенском заповеднике (Красноярский край) за 25-летний период наблюдений на остатках добычи волка было зафиксировано 28 видов животных в том числе 17 видов млекопитающих и 11 видов птиц (табл. 2).

В Окском заповеднике (Рязанская обл.) среди животных-комменсалов регистрировали большую синицу, сороку, ворона, лисицу, енотовидную собаку, кабана, а в лесной зоне Евразии на убоях лося отмечали синиц (больших и гаичек), кукушку, дятла, большескловую ворону, кедровку, сойку, голубую сороку. В южных регионах — большого подорлика, ястребов — тетеревику и перепелятника, зимняка, серую неясыть, сойку, грача, галку, скворца, полевого воробья, озёрную чайку, беркута, степного орла, могильника, орлана-белохвоста, бородача, сипа, грифа, болотного луны, серую ворону.

Таблица 2. Видовой состав и частота встреч млекопитающих и птиц у остатков жертв волка (по: Кожечкин, Хританков, 2013)

Вид животного	Число встреч	%
Млекопитающие	356	60
росомаха	147	25
кабан	122	20
соболь	57	10
рысь	19	3.2
норка	3	0.5
колонок	2	0.3
лисица	3	0.5
белка	1	0.2
заяц-беляк	2	0.3
Птицы	237	40
ворон	172	29
беркут	14	2.4
коршун	5	0.8
мелкие птицы	46	7.8

Согласно наблюдениям исследователей, в зависимости от поведения волков около убитых жертв комменсалы потребляют или незначительную часть остатков или подбирают все полностью. В Кызыл-Агачском заповеднике (Азербайджан) птицы-комменсалы полностью очищали от мяса убитого волком кабана за 1–1.5 сут (в поле зрения насчитывали до 60 болотных луней). В Атырауской обл. (до 1991 г. Гурьевской обл., Казахстан) на труп сайгака одновременно кормились до 15 грачей и серых ворон и до 9 орланов-белохвостов, которые съели жертву за двое суток. В Бадхызском заповеднике (Туркменистан) отмечали на одной жертве до 22 особей сипов и грифов, в низовьях Иргиза — до 28 орлов-могильников (Бибикив, Матюшкин, 1985). В ЦЛБЗ неоднократно регистрировали встречи медведя возле убоев лося, добытого волками.

Не изучено значение волка в жизни насекомых, хотя в утилизации остатков лося участвуют жуки-навозники, кожееды, моли, жуки-могильщики. Также необходимые элементы для жизнедеятельности насекомые находят и в экскрементах волка. Таким образом, волк способствует поддержанию жизнедеятельности и этих видов, снабжая их макро- и микроэлементами.

Стратегия в экосистеме (биогеоценозная) — участие в структурных, функциональных и энергетических процессах. В жизнедеятельности биогеоценозов участвуют все виды животных и растений. Проследить роль каждого сложно, но на примере волка мы можем частично показать участие вида в этом процессе.

Общепризнано, что основные функции хищников в экосистеме — регуляторные, так как они ограничивают численность популяций потенциальных жертв, и селективные, так как в первую очередь из популяций жертв изымаются животные больные, ослабленные и травмированные.

Современные исследования экологии и поведения волка показали, что значение хищников гораздо шире и глубже. Например, после истребления волка в национальных парках Северной Америки в экосистемах произошли изменения, отрицательно сказавшиеся на одних видах и положительно — на других (Beschta, Ripple, 2008a, 2008b, 2009). Возвращение волка повлияло на структуру и функционирование экосистем.

Оказывая воздействие на численность и биотопическое размещение копытных животных, волки способствуют активному росту подростка в фитоценозах, а реинтродукция волка в исторические места его ареала дала возможность выявить степень и направленность этого воздействия. В течение 75 лет его экологическая ниша оставалась свободной, и это вызвало негативные изменения в сообществах и экосистемах на видовом, пространственном и энергетическом уровнях.

В Йеллоустонском парке (Yellowstone National Park, USA) число оленей быстро возросло, соответственно, нагрузка на растительность значительно увеличилась (волки поддерживали такую численность копытных, при которой последние не уничтожали полностью поросль ив и тополей), расширился диапазон активно посещаемых оленями биотопов. Из-за отсутствия молодых деревьев, основной пищи бобров, последние покинули парк, возводимые ими плотины размыло, исчезли влаголюбивые растения, в результате этого не стало и медведя.

Когда волков вернули в парк, они наполовину сократили популяцию оленя, что привело к активному росту многих растений. Из-за прессы оленей в период отсутствия волка все больше и больше сокращалась численность тополей среднего размера и их поросли. Если бы не волки, тополя исчезли бы полностью. С появлением молодых деревьев в парк вернулись бобры.

Возвращение волков отразилось и на жизни других обитателей парка — койотов, гризли, рыжих лисиц, воронов и даже мелких птиц. Анало-

гичные изменения биологи наблюдали в Национальном парке Банф (Banff National Park, Canada), когда в него в 1980-х гг. вернулись волки: через несколько лет после их появления здесь снова выросли ивы, вдвое увеличилось видовое разнообразие и численность певчих птиц. По мнению ученых, волк — главный фактор, ответственный за формирование экосистемы.

Основной компонент экосистемы, подвергающийся прямому и косвенному воздействию со стороны волка, — дикие копытные. Взаимоотношения хищника с копытными в основном трофические (питание), территориальные (размещение по сезонам, по зонам), топические (сокращают жизненное пространство местообитания) и биоценотические (в зависимости от соотношения численности волка и копытных меняется величина пресса на остальные виды; остатками жертв питаются и другие животные).

Фактически на всем протяжении ареала волка основу его питания составляют дикие копытные, оказывая воздействие на которых, волк тем самым влияет и на функционирование системы волк—копытные—пастбища. От степени и характера воздействия хищника на жертву зависит состояние и направленность изменений в коренных лесах. Копытные животные, поедая листовые породы, способствуют сохранению хвойных лесов, объедая и обламывая ивняки, они притормаживают их развитие, что способствует зарастанию ветровалов и вырубков хвойными породами.

Хвойный густой лес снижает интенсивность снеготаяния и увеличивает его продолжительность, снижает сток малых обычно не замкнутых водосборов, делает его распределение в течение года более равномерным; замедляя сток талых и дождевых вод, благоприятствует не только переводу поверхностного стока в почвенные, грунтовые и подземные воды, но и, в конечном счете, — поддержанию более высокой водоносности рек в летний период и сохранению видового разнообразия.

Энергетика у хвойных и листовых лесов различна, следовательно, через влияние волка на копытных животных, а тех — на лес, поддерживается или меняется структура, функциональность и энергетика биогеоценозов. Изменения в цепочке волк—копытные—пастбища влияют и на жизнедеятельность других видов животных и растений прямо или косвенно, что также отражается на структурно-функциональных и энергетических особенностях экосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каждому структурному уровню у волка как вида соответствует определенная жизненная страте-

гия, но вышестоящий уровень всегда доминирует над нижестоящим. При низкой численности популяции размеры “территорий” семей увеличиваются вне зависимости от кормовых свойств угодий, что способствует сохранению ареала обитания вида. Волк может вести одиночный образ жизни, в паре и семейный. Но именно семья является основой для выполнения волком биоценологических и биогеоценологических функций в природе.

Многолетние наблюдения показали, что волк очень пластичен в поведении, но консервативен в запрограммированной видовой стратегии жизнедеятельности в природе. Размеры “территорий” не постоянны, но остаются неизменными их структура и организация. Ежегодно молодые волки покидают “территорию” семьи. Таким образом расселяющиеся особи не только способствуют передаче генов, поддерживая тем самым богатство популяционного генофонда на высоком уровне, но сохраняют и передают в следующие поколения экологические и поведенческие традиции семьи. В зависимости от состояния среды обитания видовой и количественный состав кормов семей меняется, но никогда не утрачивается способность к добыче копытных животных.

Сравнивая жизнедеятельность волка из разных популяций, легко выявить особенности их адаптаций и консерватизм, что в последующем может лечь в основу планов по управлению популяциями этого хищника через воздействие на определенные популяционные группировки волка.

Элиминация отдельных родительских пар и семей приводит к их разрушению, увеличению количества одиночных особей и таким образом влияет на структуру экологической ниши популяции, снижая пресс на копытных и увеличивая воздействие на других животных — потенциальных жертв этого хищника.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит охотоведов Тверской (до 1990 г. Калининской) области и инспекторов службы охраны Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника за оказанную помощь в сборе полевого материала по экологии и поведению волка.

Автор благодарит анонимных рецензентов за труд по редактированию статьи, ценные и точные замечания, не только способствовавшие качественному улучшению рукописи, но и дающие начало новым исследовательским идеям. Искренне признателен редакции журнала за добросовестное исполнение своих обязанностей и тактичность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания по теме “Динамика явлений и процессов в южнотаежном комплексе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника” (1-22-87-1).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Подтверждаю, что все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белянин В.Н. Волки в Жигулях // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих М.: Наука, 1979. С. 86–87.
- Бибииков Д.И., Матюшкин Е.Н. Взаимоотношения с птицами-падальщиками // Волк: происхождение, систематика, морфология, экология / Ред. Д.И. Бибииков. М.: Наука, 1985. С. 370–374.
- Вишневский Ю.Н. Некоторые черты зимней экологии волка Молого-Шекснинской низины // Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР / Ред. В.А. Забродин. М., 1982. С. 73–80.
- Карпенков С.Х. Концепции современного естествознания. М.: Культура и спорт, 1997. 520 с.
- Кожечкин В.В., Хританков А.М. Участие в утилизации добычи волков птиц и таежных зверей // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России / Мат. V междунар. науч.-практ. конф. (21–23 июня 2013 г., Москва). М.: МСХА, 2013. С. 282–284.
- Кочетков В.В. Динамика и структура популяций волка в фазе роста численности при антропогенном прессе: особенности и закономерности // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 229–238. [Kochetkov V.V. Dynamics and structure of developing wolf population under anthropogenic pressure: features and patterns // Biol. Bull. 2007. V. 34. P. 185–193.]
- Кочетков В.В. Филопатрия и дисперсия в популяции волка (*Canis lupus* L.) // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22 (3). С. 388–397. [Kochetkov V.V. Philopatry and dispersal in the wolf population (*Canis lupus* L.) // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8 (3). P. 317–325.]
- Любичев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46 (10). С. 1470–1486.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Beschta R.L., Ripple W.J. Wolves, trophic cascades, and rivers in the Olympic National Park, USA // Ecohydrology. 2008a. V. 1. P. 118–130.
- Beschta R.L., Ripple W.J. Recovering riparian plant communities with wolves, in northern Yellowstone USA // Restor. Ecol. 2008b. V. 3. P. 380–389.
- Beschta R.L., Ripple W.J. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States // Biol. Conserv. 2009. V. 142. V. 11. P. 2401–2414.
- Chitty D. Population process in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. V. 38 (1). P. 99–113.
- Gese E.M., Mech L.D. Dispersal of wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota, 1969–1989 // Can. J. Zool. 1991. V. 69. P. 2946–2955.
- Mech L.D., Adams L.G., Meier T.J. et al. The wolves of Denali. Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1998. 227 p.
- Vucetich J.A., Peterson R.O. Ecological studies of wolves on Isle Royale. Annual Report 2012–2013. www.isleroyalewolf.org

Wolf (*Canis lupus* L.) as a Model in Studies of the Structural and Functional Hierarchy of the Species Life Strategy

V. V. Kochetkov*

Central Forest State Natural Biosphere Reserve, Village Reserve, Tver region, Russia

*e-mail: kvaldai@mail.ru

Structural and functional vital activity of each animal species organically fits into the life of the biosphere. To understand their place and role, a new approach to study methods is needed. Based on many years of research (1975–2022) on the ecology and behavior of the wolf, an attempt was made to understand the features of the structural and functional hierarchy of the life strategy of this species. Shown with argumentation: the strategy of the Individual is to adapt to living in the environment; the couple's strategy is to form a habitat and fit into the general structure of the population; the Family's strategy is to raise and educate wolf cubs; Population strategy — to preserve genetic diversity, fixed adaptations and sustainability in the environment; the strategy of the Species is to preserve the habitat; strategy in the Community (biocenosis) — participation in the conservation and formation of certain species biodiversity; strategy in the Ecosystem (biogeocoenosis) — participation in structural, functional and energy processes.

Keywords: wolf, ecology, behavior, life strategy, structure, adaptation

УДК 599.742.11:591.524:591.58

ВОЛК (*Canis lupus* L.): ТЕРРИТОРИЯ ИЛИ УЧАСТОК ОБИТАНИЯ

© 2023 г. В. В. Кочетков*

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник,
поселок Заповедный, Тверская область, Россия

*e-mail: kvaldai@mail.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 10.08.2023 г.

Принята к публикации 13.08.2023 г.

Организация жизненного пространства популяций животных разнообразна, но в обобщенном варианте характеризуется двумя понятиями — “территория” и “участок обитания”. Первое предусматривает защиту “территории” одиночными особями, семейными парами, семьями, стаями с использованием акустических сигналов и ольфакторных меток для обозначения границ. Второе не предусматривает столь строгой защиты местообитания. Общеизвестно, что для семей волка характерен образ жизни по типу “территория”. Многолетние исследования экологии и поведения семей волка (1975–2022 гг.) в Центрально-Лесном биосферном заповеднике (ЦЛБЗ) не подтверждают этого мнения: представлены аргументированные сомнения в “территориальности” волков. Характер изменения размеров “территорий”, особенности расстановки меток, отсутствие конфликтных ситуаций позволяют предположить организацию жизненного пространства по типу “участок обитания”.

Ключевые слова: волк, популяционная группировка, семья, территориальность, участок обитания, ольфакторный сигнал, мочевые точки

DOI: 10.31857/S0042132423060066, **EDN:** QLIQFD

ВВЕДЕНИЕ

Общепризнанно, что каждая особь живет в определенных границах местообитания: индивидуально или в группе, например в составе пары, семьи, стаи, поселения. В зависимости от организации жизненного пространства поведение животных различается. В 1920 г. в опубликованной книге “Территория в жизни птиц” Э. Говард (по: Одум, 1986) впервые определил понятие территории как “охраняемый индивидуальный участок”. Если он не перекрывается с соседним местообитанием антагонистической особи, пары, семьи и активно охраняется, то его называют “территорией” (Одум, 1986). Последующие исследования этого феномена выявили способность особей к переходу от территориального к нетерриториальному образу жизни. При высокой обеспеченности кормами местообитания соседей малы и не перекрываются; антагонистические контакты редки. При низкой обеспеченности ресурсами — велики и перекрываются; количество территориальных конфликтов увеличивается. Неперекрывающиеся зоны предлагается считать “территориями”, а перекрывающиеся — “участками обитания” (Jenkins, 1961). Образ жизни по типу “территория” или “участок обитания” генетически закреплен в рамках жизненной стратегии вида (Панов, 1983).

Еще один характерный посыл авторов, исследующих особенности “территориальности” — наличие антагонизма между особями, семейными парами, семьями, стаями. Например, выселение молодых особей с родительской “территории” по достижении ими самостоятельности или половой зрелости связывают с переходом отношений родителей с отпрысками в антагонистическую фазу (Панов, 1983), но исключают из анализа второй вариант проявления жизненной стратегии: самостоятельный переход обученного молодняка к жизни вне семьи.

Исследователями не только предложены варианты и причины проявления стратегий “территория” и “участок обитания”, показаны значения среды обитания, визуальных, акустических и ольфакторных сигналов, но и указаны различные проявления той или иной формы использования местообитаний на видовом уровне. Предложена схема для углубленного исследования функциональной и поведенческой роли отдельных зон. Например, выделены поле активности, поле изоляции и поле агрессивности (Wasser, Wiley, 1979 по: Панов, 1983).

Основной вывод исследователей: размеры “территории” и “участка обитания” связаны с обеспеченностью кормовыми ресурсами. Если границы “участка обитания” лабильны, то при вхождении

популяции в фазу роста численности происходит ее уплотнение за счет уменьшения размеров “участков обитания”. Какие же механизмы обеспечивают рост численности популяции “территориальных” видов с постоянными границами? Этот вариант не рассматривался.

Волка относят к категории животных с “территориальным” образом жизни. В обоснование “территориальности” приводятся следующие аргументы: защита жизненного пространства семьи, постоянство границ и постановка пограничных знаков. Роль предупреждающих знаков выполняют вой и сигнальные биологические поля ольфакторных знаков: экскременты и мочевые метки. Принято считать, что предупреждающие метки ставятся по границам “территории” семьи, препятствуя вторжению других семей. В этом случае границы и размеры “территорий” должны быть постоянными и не перекрываться с соседними семьями. Но как в таком случае интерпретировать значение мочевых меток, которые наносятся в течение года семейными и одиночными особями не только по границам, но в других частях “территории”?

Многолетние наблюдения ученых за радиомечеными особями выявили непостоянство границ и размеров семейных “территорий”. Характерно, что флуктуации происходили ежегодно в национальном парке Денали на Аляске (Denali National Park and Preserve, USA) с 1986 по 1993 гг. (Mech et al., 1998), в Подразделении охотничьего хозяйства GMU 13 (Game Management Unit 13, USA) в южно-центральной части Аляски с 1976 по 1982 гг. (Ballard et al., 1987), в Зоне исследований Бервилля BSA (Bearville Study Area, USA) в северо-центральной части Миннесоты (Fuller, 1989) и в национальном парке Айл-Ройал (Isle Royale National Park, USA) с 1993 по 2014 гг. (Vucetich, Peterson, 2013).

Исследователи не рассматривали наличие взаимосвязи между “территориальностью” и фазами популяционного цикла волка, которые являются определяющими в динамике численности популяций этого хищника.

Цель настоящей работы — рассмотреть особенности организации и использования жизненного пространства семьями волка в ЦЛБЗ; выявить факторы, определяющие флуктуации размера местообитания семей и их границ; определить значение маркировочных меток; установить, по какому типу, “территория” или “участок обитания”, организована пространственная структура семей волка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в период с 1975 по 2022 гг. на контрольной территории в 1000 км² в ЦЛБЗ: заповедное ядро, его охранный зона и прилегающие к нему угодья охотничьих хозяйств.

Основные методы сбора полевого материала — маршрутный и тропление следов. С 1975 г. по 1981 г. по маршрутам было пройдено около 10000 км (пешком, на лошади, на велосипеде и на снегоходе), по следам волка — около 1000 км.

С 1975 г. по 1981 г. основное внимание было уделено “территориям” семей волка. В летне-осенний сезон месторасположение логова устанавливали методом подвывки и по направлению постоянных переходов взрослых особей на кольцевых маршрутах. Родителей семей различали по размеру отпечатка правой передней стопы на грунте, а по удаленности от логова обнаруженных следов семейной пары — размер “территории”. С отпечатка следа делали гипсовый слепок, а по нему уже снимали точные промеры длины и ширины следа (Кочетков, 2007). Уточняли наличие семьи на конкретной “территории” по следам молодых особей. Каждой семье было присвоено индивидуальное имя.

Количественный, возрастной и половой состав семьи в снежный период устанавливался по следам, лежкам и мочевым меткам (молодая до 1 года и взрослая особь). С использованием снегохода в марте при образовании наста после пороши в течение нескольких дней по следам проводились учеты семей, пар и одиночных особей. Полученные данные наносили на карту и определяли размеры “территории” семьи.

При регистрации мест обнаружения мочевых меток отмечали их расположение на местности (с максимально точной привязкой), объект мечения и наличие поскребов (царапаний) возле метки.

Для выявления реакции семей волка на мочевые метки незнакомых им волков в обработанные пробирки собирались ледышки мочевых меток в феврале 1980 г. от Белейкинской семьи и в марте — от Могилицкой.

При троплениях следов волка использовали планшеты из миллиметровой бумаги, а с внедрением в практику исследований навигаторов — Garmin GPSmap 60 и 62s. Созданы базы данных в программах Excel и MapInfo. При анализе жизнедеятельности волка только за период 1975–1981 гг. использованы данные: по мочевым меткам — 441 точка, по размерам следа — 224 точки (не считая многочисленных промеров, которые не заносились в дневник, когда было понятно, какой особи принадлежит этот след).

В процессе полевых исследований обнаружено в разных местах пять елей с маркировочными знаками от когтей и клыков. По прилипшим к смоле волоскам идентифицирована их принадлежность медведю, волку и кабану.

При статистическом анализе данных использовался коэффициент корреляции (R^2) в программе Excel.



Рис. 1. Картограмма территориального размещения семей волка зимой 1974/75 гг. 1 – Черноверховская, 2 – Горбуновская, 3 – Белейкинская.

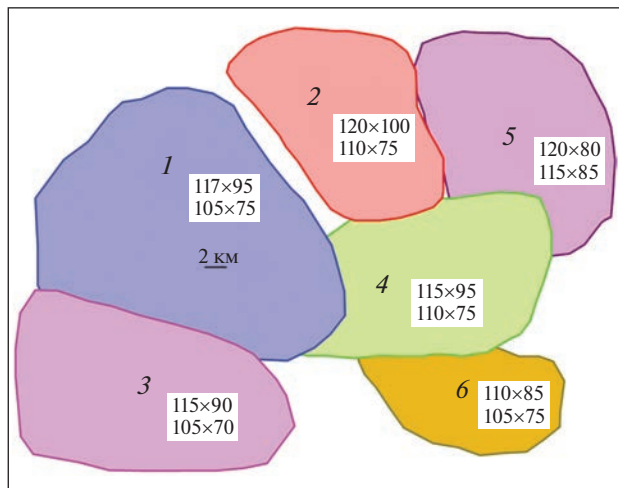


Рис. 2. Картограмма территориального размещения семей волка зимой 1979/80 г. 1 – Черноверховская, 2 – Горбуновская, 3 – Белейкинская, 4 – Столоватская, 5 – Могилицкая, 6 – Устинская; цифры в прямоугольниках – длина и ширина следа волка в мм: верхний ряд – самец, нижний – самка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Чтобы понять, какой тип организации жизненного пространства, “участок обитания” или “территория”, характерен для популяций волка, на примере ЦЛБЗ выявлены факторы, определяющие стабильность или вариабельность семейных “территорий”. При низкой численности волка в зимний период в начале 1970-х гг. размер “территории” в среднем составлял не менее 1100–1200 км² (две семьи), зимой 1974/75 гг. – 625–675 км² (три семьи), при плотности около 8 особей на 1000 км², а зимой 1978/79 гг. – 135–500 км²

(шесть семей) при плотности 15 особей на 1000 км² (Кочетков, 2007). Флуктуировали не только размеры, но и границы “территорий” (рис. 1, 2).

Аналогичные изменения наблюдались и в других популяциях волка (Ballard et al., 1987; Fuller, 1989; Mech et al., 1998; Vucetich, Peterson, 2013).

В 1970-х гг. большие размеры “территории” семей отмечались на фоне высокой численности лося, кабана, зайца-беляка, птиц семейства Тетеревиные. Только в совхозах и колхозах скот содержали на 30 фермах. В последние годы большие размеры “территории” (до 2500 км²) регистрировались при низкой численности диких, в первую очередь копытных (лось, кабан), и домашних животных. Наблюдалось снижение численности и количества семей в популяционной группировке волка (рис. 3).

Величина семейной “территории” волка взаимосвязана с его популяционной ячейкой: одиночка, пара и семья. В период 1975–1981 гг. “территории” пар были меньше, чем у семей, а у одиночек – 300–350 км². Размеры “территорий” семей представлены в табл. 1.

При статистическом анализе взаимосвязи между размером семьи и площадью “территории” $R^2 = 0.13$; между количеством семей и средним размером их территорий за период 1976/77–1980/81 гг. – $R^2 = 0.6$; $y = -0.0079x + 8.0496$, то есть чем больше семей, тем меньше средний размер семейной “территории”. Достоверность коэффициента корреляции взаимосвязи между размерами семьи и “территорией” для семей была следующей: Белейкинская – $R^2 = 0.3$, Горбуновская – $R^2 = 0.06$, Могилицкая – $R^2 = 0.5$, Столоватская – $R^2 = 0.74$, Устинская – $R^2 = 0.3$.

Для всех семей показатели среднего размера “территории” выглядели следующим образом: из трех особей – 403 км², из четырех – 218, из пяти – 428, из шести – 425, из семи – 575 км² ($R^2 = 0.5$; $y = 55.1x + 134.3$).

Для отдельных семей эти показатели были следующими: Устинская – средний размер семьи за 4 года составил 3.0 особи, а средний размер “территории” за эти же годы – 288 км², Столоватская – 3.2 особи (за 5 лет) и 347 км², Белейкинская – 3.8 особи (за 5 лет) и 358 км², Черноверховская – 5.0 особей (за 2 года) и 325 км², Могилицкая – 5.2 особи (за 5 лет) и 405 км², Горбуновская – 5.3 особи (за 6 лет) и 492 км². При статистическом анализе связи между средними размерами семей волка и усредненными размерами “территорий” $R^2 = 0.5$; $y = 47.774x + 166.13$.

Семейные “территории” не были постоянными как в сезонном, так и в многолетнем аспектах. В весенне-летний период их размеры составляли около 65 км². В течение 2–3 мес. размеры “терри-



Рис. 3. Численность популяционной группировки волка (экз./1000 км²), количество семей и одиночных особей.

тории” увеличивались до 120–150 км² и зимой достигали максимума за счет освоения новых местообитаний.

При высокой плотности популяционной группировки волка “территории” обитания в целом меньше, а при низкой – больше. Изменяются размеры, изменяются и их границы, но не вся пограничная линия, а лишь отдельные части. Границы “территории” перекрываются лишь частично. Характерно, что перекрывание наблюдалось не только зимой, но и в конце лета: зарегистрировано у Горбуновской, Столоватской, Могилицкой и Белейкинской семей. За весь период наблюдений (1975–2022 гг.) конфликтных ситуаций между семьями не отмечалось, чему способствовали выстав-

ляемые волками мочевые метки. На рис. 4 показано размещение этих меток на “территории” семьи.

Проанализируем размещение меток у семей при передвижении по “территории”.

А – с 14 января 1979 г. Могилицкая семья из пяти особей прошла в поисках добычи 46 км. Оставила 55 мочевых меток и лишь одна с поскребками, 34 экскремента. Отмечена одна неудачная охота на лося и три – на зайца-беляка (одна удачная), 57 пересечений следов лося и четыре – кабана. Были на месте удачной охоты на лося. Ели яблоки в четырех заброшенных деревнях, грызли череп собаки.

Б – с 15 февраля 1979 г. пара волков (Столоватская семья) прошла в южной части заповедного ядра 67 км в западном направлении, затем верну-

Таблица 1. Величина семей и размеры “территорий”

Семьи	Зимы					
	1975/76	1976/77	1977/78	1978/79	1979/80	1980/81
Белейкинская	3 ≥625	6 >525	нет	5 ≥450	3 >350	2 >200
Горбуновская	5	5 >500	5 >575	7 ≥500	5 >300	5 >400
Могилицкая	нет	7 ≥650	3 ≥325	5 400	6 >400	5 >250
Столоватская	нет	3 ≥500	3 400	4 135	3 400	3 >300
Устинская	нет	нет	5 300	2 275	3 >325	2 >250
Черновеховская	нет	нет	нет	нет	6 >350	4 >300

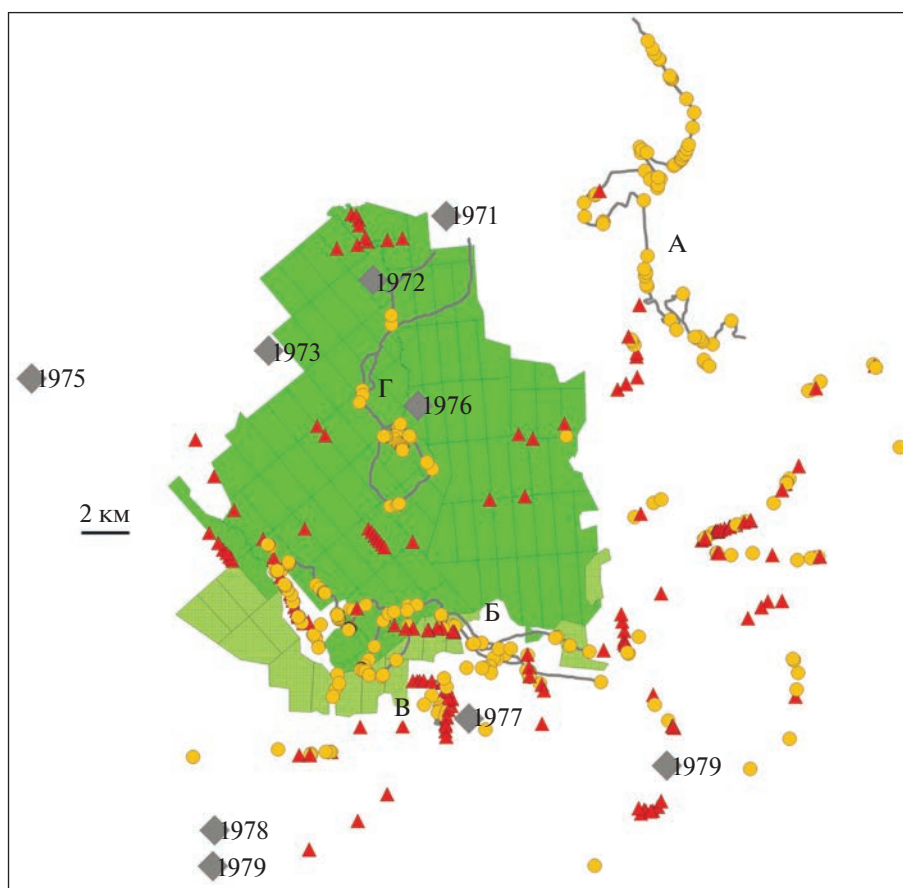


Рис. 4. Картограмма территориального размещения мочевых меток семей волка. $\blacklozenge$ — год и месторасположение логова семьи; $\bullet$ — мочевая метка ($n = 276$); $\blacktriangle$ — мочевая метка с поскребками ($n = 165$); А, Б, В и Г — перемещения семей волка (пояснения в тексте); кварталной сеткой выделено заповедное ядро.

лась и ушла в восточном направлении. Активно искали жертву. Оставили 72 мочевые метки.

В — 24 февраля 1976 г. пара волков (Столоватская семья) в поисках жертвы прошла по лесовозной дороге 9 км. 26 мочевых меток (19 с поскребками). При нападении на лося волк-самец получил травму внутренних органов от удара копытом. На лежке самца видны сгустки темной внутренней (при повреждении внутренних органов) крови. Несколько меток оставили на маршруте, покидая место неудачной охоты.

Г — 19 февраля 1980 г. Горбуновская семья из пяти особей преследовала самку лося 32 км. Оставила 28 мочевых меток.

Семья оставляла в среднем 1 метку на 1 км. Только у Столоватской пары в 1976 г. этот показатель равен 3 меткам на 1 км, и у нее высокая частота размещения меток с поскребками (73%), тогда как у других семей их не было (лишь у Могилицкой семьи одна метка с поскребком). В целом же, из 441 метки на долю с поскребками приходится 37%.

Волки оставляют мочевые метки в местах успешной охоты, что позволяет им точно находить

останки лося, кабана. Выходят к такой точке по прямолинейному маршруту (максимум за 500 м), а уже на месте ориентируются по оставленным ранее мочевым меткам. Посещение таких мест может быть неоднократным, и после каждого посещения они вновь оставляют метки. Например, на срезе выкопанной волком в снегу ямки к убою лося были видны четыре полосы от мочевых меток на разном удалении от почвы.

Мочевые метки волки ставят в двух вариантах — с поскребками (царапанье снега или почвы) и без. В зиму 2021/22 гг. отмечен новый вариант нанесения поскребов: не за мочевой меткой или до нее, как обычно, а вокруг метки, как это показано на примере Столоватской и Могилицкой семей на пограничных точках (рис. 5).

Если волки оставляют поскребки, значит это имеет какое-то значение. Некоторые исследователи полагают, что таким образом они разбрасывают метку для усиления запаха. Но волки царапают не саму мочевую метку, а грунт возле и даже на расстоянии от нее. На пограничных участках волки оставляют, наряду с заметными, и малозаметные



Рис. 5. 9 марта 2022 г. размещение поскребов возле мочевых меток Столоватской и Могилицкой (дальняя) семей.



Рис. 6. 19 февраля 2019 г. постоянные мочевые метки семейной пары и семьи, пять особей.

метки, возле которых поскребов не наблюдалось. Следовательно, можно предположить, что поскребы с учетом острого обоняния волка увеличивают зону запахового (от лап) и визуального усиления сигнального поля, а также его статусность.

В местах соприкосновения границ отдельных зон разных семей не отмечалось случаев уничтожения чужих меток. У каждой семьи были свои точки, как постоянные, так и дополнительные (рис. 6).

В марте 1980 г. собранные мочевые метки от Могилицкой семьи были нанесены на “территории” Белейкинской, а от Белейкинской — на “территории” Горбуновской семьи. Границы этих семей не соприкасались друг с другом. Белейкинская семья отреагировала на искусственные метки: метила маршрут в 2–3 раза чаще, чем обычно, и с

поскребами. Метки Белейкинской семьи размыл тающий снег при затяжной оттепели.

Зафиксирован еще один вариант маркировочных меток на стволе дерева: медведем и волком — когтями, кабаном — клыками (рис. 7).

На рисунке видны следы потертостей на корнях от тел этих животных. Но значение этих объектов, так называемых реперных точек, в жизни волка, медведя и кабана еще непонятно. Такие точки характерны не только для нашего района исследований. Фотоловушки регистрируют их и в других заповедниках (например, в Рдейском заповеднике Новгородской обл.).

ОБСУЖДЕНИЕ

В районе ЦЛБЗ площадь “территории” семьи не зависела от размера семьи, $R^2 = 0.13$. Аналогично и в GMU 13, $R^2 = 0.42$ (Ballard et al., 1987). Такая закономерность продиктована особенностями процесса формирования семейной “территории”. В летне-осенний период размер “территории” в среднем составлял 34% от максимального в зимний период. Величина выводка на размер “территории” не влияла, так как формировали ее родители семей, то есть пара особей. В зимний сезон, в период максимального расширения “территории” обитания, мочевые метки информировали о присутствии хозяев и препятствовали возникновению конфликтных ситуаций. Поэтому каждая семья владела той “территорией”, которая была сформирована в силу определенных факторов. Такой алгоритм постепенного увеличения семейной “территории” (лето → зима) является проявлением генетически закрепленной жизненной стратегии вида в поведении волка и не изменяется.

Трофический акцент при формировании размера семейной “территории” не являлся главным аргументом для родительских пар. Зимой 1975/76 гг. в ЦЛБЗ обитали три семьи, а зимой 1979/80 гг. — шесть. Существенных изменений в кормовой базе волка за этот период не произошло. Видимо, при наличии достаточных для полноценного питания кормовых ресурсов “территории” большей площади им не требовалось.

Что послужило причиной увеличения числа семей к зиме 1979/80 г.? Если волку присущ образ жизни по типу “территория”, а не “участок обитания”, то изменений границ и, естественно, размеров жизненного пространства семей не должно было произойти. Есть две причины объяснения этому: для волка характерен вариант “участок обитания”, а не “территория”, или же это проявление внутривидовых механизмов саморегуляции, допускающих внедрение вновь сформированных семей на определенной фазе популяционного цикла.

В период 1971–1981 гг. популяция волка в Калининской обл. (с 1991 г. Тверской) и в других регионах СССР перешла в фазу роста: численность увеличилась от 110 до 1085 особей, количе-



Рис. 7. Ель — реперная маркировочная точка для волка, медведя и кабана.

ство пар — от 6 до 32, семей — от 10 до 157 (Кочетков, 2007). Уплотнение пространственной структуры популяционной группировки волка в ЦЛБЗ наблюдалось в период 1975–1981 гг. — от трех до семи семей. Это вызвало увеличение числа семейных “территорий”, но уменьшение их размеров, зональное изменение границ и увеличение секторов их перекрывания: площадь “территорий” отдельных семей сократилась в 1.2–3.7 раза (табл. 1). Если принять гипотезу, что в фазе роста включаются популяционные механизмы, способствующие уплотнению популяции за счет новых семей, то как объяснить динамику границ и размеров семейных “территорий” в остальных фазах популяционного цикла — снижение и стационарная численность, которая наблюдалась и в других популяциях волка (Ballard et al., 1987; Fuller, 1989; Mech et al., 1998; Vucetich, Peterson, 2013)? Следовательно, необходимо признать факт, что в популяциях волка жизненное пространство семей организовано по типу “участок обитания”, а не “территория”. Подтверждает это и определенная особенность размещения мочевых меток семей — как на границе “тер-

ритории”, так и внутри нее, которая расходится с общепризнанным мнением, что они исполняют роль пограничных знаков.

Волки оставляют мочевые метки не только на лесных просеках и дорогах, которые могут указывать на границу семьи, так как именно здесь наиболее часто ставятся метки с поскребками, но и при перемещениях внутри семейной “территории”. По частоте и интенсивности мечения различий между метками на границе и внутри “территории” не обнаружено. Но отмечалось интенсивное мечение всеми членами семьи возле убоев лося. Снежный холмик походил на ледяную горку. Не фиксировалось присутствия соседних семей на чужих убоях лося, кабана. Периодически перемещения семей отклонялись от пограничных маршрутов на “территорию” соседней семьи, но и там члены семьи оставляли мочевые метки. В таких зонах семья-хозяин метила маршрут чаще, усиливая статус меток количеством и интенсивностью поскребов возле объекта мечения. Конфликтных ситуаций между семьями в пограничных зонах и в секторах вторжения не регистрировалось.

Следовательно, мочевые метки выполняют две функции — предупреждающего сигнала для других волков на пограничных участках и ориентирующего знака на семейной “территории”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрим основные доводы в подтверждение организации жизненного пространства семей волка по типу “участок обитания”.

“Территория” семьи начинает формироваться с рождения волчат, постепенно увеличиваясь и достигая максимума зимой. С расширением “территории” изменяются и ее границы. Но непостоянство границ является одним из условий для организации жизненного пространства по типу “участок обитания”.

Размеры “территорий” и их границы изменялись на всех фазах популяционного цикла как в ЦЛБЗ, так и в других популяциях волка. Непременное условие для варианта “территория” — антагонистическое поведение соседних особей (семей) волка. Но конфликтных ситуаций между ними за весь период наблюдений не регистрировалось.

Маркировочные (мочевые) метки выполняют функцию сигнального биологического поля: на границе семей особи предупреждают других волков о своем присутствии, а внутри “территории” метки помогают при поиске жертвы и значимых точек в пространстве. Такой вариант понимания значения ольфакторных знаков в жизни волка характерен для “участка обитания”.

Таким образом, обобщая анализ влияния на организацию жизненного пространства семей волка фаз популяционного цикла, динамики размеров территорий обитания и их границ, значения мочевых меток и трофических условий можно констатиро-

вать, что для популяций волка характерен образ жизни по типу “участок обитания”, а не “территория”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит охотоведов Тверской (до 1990 г. Калининской) области и инспекторов службы охраны Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника за оказанную помощь в сборе полевого материала по экологии и поведению волка.

Автор благодарит анонимных рецензентов за труд по редактированию статьи, ценные и точные замечания, не только способствовавшие качественному улучшению рукописи, но и дающие начало новым исследовательским идеям. Искренне признателен редакции журнала за добросовестное исполнение своих обязанностей и точность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных и подготовка рукописи выполнены в рамках государственного задания по теме “Динамика явлений и процессов в южнотаежном комплексе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника” (1-22-87-1).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Подтверждаю, что все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кочетков В.В.* Динамика и структура популяций волка в фазе роста численности при антропогенном прессе: особенности и закономерности // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 229–238. [*Kochetkov V.V.* Dynamics and structure of developing wolf population under anthropogenic pressure: features and patterns // Biol. Bull. 2007. V. 34. P. 185–193.]
- Одум Ю.* Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Панов Е.Н.* Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 427 с.
- Ballard W.B., Whitman J.S., Gardner C.L.* Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska // Wildlife monographs. 1987. № 98. 54 p.
- Fuller T.K.* Population dynamics of wolves in north-central Minnesota // Wildlife monographs. 1989. № 105. 41 p.
- Jenkins D.* Social behaviour in the partridge *Perdix perdix* // Ibis. 1961. V. 103a. P. 155–186.
- Mech D., Adams L., Meier T. et al.* The wolves of Denali. Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1998. 227 p.
- Vucetich J.A., Peterson R.O.* Ecological studies of wolves on Isle Royale. Annual report 2012–2013. www.isleroyale-wolf.org

Wolf (*Canis lupus* L.): Territory or Habitat

V. V. Kochetkov*

Central Forest State Natural Biosphere Reserve, village Reserve, Tver region, Russia

*e-mail: kvaldai@mail.ru

The organization of the living space of animal populations is diverse, but in the generalized variant it is characterized by two concepts – “territory” and “habitat area”. The first provides for the protection of the “territory” by single individuals, married couples, families, flocks using acoustic signals and olfactory labels to mark boundaries. The second does not provide for such strict habitat protection. It is generally recognized that wolf families are characterized by lifestyle according to the “territory” type. But long-term studies of the ecology and behavior of wolf families (1975–2022) in the Central Forest Biosphere Reserve do not confirm this opinion: reasoned doubts about the “territoriality” of wolves are presented. The nature of the change in the size of the “territories”, the features of the placement of labels, the absence of conflict situations suggest the organization of living space according to the type of “habitat”.

Keywords: wolf, population group, family, “territoriality”, “habitat area”, olfactory signal, urinary points

УДК 582.632.1;575.8+57.063

РОД *Betula* L.: ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ И ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ

© 2023 г. Л. В. Ветчинникова¹, *, А. Ф. Титов², **

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

²Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

*e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

**e-mail: titov@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 28.06.2023 г.

После доработки 23.07.2023 г.

Принята к публикации 25.07.2023 г.

Обобщены и систематизированы результаты исследований отечественных и зарубежных авторов, отражающие популяционно-генетические особенности основных представителей рода *Betula pendula* Roth, произрастающих в лесной зоне Европы: береза повислая *Betula pendula* Roth, береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh., карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Приводятся сведения о формировании здесь популяций березы и о путях ее миграции при реколонизации после ледникового периода. Показано, что определенная географическая и климатическая приуроченность способствовали возникновению здесь гибридных зон разных видов березы, которые повлияли на дальнейшую эволюцию этого рода. Рассматривается роль гибридизации в формировании генетической структуры популяций березы, расположенных на территории северо-западной части континентальной Европы, где в результате интрогрессии могли появиться необычные генотипы и гаплотипы, среди которых, предположительно, выделилась карельская береза. Предполагается, что интрогрессивная гибридизация видов, периодически наблюдаемая в роде Береза, может являться одной из главных причин, которая затрудняет четкую таксономическую идентификацию березы повислой и березы пушистой. Отмечается также, что карельская береза, несмотря на ее соответствие общепринятым биологическим критериям вида, по-прежнему считается разновидностью березы повислой (Hämet-Ahti et al., 1992). На основании анализа популяционно-генетических особенностей представителей рода *Betula* L. авторы пришли к заключению о целесообразности сохранения видового статуса для березы повислой и березы пушистой, несмотря на определенные трудности с их идентификацией, и о желательности выделения карельской березы в качестве самостоятельного биологического вида. Подчеркивается важность и актуальность изучения популяционно-генетических особенностей как широко распространенных, так и редких представителей рода *Betula* L. в плане разработки эффективных способов и мер по их селекции и воспроизводству наиболее ценных генотипов в качестве надежной научной основы устойчивого лесопользования.

Ключевые слова: береза повислая *Betula pendula* Roth, береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh., карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, гибридизация, популяции, генетическое разнообразие и дифференциация, таксономия

DOI: 10.31857/S0042132423060108, **EDN:** SKVZDK

ВВЕДЕНИЕ

В целом ряде регионов мира и даже в некоторых странах, подобно России, березы воспринимаются как один из национальных символов, который неизменно привлекает к себе внимание не только ученых и специалистов, но и обычных людей, что объясняется разными причинами, в частности их широкой представленностью в дендрофлоре. Например, на территории лесной зоны Евразии среди лиственных древесных пород наиболее распространенной является береза повислая *Betula pendula* Roth, которая произрастает

здесь во всех климатических зонах, кроме тундры. Почти повсеместно ей сопутствует береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. Однако наиболее часто они встречаются в Северной Европе и европейской части России. В Скандинавии и странах Балтии доля березы в общем объеме древостоя колеблется от 11 до 28% (Hunynen et al., 2010), а в Московской области она занимает более 40% от общей площади лесов (Маслов и др., 2019). При этом оба вида, имея в значительной степени перекрывающиеся ареалы, различаются по отношению к факторам внешней среды: освещенности, влажности и трофности. Береза повислая занима-

ет первый ярус в древостое и предпочитает сухие, затененные места с пониженным содержанием азота. Береза пушистая, напротив, чаще выступает в качестве примеси к лесообразующим породам, но, произрастая в более разнообразных биотопах, в результате охватывает больше фитоценологического пространства, чем береза повислая (85 и 72% соответственно) (Попов, 2017). Еще один аборигенный представитель европейской лесной дендрофлоры — карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Однако лесов она не образует и предпочитает хорошо освещенные места на землях, менее благоприятных по плодородию для других древесных пород. Возможно, изначально ареал карельской березы был сплошным, но в связи с низкой численностью ее популяций (за исключением территории Беларуси), обусловленной разными причинами, в настоящее время он приобрел явно выраженную дискретность, а сама она оказалась в группе редких растений (Ветчинникова, Титов, 2019).

Интересно, что в силу значительного сходства при описании березняки, произрастающие в бореальных лесах, часто рассматриваются в рамках одной формации без разделения на виды (береза повислая или береза пушистая) (Василевич, 1996; Морозова и др., 2022). Среди причин этого следует назвать высокий полиморфизм и внутривидовое разнообразие, которые в целом характерны для рода *Betula* L. Видимо, поэтому еще Регель (Regel, 1865; Natho, 1964) подчеркивал сложность таксономической обработки рода *Betula* L. Наличие деревьев со смешанным проявлением морфологических признаков, характерных для березы повислой и березы пушистой, свидетельствует, скорее, об их гибридном происхождении, что при оценке видовой принадлежности затрудняет применение тех или иных диагностических критериев (Маслов и др., 2019; Маслов, 2021; Ashburner, McAllister, 2013; Linda et al., 2017; Amphlett, 2021). Карельская береза, в отличие от своих ближайших сородичей обладающая уникальной узорчатой древесиной, согласно существующей ботанической номенклатуре, считается разновидностью березы повислой. Особенности структуры ее популяций (пространственной, экологической, возрастной, половой и генетической) описаны нами ранее (Ветчинникова, Титов, 2019, 2020а).

В настоящей работе предпринята попытка обобщения и систематизации данных отечественных и зарубежных авторов с целью выявления популяционно-генетических особенностей березы повислой, березы пушистой и карельской березы, а также определения тех трудностей, которые связаны с их видовой идентификацией и установлением таксономического статуса.

ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ В СЕВЕРНОЙ ЕВРОПЕ

Хорошо известно, что те или иные изменения в структуре биоценозов, в том числе появление одних видов и исчезновение других, часто связаны с крупномасштабными климатическими сдвигами (Tkachuk, 1983; Grimm, Renner, 2013). На основании реконструкции динамики популяций березы повислой показано, что, несмотря на длительную историю вида в целом (примерно 65 млн лет), увеличение эффективной численности ее популяций и их генетического разнообразия произошло лишь в течение последних 1–2 млн лет (Salojärvi et al., 2017). Зарегистрированы также и резкие спады численности популяций березы повислой, которые, как и у многих других видов, происходили, как правило, в соответствии с хорошо известными периодами глобальных изменений природной среды и климата: мел–палеоген (К–Pg), эоцен–олигоцен (Е–Og), средний миоцен (М) и плейстоцен (Ple). Заметим, что график изменений численности популяций березы повислой, первоначально опубликованный авторами, был построен на основании произвольной частоты мутаций нуклеотидов, равной 1×10^{-9} на одно поколение. Однако для долгоживущих видов до сих пор существуют определенные трудности в оценке данной величины, а также времени одной генерации (то есть времени между двумя последовательными поколениями). В связи с этим, специально для березы повислой время одной генерации было пересмотрено в расчетах на 10, 40 и 80 лет. Это связано с тем, что в репродуктивную фазу береза повислая вступает примерно в возрасте 10 лет, а продолжительность жизни может достигать 120–150 лет. Позднее с учетом этого были опубликованы скорректированные графики (Salojärvi et al., 2019). В результате общая динамика величины эффективной численности популяций березы повислой сохранилась, но абсолютные даты ее изменений сместились. Так, по уточненным данным, наиболее резкое начальное сокращение численности популяций березы повислой произошло 34 млн лет назад, а не вблизи границы мела и палеогена, как предполагалось ранее, а последнее — примерно 2.6 млн лет назад. Указанные различия отражают проблемы, возникающие перед исследователем при изучении эволюционной истории многолетних древесных растений, для которых пока сохраняется неопределенность с принципами расчета частоты мутаций и с установлением продолжительности времени смены одного поколения другим для каждого конкретного вида.

Считается, что становление и развитие современной растительности на значительной части территории Европы началось примерно 12000–10000 лет назад, когда отступающий ледник освободил обширные территории для ее расселения

Таблица 1. Динамика растительности Южной Карелии в голоцене в соответствии с климатохронологической шкалой (по: Елина, Филимонова, 2007, с изменениями)

Рубежи, лет назад	Климат от современного уровня		Климатические стадии и их подстадии	Виды-доминанты и содоминанты	Подзона
	$\Delta T^{\circ}\text{C}$ года	Δ осадки, мм/год			
9300	–6	–175	PB	<i>Betula pubescens</i> , <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	ЛТ
8900	–4	–150	BO ₁	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> + <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	ЛТ
8300	–1 (–3)	–75	BO ₂	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> + <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	СТ
8000	–2	–50	BO ₃	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i>	СрТ
7000	+1	–25	AT ₁	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i> , эмпирическая граница <i>Picea</i>	СрТ
6000	0	175	AT ₂	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i>	Ср–ЮТ
4700	+2.5	0	AT ₃	<i>Pinus</i> + <i>Picea</i> + <i>Betula</i> + широколиственные породы	ЮТ (ПодТ)
4300	0	+50	SB ₁	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> + широколиственные породы	ЮТ
3200	+2	+25 (+50)	SB ₂	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> + широколиственные породы	ЮТ
2500	+1	+50	SB ₃	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> (широколиственные породы)	ЮТ (СрТ)
1800	+0.5	–50	SA ₁	<i>Picea</i> + (<i>Pinus</i>)	СрТ
800	+1	+25 (–25)	SA ₂	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i>	СрТ

Примечание: виды-доминанты выделены полужирным шрифтом; климатические стадии и их подстадии: PB – пребореальный, BO – бореальный, AT – атлантический, где индексы 1, 2, 3 означают соответственно потепление, похолодание и потепление; SB – суббореальный, где индексы 1, 2, 3 означают соответственно похолодание, потепление и похолодание, SA – субатлантический, где индексы 1, 2 означают соответственно похолодание и потепление; подзоны: ЛТ – лесотундра, СТ – северная тайга, СрТ – средняя тайга, ЮТ – южная тайга, ПодТ – подтайга.

(Елина и др., 2000; Волкова, 2015; Willis et al., 2000; Consensus..., 2003). Палеоботанические и палеогеографические исследования показали, что активное формирование популяций березы на территории Северной Европы наблюдалось в период позднеледниковья–голоцена, когда палеорастительность Фенноскандии была представлена белой тайгой, а затем березовыми и сосново-березовыми лесами (Елина, Филимонова, 2007; Lamb, 1977; Huntley, Birks, 1983) (табл. 1).

Территория повторно заселялась за счет растений, преадаптированных к сходным суровым условиям (альпийские виды из прилегающих горных областей) (Savile, 1972; Jadwiszczak, 2012), или же за счет сохранившихся видов из аналогичных экологических ниш прошлых эпох (Толмачев, 1962). В дальнейшем периодически происходили изменения ареалов произрастающих здесь видов растений. Так, к началу суббореального периода (около 4700 лет назад) в связи с колебаниями климата береза почти полностью была вытеснена хвойными породами, сформировавшими послеледниковые леса (табл. 1). Заметим, что различать видовой статус, например березы, по ископаемой пыльце не всегда представляется возможным (Jadwiszczak, 2012).

Прогресс, наблюдаемый за последние два десятилетия в области молекулярной филогеографии, не только открывает, но и уже в определенной степени демонстрирует новые возможности для реконструкции миграционных путей отдельных видов растений в позднеледниковье (Palmé et al., 2003, 2004; Maliouchenko et al., 2007; Jadwiszczak, 2012). Для этого, как правило, используется метод анализа микросателлитных последовательностей хлоропластной ДНК. У березы, как и у других лиственных пород, хлоропластная ДНК передается только по материнской линии (Баранов и др., 2016, 2019; Dumolin et al., 1995) и не подвергается половой рекомбинации, поэтому на ее основе в общей популяционной выборке можно выделить группы генетически родственных деревьев. Так, у всех видов березы, произрастающих в Европе, выявлены две основные группы гаплотипов А и С (рис. 1а, б). По мнению ряда исследователей, гаплотипы А и С в силу широкого распространения, вероятно, являются наиболее древними (Watterson, Guess, 1977) и, скорее всего, присутствовали у общих предков изученных видов березы (Järvinen et al., 2003). При этом установлено, что гаплотип А преобладает в популяциях березы пушистой, березы повислой и березы карликовой в западной и северо-западной части Европы (Palmé et al., 2003,

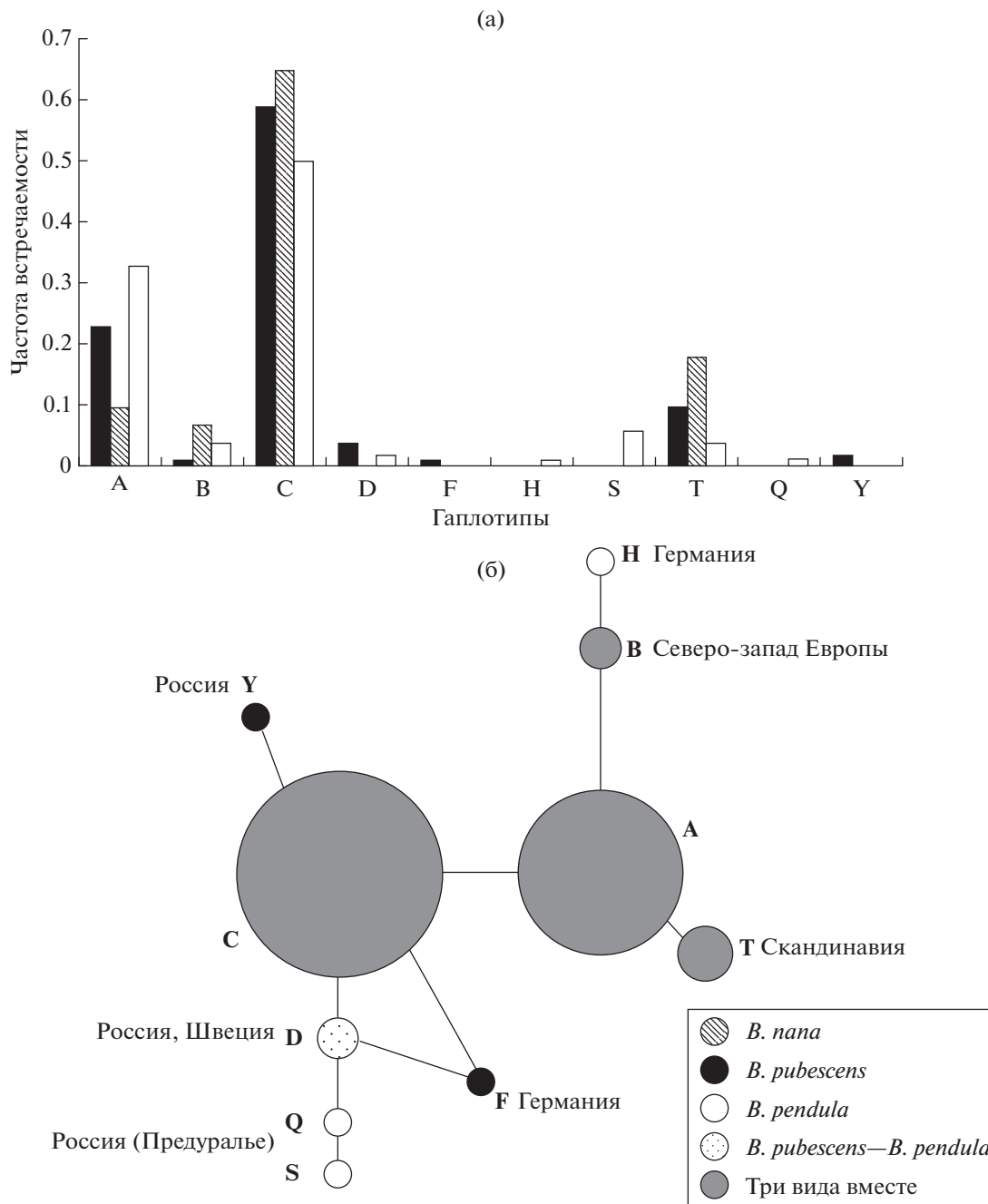


Рис. 1. Частота встречаемости отдельных гаплотипов хлоропластной ДНК в абсолютных (а) и относительных (б) единицах у разных видов березы на территории различных стран в европейской части их ареалов. Диаметр каждого круга (б) примерно пропорционален частоте гаплотипа (по: Palmé et al., 2004, с изменениями).

2004), а гаплотип С — в основном в восточной и юго-восточной (Maliouchenko et al., 2007; Jadwiszczak, 2012). Редкий гаплотип Т, чаще выявляемый у березы пушистой и березы карликовой (рис. 1а), вероятнее всего, появился относительно недавно в результате интрогрессии и распространился на локальном уровне, в частности в Скандинавии (рис. 1б). Такое генетическое распределение указывает на существование двух основных

центров происхождения березы, один из которых расположен к северу от Альп, а другой — у подножия Уральских гор (Palmé et al., 2004; Jadwiszczak, 2012) или у оз. Байкал (Tsuda et al., 2017). Географическая структура в распределении митотипов у сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. подтвердила гипотезу о возможности послеледниковой ее реколонизации из рефугиумов Европы и Урала (Semerikov et al., 2018).

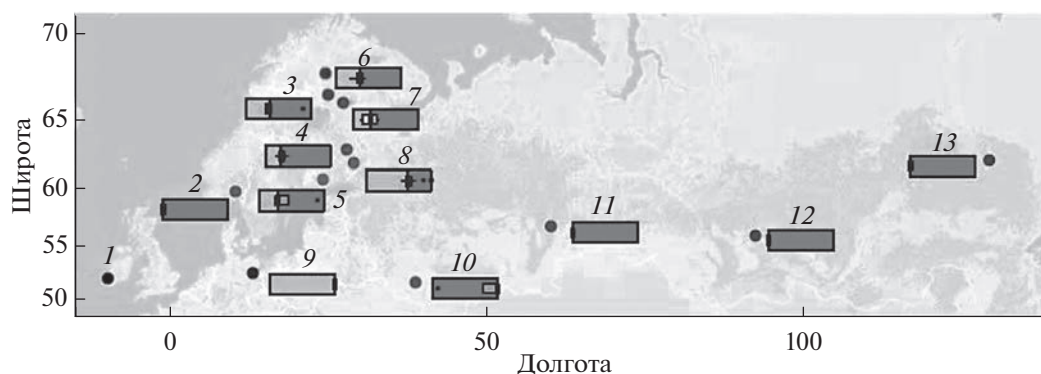


Рис. 2. Пространственное распределение (по: Salojärvi et al., 2017, с изменениями) изученных особей березы повислой и выявленные у них на основании анализа ядерной ДНК фрагменты генома европейской (западной) (светло-серый цвет) и азиатской (восточной) (темно-серый цвет) предковых популяций с наличием гибридной зоны на территории Финляндии; кружками и цифрами обозначены места сбора образцов (n – количество образцов). 1 – Ирландия, $n = 4$; 2 – Норвегия, Drøbak, $n = 4$; 3–8 – Финляндия: 3 – Rovaniemi, $n = 5$, 4 – Vehmersalmi, $n = 5$, 5 – Loppi, $n = 4$, 6 – Kiittilä, $n = 5$, 7 – Posio, $n = 5$, 8 – Punkaharju, $n = 23$; 9 – Германия, $n = 1$; 10–13 – Россия: 10 – Воронеж, $n = 4$, 11 – Екатеринбург, $n = 4$, 12 – Красноярск, $n = 4$, 13 – Якутск, $n = 4$.

Интересно, что на основании анализа хлоропластной, а затем и ядерной ДНК (Palmé et al., 2003, 2004; Maliouchenko et al., 2007; Jadwiszczak, 2012; Wang et al., 2016) для березы повислой, произрастающей в Европе, установлено существование двух предковых популяций, условно разделенных на европейские (западные, юго-западные) и азиатские (восточные, юго-восточные), с наличием зон вторичной интрогрессии на территории Финляндии (рис. 2) (Hewitt, 2001; Järvinen et al., 2003; Salojärvi et al., 2017). Это означает, что после того, как лед начал отступать, береза повислая, являясь раннесукцессионной породой, активно занимала подходящие ей местообитания и быстро распространялась на север. Более того, реколонизация ею данной территории после оледенения происходила как с запада, так и с востока (Palmé et al., 2003). При этом в Скандинавии преобладали популяции западной гаплогруппы, а в Финляндии – восточной (~70–90%). Высказано предположение, что распространение на территории Финляндии популяции восточной гаплогруппы березы повислой происходило более активно, чем западной, поскольку Скандинавские горы замедляли или полностью препятствовали распространению последней через Норвегию и Швецию (Järvinen et al., 2003). Возможно, это отражает географическое разделение и других видов во время последнего ледникового периода и их воссоединение после отступления ледника, как было показано ранее в результате изучения хлоропластной ДНК (Lascoux et al., 2004). Аналогичные результаты получены также на основании изучения митохондриальной ДНК сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (Semerikov et al., 2018).

Важнейшими факторами становления каждой популяции в отдельности и популяционной

структуры вида в целом являются адаптивные приспособления к условиям существования (Животовский, 2016). На основании секвенирования ядерного генома березы повислой, произрастающей в разных природно-климатических условиях в бореальных лесах Евразии, получены первые результаты по изучению ее адаптаций, связанных с геномом (Salojärvi et al., 2017). Установлено, что в процессе эволюции у березы повислой происходили полногеномные дупликации и тандемные дупликации. Изменение ploidy способствовало увеличению количества транскрипционных факторов, связанных с регуляцией роста и развития растений, а тандемные дупликации способствовали увеличению количества генов, участвующих в адаптации растений к факторам внешней среды. В ходе этих исследований у березы повислой обнаружены светочувствительные гены *PHYC* и *FRS10*, контролирующие рост, развитие и плодоношение растений, активность которых связана с природно-климатическими условиями мест ее произрастания. Другие два гена, также впервые обнаруженные в геноме березы повислой, – *КАК* и *MED5A* – экспрессируются в клетках камбия и определяют соотношение ксилемы и флоэмы в ходе формирования ее сосудистой системы.

Следует также добавить, что не у всех существующих к настоящему времени видов растений можно проследить последствия далеких палеогеографических событий, оказавших влияние на формирование современной генетической структуры их популяций. Считается, что для листовенных пород генетические процессы внутри ареалов конкретных видов до сих пор не завершились, поскольку 12–10 тыс. лет, прошедшие после отступления последнего ледника, для древесных растений не значительны по продолжительности,

если соизмерять с числом их последовательных поколений. На современном этапе благодаря наличию зон вторичной интрогрессии и продолжающегося действия естественного отбора могли возникнуть уже новые необычные генотипы и гаплотипы, соответствующие, например, карельской березе. Ее появление исключительно на северо-западе континентальной Европы, скорее всего, стало результатом особого направления в эволюции рода Береза, сопровождавшейся сложными генетическими процессами, обусловленными природно-климатическими изменениями в данном макрорегионе в период глобального похолодания, отмеченного в течение Малого ледникового периода (примерно между 1300 и 1850 гг.) (Ветчинникова, Титов, 2016, 2021). А высокая генетическая полиморфность и адаптивный характер ряда анатомо-морфологических и физиолого-биохимических признаков, сформировавшихся в этих специфических природно-климатических условиях, позволили, как нам представляется, карельской березе закрепиться на данной территории.

РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОСНОВНЫХ ВИДОВ РОДА *Betula* L.

Высокая концентрация близкородственных перекрестноопыляемых видов березы на территории северо-западной части Европы, вероятно, стала важной предпосылкой для возникновения здесь зон вторичной интрогрессии, которые обуславливают существенное повышение генотипического и фенотипического разнообразия. Гибридизацией также можно объяснить географическое распределение генотипов и гаплотипов (Palmé et al., 2004). В частности, у деревьев березы повислой и березы пушистой более высокое сходство наблюдается в симпатрических популяциях, по сравнению с аллопатрическими.

На возможность гибридизации разных видов березы неоднократно указывали многие авторы (Махнев, 1987; Данченко, 1990; Цвелев, 2002; Коропачинский, 2013; Odland, 1994; Thórsson et al., 2007; Schenk et al., 2008). Однако интрогрессивная гибридизация наблюдается только в зоне перекрытия ареалов родственных видов, при нарушении репродуктивной изоляции и совпадении сроков цветения этих видов, а также при наличии экологических ниш, пригодных для распространения интрогрессантов. В противном случае естественная гибридизация между ними не происходит. Так, при продвижении на восток вероятность скрещивания березы повислой и березы пушистой резко снижается (Махнев, 1987; Мигалина и др., 2009; Natho, 1959), поскольку климат приобретает все более континентальный характер. В результате между этими видами усиливаются

различия не только в сроках цветения, но и по условиям их местообитаний.

Исследования последних десятилетий показывают, что многие виды рода *Betula* L. характеризуются высоким уровнем разнообразия (Wagner et al., 2000) в связи с тем, что их изменчивость если не полностью, то в своей значительной части обусловлена комплексом двойных и тройных гибридов и бэккроссов разных поколений (Цвелев, 2002; Коропачинский, 2013; Palmé et al., 2003, 2004). Результатом более ранней гибридизации считается и появление березы пушистой, что отчасти является причиной ее более высокого полиморфизма, по сравнению с березой повислой. Долгое время существовала точка зрения, согласно которой береза пушистая — автотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у березы повислой. Однако к настоящему времени многие авторы пришли к выводу, что береза пушистая — не автотетраплоид, а аллотетраплоид, то есть в ее генотипе присутствуют два разных диплоидных генома, только один из которых соответствует геному березы повислой (Howland et al., 1995; Tsuda et al., 2017). Что касается источника второго генома, составляющего тетраплоид березы пушистой, то здесь мнения расходятся. Одни авторы называют источником второго генома березу карликовую *Betula nana* L. (Баранов, 2003; Ananthawat-Jónsson et al., 2010; Wang et al., 2014), другие — березу приземистую *Betula humilis* (Walters, 1968), а третьи — такой диплоид, который, по-видимому, уже не существует в природе (Howland et al., 1995). Однако береза повислая и береза пушистая, имея определенные морфологические различия (табл. 2), весьма близки друг другу по многим физиолого-биохимическим показателям, а выявляемые между ними различия не столь велики и носят преимущественно количественный характер (Lundgren et al., 2011).

Это свидетельствует не только об их филогенетической близости, но и о возможности гибридизации между ними (что и подтверждается многочисленными фактами, зафиксированными в естественных условиях). Аллотетраплоидность березы пушистой, или присутствие в ее генотипе ($2n = 56$) генома березы повислой ($2n = 28$), очевидно, облегчает гибридизацию между этими видами, имеющими разную плоидность. Однако наличие деревьев со смешанным проявлением внешних признаков затрудняет определение их видовой принадлежности в полевых условиях (Маслов, 2021; Brown et al., 1982; Atkinson et al., 1997).

Карельская береза, несмотря на гибридное происхождение, по морфологическим признакам побегов, форме листовой пластинки и в целом кроны, а также по эдафическим условиям в местах произрастания проявляет большое сходство с березой повислой (рис. 3), очевидно, поэтому

Таблица 2. Некоторые морфологические признаки березы повислой и березы пушистой (по: Ветчинникова, 2004, с изменениями)

Признак	Береза повислая	Береза пушистая
Форма листьев	От ромбовидной до треугольно-яйцевидной с вытянутой вершиной (часто загнутой вбок) и широким клиновидным основанием	От яйцевидной до широкояйцевидной с коротко заостренной вершиной, закругленным основанием и опушением в углах жилок на нижней стороне листа
Поверхность стебля молодых побегов	С многочисленными смолистыми “бородавками”	Опушенная, без “бородавок”
Форма кроны	Ветви I порядка направлены вверх под углом $<45^\circ$, остальные свисают вниз	Ветви направлены вверх под углом $>45^\circ$, вниз не свисают
Поверхность ствола	Кора грубо трещиноватая, чечевички едва заметны	Береста белая с хорошо выраженными чечевичками
Крылатка (плод)	Крыло шире орешка $\sim$ в 2 раза	Крыло равно орешку или немного шире его

она считается ее разновидностью. С другой стороны, целый ряд авторов (Любавская, 1978; Hiptikka, 1922) указывают на сходство карельской березы с березой пушистой. Об этом, в частности, свидетельствует наличие у обеих различных форм роста: от высокоствольной до короткоствольной и кустообразной. В пределах ареала карельская береза обычно произрастает совместно с березой повислой и березой пушистой. Финские исследователи неоднократно отмечали, что при посеве семян карельской березы обнаруживается и береза пушистая (Sargas, 1966). Признаком гибридного происхождения карельской березы может выступать также и сам факт появления в ее семенном потомстве (от свободного опыления) особей с признаками, характерными для березы повислой или березы пушистой. Но главная отличительная особенность карельской березы (рис. 3в) — уникальная узорчатая древесина (Ветчинникова, Титов, 2019), которая внешне, наряду с другими косвенными признаками, прижизненно проявляется в виде утолщений или выпуклостей на поверхности ствола и отсутствует у других видов березы (рис. 3а, б).

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗНЫХ ВИДОВ БЕРЕЗЫ

Как известно, на основе биологических особенностей вида, его взаимодействия с другими видами и под влиянием факторов внешней среды формируется структура популяций (Динамика..., 2004). Несмотря на то, что последняя реколонизация березой повислой европейской части России прошла около 10 тыс. лет назад, она могла оставить определенный след в генетической структуре ее современных популяций. Являясь анемофильным растением, береза повислая характеризуется интенсивным потоком генов (так как пыльца и семена,

имеющие крылатки, переносятся ветром на значительные расстояния), который мог внести изменения в первоначальную генетическую структуру популяций. Хлоропластная ДНК, передаваемая по материнской линии, как правило, поддерживает первоначальную генетическую структуру популяций дольше, чем ядерная, но сокращает межпопуляционный поток генов (Järvinen et al., 2004). Двойное оплодотворение, характерное для березы повислой, как и для других покрытосеменных растений, и отсутствие гаплоидной ткани гаметофита в семенах (в отличие от хвойных видов, имеющих гаплоидный эндосперм) затрудняют изучение системы скрещивания и не позволяют устанавливать аллельные частоты в пулах мужских и женских гамет (Падутов, 2001; Динамика..., 2004; Pekkinen et al., 2005). Поэтому популяционно-генетические исследования, проводимые на листовых древесных растениях, как правило, ограничиваются анализом генетического разнообразия популяций, уровня их внутри- и межвидовой дифференциации и инбридинга без дополнительных возможностей, имеющихся при изучении хвойных пород (Динамика..., 2004).

Анализ генетической структуры популяций березы повислой, произрастающей на территории Северной Европы, показал довольно высокий уровень генетической изменчивости внутри ее популяций и низкую дифференциацию между популяциями на основании изучения как аллозимных локусов (Rusanen et al., 2003), так и ядерных генов (Järvinen et al., 2004). Отсутствие генетической дифференциации свидетельствует о том, что ее ареал может формироваться за счет одной крупной непрерывной популяции, имеющей высокую эффективную численность (Järvinen et al., 2004). Изучение южных популяций березы повислой, расположенных, например, на территории Италии, наоборот, показало, что они характеризовались слабо выраженным потоком генов

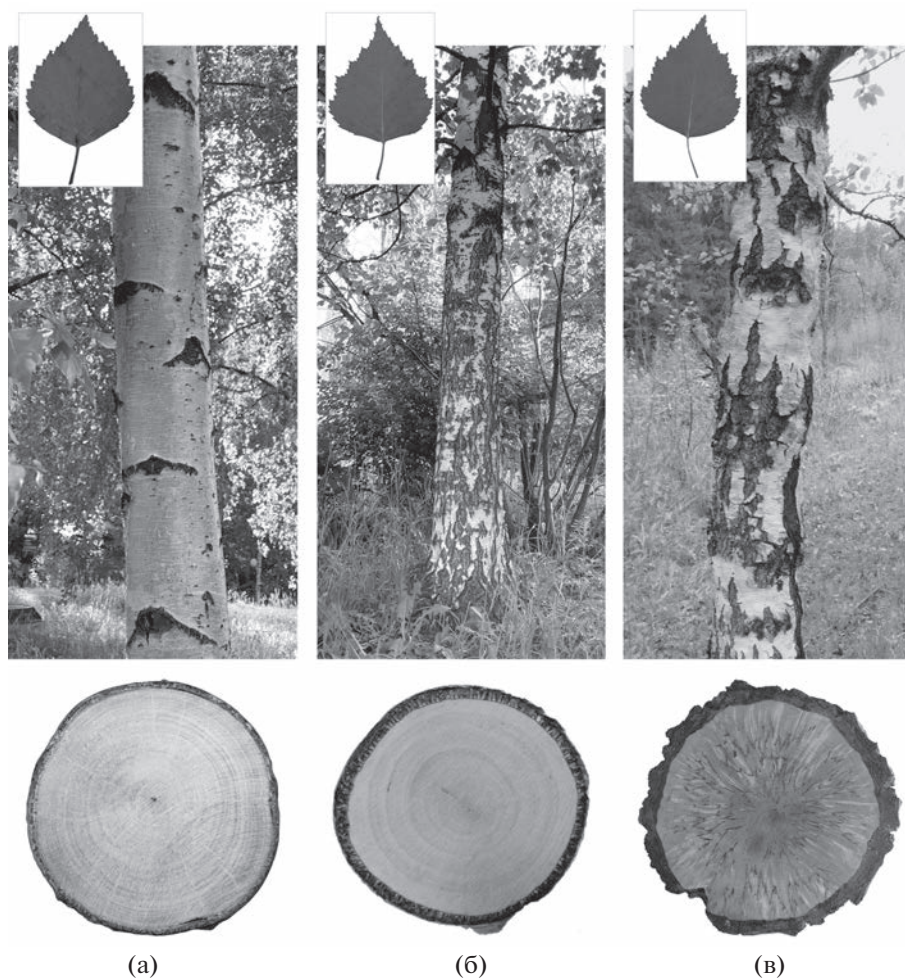


Рис. 3. Листовые пластинки, поверхности и поперечные спилы ствола березы пушистой (а), березы повислой (б) и карельской березы (в).

и, будучи длительно изолированными, имели более низкое генетическое разнообразие, незначительный дрейф генов и высокий уровень инбридинга (De Dato et al., 2020). По мнению ряда авторов (Palmé et al., 2003; Jadwiszczak, 2012), в послеледниковый период миграции березы повислой из этих регионов в Европу не было, этому препятствовали Альпы и Пиренеи. При изучении генетического разнообразия и дифференциации восточных популяций березы повислой, произрастающих, например, на Урале, выявлен вклад гена, кодирующего изофермент NADHdh-1-дегидрогеназы, в разделение южноуральских и предуральских популяций на две группы — равнинные и горные. Равнинные и горные березняки имеют близкие значения наблюдаемой H_O (0.523 и 0.522 соответственно) и ожидаемой H_E (0.479 и 0.489 соответственно) гетерозиготности. При этом влияние инбридинга на генетическую структуру популяций вида фактически отсутствует (Коновалов и др., 2001; Коновалов, 2003).

Как уже отмечалось, среди широко распространенных видов рода *Betula* L. редким растением является карельская береза. Наблюдаемое в последние 100 лет значительное сокращение численности ее популяций с большой вероятностью сопровождалось обеднением ее генофонда и не могло не сказаться кардинально на генетической структуре ее популяций и уровне генетического разнообразия (Ветчинникова и др., 2021).

Существование различий в генетической структуре популяций березы повислой и карельской березы, произрастающих в условиях Беларуси, ранее было показано с помощью изоферментного анализа (Баранов, Марковская, 2003). Наибольшее расхождение между популяциями обнаружено по локусу *Gpi-2* (глюкозофосфатизомеразы), у которого частоты аллелей 1.00 и 1.30 у березы повислой составляют 77.2 и 18.6% соответственно, а у карельской березы — 47.9 и 51.1% соответственно. Важно отметить, что у более чем 90% деревьев карельской березы *Gpi-2* находится в гетерозигот-

Таблица 3. Количество аллелей в ядерных SSR-локусах, выявленных у карельской березы, березы повислой, березы пушистой и гибрида между березой повислой (♀) и березой пушистой (♂)

Локус	Карельская береза*	Береза повислая**	Береза пушистая**	Б. повислая (♀) × Б. пушистая (♂)**
L2.2	—	1–2	4	2–3
L2.3	10	—	—	—
L5.4	6	2	4	2–3
L7.8	—	1–2	3–4	3
L3.1	—	2	4	3
L7.3	8	1–2	2–3	1
L7.4	—	—	—	—
L022	7	1–2	3–4	2–3
L1.10	—	1–2	1–4	2–3

Примечание: прочерк означает отсутствие данных; * — по: Ветчинникова и др., 2012; ** — по: Кирьянов и др., 2019.

Таблица 4. Число аллелей и величины наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для пяти ядерных микросателлитных локусов (L2.3, L5.4, L7.3, L7.4, L022) в популяциях и субпопуляциях карельской березы, находящихся в северной и южной частях ее ареала (по: Ветчинникова и др., 2021)

Популяция, субпопуляция	Число аллелей		F_{IS}	Гетерозиготность	
	всего	на один локус		наблюдаемая (H_O)	ожидаемая (H_E)
Северная часть ареала					
Карельская 1					
Прионежская А	28	7.00 ± 2.55	0.6056	0.51 ± 0.18	0.71 ± 0.06
Прионежская Б	26	6.50 ± 0.87	0.7785	0.44 ± 0.17	0.71 ± 0.07
Карельская 2					
Заонежская А	26	6.50 ± 1.12	−0.2475	0.56 ± 0.20	0.57 ± 0.17
Заонежская Б	26	6.50 ± 1.70	0.2505	0.31 ± 0.16	0.73 ± 0.10
Среднее	26.5	6.63		0.46	0.68
Финская	27	6.75 ± 1.10	0.3305	0.45 ± 0.10	0.75 ± 0.09
Южная часть ареала					
Белорусская	29	7.25 ± 2.50	−0.2022	0.38 ± 0.22	0.75 ± 0.06

ном состоянии по аллелям 1.00 и 1.30 или в гомозиготном по аллелю 1.30, а для березы повислой более характерно присутствие аллеля 1.00. Согласно авторам, отличия, выявленные у карельской березы по гену *Gpi-2*, обусловлены ее гибридным происхождением, а относительно высокий процент (18.6%) у березы повислой аллеля 1.30 — генным потоком между видами.

Микросателлитный анализ ядерного генома позволил выявить (Ветчинникова и др., 2012, 2021; Koivuranta et al., 2008) у карельской березы довольно высокое аллельное разнообразие — от 4 до 15 на один локус, тогда как у березы повислой и березы пушистой, например в условиях Беларуси (Ки-

рьянов и др., 2019), оно существенно ниже — 1–2 и 2–4 соответственно (табл. 3).

Вместе с тем аллельное разнообразие у карельской березы несколько ниже в северной части ее ареала (Финляндия и Россия, Карелия), по сравнению с южной (Беларусь) — 26.5–27 и 29 аллелей на геном соответственно (табл. 4), что, по всей вероятности, обусловлено значительно более высокой численностью ее популяций и менее выраженной фрагментацией ареала на территории Республики Беларусь.

Для северных популяций карельской березы характерно также превышение значений ожидаемой гетерозиготности над наблюдаемой, что свидетельствует о преимущественном накоплении

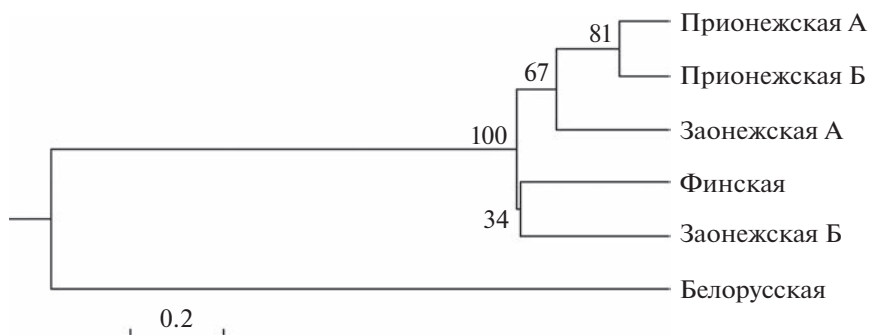


Рис. 4. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства популяций карельской березы, находящихся в северной (Финская, Карельские (субпопуляции Прионежская А и Б и Заонежская А и Б) и южной (Белорусская) частях ее ареала, с помощью микросателлитных маркеров (по: Ветчинникова и др., 2021).

гомозигот, следовательно, о повышении в перспективе риска деградации ее популяций. Изменения соотношения ожидаемой H_E и наблюдаемой H_O гетерозиготности в сторону уменьшения последней (Ветчинникова и др., 2021) — отражение инбридинга и дрейфа генов в популяциях с низкой численностью (Динамика..., 2004; Падутов и др., 2008; Шигапов и др., 2014; Ellstrand, Elam, 1993). О дефиците гетерозигот в северных популяциях карельской березы свидетельствуют также различия, выявленные на основании F -статистики Райта, характеризующей уровень инбридинга особи относительно отдельной популяции — F_{IS} (табл. 4). F_{IT} по значениям оказывается выше и обнаруживает 33.51%-ный недостаток гетерозигот у особей относительно вида, тогда как F_{ST} составляет лишь 0.1450. Последнее указывает не только на значительную дифференциацию популяций, но и на наличие в них большого числа близкородственных скрещиваний, происходящих, вероятно, вследствие пространственной изоляции северных популяций и, соответственно, ослабления потока генов между ними (Ветчинникова и др., 2021).

Показатели генетического сходства (в пределах от 0.92 до 0.77) подтверждают выявленные генетические различия между северными и южной популяциями карельской березы. Так, согласно дендрограмме генетического сходства (рис. 4) в одном из кластеров оказываются деревья, представляющие северные популяции (Россия, Карелия и Финляндия), которые хотя и удалены друг от друга на 400 км, но расположены в сходных природно-климатических условиях; а в другом — южная популяция (Беларусь). По всей вероятности, это обусловлено географической отдаленностью изученных популяций и действием фактора изоляции расстоянием (Алтухов, 2003; Видякин и др., 2015). В целом полученные результаты позволяют выявить общие черты современных популяций карельской березы (высокий уровень аллельного разнообразия, превышение ожидаемой гетерозиготности над наблюдаемой и др.). Некоторые раз-

личия, обнаруженные при оценке их генетического разнообразия, скорее, обусловлены биологическими особенностями вида и его эволюционной историей, чем природно-климатическими особенностями местообитания ее северных и южной популяций.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ОСНОВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Betula* L.

Таксономическая идентификация видов рода *Betula* L. до сих пор считается весьма проблематичной (Коропачинский, 2013; Маслов, 2021; Ashburner, McAllister, 2013; Linda et al., 2017; Amphlett, 2021). Это обусловлено, главным образом, высоким полиморфизмом и внутривидовым разнообразием составляющих его видов, а также довольно высокой частотой их гибридизации. Не случайно при таксационной характеристике лесных насаждений, как правило, береза повислая и береза пушистая не разделяются и учитываются как единая древесная порода — береза (Маслов и др., 2019; Морозова и др., 2022). Другая ситуация сложилась с карельской березой: до сих пор не завершена окончательно дискуссия относительно ее таксономического статуса.

Как известно, в течение длительного времени понятие “вид” в биологии основывалось прежде всего на изучении и выявлении морфологических различий между организмами (Майр, 1974; Алтухов, 1997). В настоящее время активно используются ДНК-маркеры (ядерные, хлоропластные и митохондриальные), которые имеют определенные преимущества, по сравнению с морфофизиологическими показателями, поскольку наряду с другими достоинствами они непосредственно отражают генетические особенности организмов и являются более многочисленными. Так, в последние десятилетия многие исследователи для оценки степени родства между видами березы используют инвертированные повторы ДНК или RAPD (ran-

dom amplified polymorphic DNA) (Баранов, 2003; Матвеева и др., 2008; Howland et al., 1995; Dąbrowska et al., 2006; Nowakowska, 2011), филогенетический анализ и таксономическую идентификацию видов на основе маркеров AFLP (amplified fragment length polymorphism) (Schenk et al., 2008) и последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальных генов — ITS (internal transcribed spacer) (Tarieiev et al., 2019; Jadwiszczak et al., 2020). Тем не менее, даже с их помощью часто трудно различить между собой березу повислую и березу пушистую. Считается, что причиной этого, скорее всего, является аллополиплоидная природа генома березы пушистой (Wang et al., 2014). Как уже отмечалось, несмотря на тетраплоидность березы пушистой при совместном ее произрастании с березой повислой между ними возможна гибридизация, что и усложняет определение их видовой принадлежности.

Еще более сложная задача — идентификация и генетическая оценка редких разновидностей в роде *Betula*, например карельской березы. В настоящее время геномные исследования, направленные на выявление генетических факторов, обуславливающих узорчатую текстуру в ее древесине, ведутся в Республике Беларусь, России, Финляндии и Польше, а количество публикаций постепенно растет (Можаровская и др., 2018; Баранов и др., 2019; Jadwiszczak et al., 2020; Shestibratov et al., 2021). Секвенирование хлоропластного генома карельской березы белорусскими учеными позволило выявить 130 кодирующих локусов, а его общий размер составил 161.1 т.п.н. (Баранов и др., 2018, 2019; Кирьянов и др., 2018). Исследования показали, что по структурно-функциональной организации хлоропластного (а также и митохондриального) генома карельская береза очень схожа с березой повислой. Небольшие различия между ними выявлены в некодирующих областях, включая те, которые содержат короткие tandemно повторяющиеся последовательности ДНК (Кирьянов и др., 2018), а позднее определены и в кодирующих (Shestibratov et al., 2021).

Трудности, с которыми сталкиваются исследователи при поиске новых диагностических критериев видов, вероятно, связаны с тем, что используемые молекулярно-генетические подходы представляют собой сборную группу методов, которые направлены на установление разных генетических параметров, например: локализации генов в геноме, характера наследования (доминантный, кодоминантный), механизмов передачи (обоеполюс наследование или только по линии одного из родителей) и уровня изменчивости (мономорфность, гипервариабельность). Кроме того, при проведении молекулярно-генетических исследований полученные результаты во многом зависят и от используемого оборудования (его аналитических

возможностей), биологических особенностей объекта изучения и даже квалификации персонала и др. (Матвеева и др., 2011; Ковалевич и др., 2015; Li et al., 2007).

Березы представляют собой сложную таксономическую группу не только из-за разнообразия их морфологических признаков и частой гибридизации, но отчасти и из-за путаницы, связанной с бинарной номенклатурой ее видов (Järvinen et al., 2003, 2004; Wielgolaski, 2005; Ashburner, McAllister, 2013). Еще в середине XVIII в. Линней описал европейские древовидные березы как один вид — *Betula alba* L. Спустя почти полвека Эрхардт (Ehrhardt) на основании морфологических признаков разделил вид *Betula alba* (береза белая) на два разных вида: березу бородавчатую *Betula verrucosa* Ehrh. и березу пушистую *Betula pubescens* Ehrh. Однако в середине XX в. выяснилось (Васильев, 1964; Natho, 1959, 1964), что еще до Линнея немецкий ботаник Рот (Roth) выделил и описал в качестве вида березу повислую *Betula pendula*, которая по характеристике соответствует березе бородавчатой, позднее выделенной Эрхардтом. Согласно правилам установления приоритета, официальное подтверждение получило название береза повислая *Betula pendula* Roth. Для березы пушистой в таком случае корректным было бы название *Betula alba* L. (Евдокимов, 1989; Данченко, 1990; Natho, 1964). Но некоторые авторы предлагают вовсе отказаться от использования названия *Betula alba* и приводят веские аргументы (Govaerts, 1996). Широкое использование названия *Betula pubescens* для березы пушистой обусловлено, очевидно, еще и тем, что оно в большей степени соответствует описанию данного вида.

Вопрос о том, считать ли карельскую березу самостоятельным видом или разновидностью, также не столь прост. Уже К.Е. Мерклин (Мерклин, 1857), давая латинское название карельской березе, подчеркнул ее обособленность от березы повислой и березы пушистой, которые считались тогда одним видом — березой белой *Betula alba* L. Нами показано, что, согласно общепринятыми критериями вида (морфологическим, биохимическим, генетическим, репродуктивным, географическим и экологическим), карельская береза вполне соответствует таксономическому рангу вида (Ветчинникова, Титов, 2020б). Однако в геноме ее различия с березой повислой, вероятно, незначительны, поэтому до сих пор с помощью наиболее популярных маркеров ДНК, которые используются для такого рода задач, они не обнаружены. И, согласно существующей ботанической номенклатуре, она по-прежнему считается разновидностью березы повислой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появление и становление популяций основных видов рода *Betula* L. на территории Европы имеет длительную историю, а их численность, генетическая структура и генетическое разнообразие в значительной степени сформировались под влиянием абиотических и биотических факторов среды, сложившихся здесь в послеледниковый период. Определенный след в генетической структуре популяций березы оставила последняя реколонизация ею данной территории, которая прошла около 10 тыс. лет назад.

В последние годы с развитием методов молекулярной филогеографии появились новые возможности для реконструкции миграционных путей отдельных видов растений в позднеледниковье. Например, как было показано выше, на основании анализа хлоропластной ДНК у всех видов березы, произрастающих в Европе, выявлены две основные группы гаплотипов, что позволило говорить о существовании двух предковых популяций, один из центров происхождения которой располагается к северу от Альп, а другой — у подножья Уральских гор. Показано также, что береза повислая, являясь раннесукцессионной породой, активно занимала подходящие ей экологические ниши после последнего оледенения и быстро распространялась на север, причем реколонизация ею данной территории совершалась как с запада, так и с востока. При этом высказано предположение, что распространение популяции восточной гаплогруппы березы повислой происходило быстрее, чем западной. В результате, на территории Финляндии образовались зоны вторичной интрогрессии с высокой концентрацией перекрестноопыляемых видов. В их потомстве могли появиться необычные гаплотипы и генотипы — к таковым, по нашему мнению, можно отнести карельскую березу, главным отличительным признаком которой является узорчатая древесина. Гибридизацией можно объяснить и большое сходство деревьев березы повислой и березы пушистой, которое наблюдается у них по морфофизиологическим показателям. Таким образом, аллотетраплоидность березы пушистой, очевидно, с одной стороны, облегчает гибридизацию между этими видами, имеющими разную ploidy, а с другой — затрудняет точное установление их видовой принадлежности.

Изучение генетической структуры популяций березы повислой выявило достаточно высокий уровень их генетического разнообразия. Наблюдаемое отсутствие генетической дифференциации между популяциями свидетельствует в пользу мнения о том, что популяция березы повислой могла сформироваться как единая благодаря присущей ей высокой эффективной численности. Для популяций карельской березы характерны довольно

высокое аллельное разнообразие и одновременно с этим превышение значений ожидаемой гетерозиготности над наблюдаемой, что говорит о преимущественном накоплении в популяциях гомозигот, ослаблении потока генов между ними и, соответственно, повышении риска дальнейшей их деградации, особенно северных, численность которых в силу разных причин резко сократилась в конце XX—начале XXI вв.

Следует отметить, что в последние десятилетия обозначился определенный поворот от биологической концепции вида в сторону филогенетической и от типологической концепции таксона к популяционной. В связи с этим в таксономии все шире используются молекулярно-генетические методы исследования. Однако пока сохраняются определенные трудности их применения, особенно в случаях, когда различия в геноме видов невелики. Поэтому для характеристики видов и оценки их видового статуса необходимо привлекать данные и других биологических дисциплин (ботаники, цитогенетики, биохимии и др.). Только при комплексном подходе можно с большей степенью надежности ответить на дискуссионные вопросы, касающиеся таксономии представителей рода *Betula* L. Это особенно важно, так как интрогрессивная гибридизация видов, периодически наблюдаемая в роде *Betula* L., обуславливает появление смешанных форм, что, в частности, затрудняет четкую видовую идентификацию березы повислой и березы пушистой. Иная ситуация сложилась с карельской березой, которая, хотя и отличается от березы повислой наличием узорчатой текстуры в древесине (наряду с другими признаками), тем не менее до сих пор считается ее разновидностью. Поэтому резонно говорить о целесообразности сохранения видового статуса для березы повислой и березы пушистой и желательности выделения карельской березы в качестве самостоятельного биологического вида.

Наконец, следует сказать, что изучение популяционно-генетической структуры широко распространенных (березы повислой и березы пушистой) и редких (карельской березы) представителей рода *Betula* L., помимо теоретического, представляет значительный практический интерес в плане разработки эффективных способов и мер по их селекции и воспроизводству наиболее ценных генотипов, создавая тем самым надежную научную основу для устойчивого лесопользования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук” (Институт леса КарНЦ РАН — № FMEN-2021-0018, Институт биологии КарНЦ РАН — № FMEN-2022-0004).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Вид и видообразование // Сорос. образов. журн. 1997. № 4. С. 2–10.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Баранов О.Ю. Популяционно-генетическая структура представителей рода *Betula* L. на территории Беларуси и ее использование в лесной селекции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2003. 24 с.
- Баранов О.Ю., Марковская Ю.А. Особенности генетической структуры березы карельской по гену *Gpi-2* // Пробл. лесоведения и лесоводства. Вып. 50. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2003. С. 181–185.
- Баранов О.Ю., Каган Д.И., Падутов В.Е. Оценка влияния различных факторов на формирование генетической структуры и уровень генетической изменчивости популяций лесных древесных видов // Мол. прикл. генет. 2016. Т. 20. С. 5–14.
- Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В., Падутов В.Е. Высокопроизводительное секвенирование хпДНК карельской березы // Лесное хозяйство / Тез. докл. 82 науч.-техн. конф. проф.-препод. сост., науч. сотrud. и аспирантов с междунар. уч. (1–14 февраля 2018 г., Минск). Минск: БГТУ, 2018. С. 52–53.
- Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В. и др. Анализ структурно-функциональной организации хлоропластного генома карельской березы на основании данных высокопроизводительного секвенирования // Докл. НАН Беларуси. 2019. Т. 63 (3). С. 312–316.
- Василевич В.И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81 (11). С. 1–13.
- Васильев В.Н. О *Betula pubescens* Ehrh. и *Betula verrucosa* Ehrh. // Бот. журн. 1964. Т. 49 (12). С. 1787–1789.
- Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экол. генет. 2016. Т. 14 (2). С. 3–18.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза — уникальный биологический объект // Успехи соврем. биол. 2019. Т. 139 (5). С. 412–433.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи соврем. биол. 2020а. Т. 140 (6). С. 601–615.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // ИВУЗ. Лесн. журн. 2020б. № 1. С. 26–48.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021. 243 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экол. генет. 2012. Т. 10 (1). С. 34–37.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. Изучение генетического разнообразия и дифференциации северных и южной популяций карельской березы // Генетика. 2021. Т. 57 (4). С. 412–419.
- Видякин А.И., Боронникова С.В., Нечаева Ю.С. и др. Генетическая изменчивость, структура и дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на северо-востоке Русской равнины по данным молекулярно-генетического анализа // Генетика. 2015. Т. 51 (12). С. 1401–1409.
- Волкова П.А. Использование молекулярно-генетических данных для анализа миграционных путей сосудистых растений в Восточной Европе в позднеледниковье: Дис. ... докт. биол. наук. М.: ГБС РАН, 2015. 226 с.
- Данченко А.М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск: Наука, 1990. 205 с.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 2004. 619 с.
- Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 228 с.
- Елина Г.А., Филимонова Л.В. Палеорастиельность позднеледниковья-голоцена Восточной Фенноскандии и проблемы картографирования // Сб. тр. III Всерос. школы-конф. “Актуальные проблемы геоботаники” (24–29 сентября 2007 г., Петрозаводск). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 117–143.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастиельность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 242 с.
- Животовский Л.А. Популяционная структура вида: экогеографические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. 2016. Т. 42 (5). С. 323–333.
- Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Можаровская Л.В. и др. Анализ генетико-таксономических отношений карельской березы с представителями семейства *Betulaceae* на основании данных секвенирования хлоропластного генома // Перспективы развития и проблемы современной ботаники / Мат. Всерос. молод. конф. с междунар. уч. (8–12 октября 2018 г., Новосибирск). Новосибирск: Академиздат, 2018. С. 95–97.
- Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов В.В. Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона // Мол. прикл. генет. 2019. Т. 26. С. 45–55.
- Ковалевич А., Падутов В., Баранов О. Полногеномное секвенирование — новый этап генетических исследований

- дований // Наука и инновации. 2015. № 5 (147). С. 56–58.
- Коновалов В.Ф. Береза повислая на Южном Урале: структура популяций, селекция и воспроизводство: Дис. ... докт. с.-х. наук. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. 503 с.
- Коновалов В.Ф., Галеев Э.И., Янбаев Ю.А. Генетическая дифференциация популяций березы повислой на Южном Урале // Лесн. вестн. 2001. № 5. С. 62–68.
- Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сиб. экол. журн. 2013. № 4. С. 459–479.
- Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Маслов А.А., Баранов О.Ю., Сиринов А.А. Идентификация видов берез в заболоченных лесах центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187.
- Маслов А.А. Разграничение видов березы по форме листьев: сравнение дискриминантных методов // Лесоведение. 2021. № 5. С. 523–530.
- Матвеева Т.В., Машкина О.С., Исаков Ю.Н., Лутова Л.А. Молекулярная паспортизация клонов карельской березы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экол. генет. 2008. Т. 6 (3). С. 18–23.
- Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И. и др. Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений // Экол. генет. 2011. Т. 9 (1). С. 32–43.
- Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae* / Ред. С.А. Мамаев. М.: Наука, 1987. 128 с.
- Мерклин К. Анатомія коры і деревини стебля різних льняних дерев і кустарників Росії. СПб.: типографія Якова Трея, 1857. 101 с.
- Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиол. раст. 2009. № 6. С. 948–953.
- Можаровская Л.В., Пантелеев С.В., Кирьянов П.С. и др. Структурно-функциональный анализ хлоропластного генома карельской березы // Научные стремления. 2018. № 23. С. 9–12.
- Морозова О.В., Беляева Н.Г., Гнеденко А.Е. и др. Синтаксономическое разнообразие березовых и осиновых лесов Московской области на автоморфных почвах // Разнообразие растительного мира. 2022. № 2 (13). С. 30–56.
- Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001. 144 с.
- Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экол. генет. 2008. Т. 6 (1). С. 3–11.
- Попов С.Ю. Ценогенетическое распределение и экологические предпочтения *Betula pendula* и *Betula pubescens* в Центральной России // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78 (2). С. 61–73.
- Толмачев А.И. Основы учения об ареалах. Л.: ЛГУ, 1962. 100 с.
- Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (Betulaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 47–73.
- Шуганов З.Х., Мустафина А.Н., Шуганова А.И., Уразбахтина К.А. Генетическое разнообразие популяций редкого вида *Dictamnus gymnostylis* Stev. в Башкирском Предуралье // Генетика. 2014. Т. 50 (9). С. 1067–1074.
- Amphlett A. Identification and taxonomy of *Betula* (Betulaceae) in Great Britain and Ireland // Brit. Irish Botany. 2021. V. 3 (2). P. 99–135.
- Anamthawat-Jónsson K., Thórsson E.T., Temsch E.M., Greilhuber J. Icelandic birch polyploids – the case of a perfect fit in genome size // J. Bot. 2010. V. 2. P. 1–9.
- Ashburner K., McAllister H.A. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew, 2013. 431 p.
- Atkinson M.D., Jervis A.P., Sangha R.S. Discrimination between *Betula pendula*, *Betula pubescens*, and their hybrids using near infrared reflectance spectroscopy // Can. J. Forest Res. 1997. V. 27. P. 1896–1900.
- Brown I.R., Kennedy D., Williams D.A. The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. // Walsonia. 1982. V. 14. P. 133–145.
- Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth) // Series on harmonisation of regulatory oversight in biotechnology. № 28. Environment Directorate Organization for Economic Cooperation and Development. Paris, 2003. 46 p.
- Dąbrowska G., Działuk A., Burnicka-Turek O. et al. Genetic diversity of postglacial relict shrub *Betula nana* revealed by RAPD analysis // Dendrobiology. 2006. V. 55. P. 19–23.
- De Dato G.D., Teani A., Mattioni C. et al. Genetic analysis by nuSSR markers of silver birch (*Betula pendula* Roth) populations in their Southern European distribution range // Front. Plant Sci. 2020. V. 11 (310). P. 1–13.
- Dumolin S., Demesure B., Petit R.J. Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 91. P. 1253–1256.
- Ellstrand N.C., Elam D.R. Population genetic consequences of small population size: implication for plant conservation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1993. V. 24. P. 217–242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>
- Govaerts R. Proposal to reject the name *Betula alba* (Betulaceae) // Taxon. 1996. V. 45 (4). P. 697–698.
- Grimm G.W., Renner S.S. Harvesting Betulaceae sequences from GenBank to generate a new chronogram for the family // Bot. J. Linn. Soc. 2013. V. 172. P. 465–477.
- Hämälähti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P.V.A. Suomen puu- ja pensaskasvio [Woody Flora of Finland]. Helsinki: Dendrologian Seura, 1992. P. 107–111.
- Hewitt G.M. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 537–549.
- Hintikka T.J. Die “Wisa” – Krankheit der Birken in Finland // Z. Pflanzenkrankh. Gallenk. 1922. B. 32. S. 193–210.

- Howland B.D.E., Oliver R.P., Davy A.J. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // New Phytol. 1995. V. 130. P. 117–124.
- Huntley B., Birks H.J.B. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13000 years ago. Camb., L., N.Y., N. Roch., Melbourne, Sydney: Camb. Univ. Press, 1983. 667 p.
- Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A. et al. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in Northern Europe // Forestry. 2010. V. 83 (1). P. 103–119.
- Jadwiszczak K.A. What can molecular markers tell us about the glacial and postglacial histories of European birches? // Silva Fennica. 2012. V. 46 (5). P. 733–745.
- Jadwiszczak K.A., Vetchinnikova L.V., Bona A. et al. Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica* // Ann. Forest Res. 2020. V. 63 (2). P. 121–137.
- Järvinen P., Lemmetyinen J., Savolainen O., Sopanen T. DNA sequence variation in *BpMADS2* gene in two populations of *Betula pendula* // Mol. Ecol. 2003. V. 12 (2). P. 369–384.
- Järvinen P., Palmé A., Morales L.O. et al. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear ADH and chloroplast *matK* sequences // Am. J. Bot. 2004. V. 91 (11). P. 1834–1845.
- Koivuranta L., Leinonen K., Pulkkinen P. Marketing of forest reproductive material: the use of microsatellites for identification of registered tree clones in Finland. 77. Vantaa: Finn. Forest Res. Instit., 2008. 19 p.
- Lamb H.H. Climate: present, past and future. V. 2. Climatic history and the future. London: Routledge, 1977. 835 p.
- Lascoux M., Palmé A.E., Cheddadi R., Latta R.G. Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 2004. V. 359 (1442). P. 197–207.
- Li J., Chen Z., Shoup S. Phylogenetic relationships of diploid species of *Betula* (Betulaceae) inferred from DNA sequences of nuclear nitrate reductase // Syst. Bot. 2007. V. 32 (2). P. 357–365.
- Linda R., Kuneš I., Baláš M., Gallo J. Morphological variability between diploid and tetraploid taxa of the genus *Betula* L. in the Czech Republic // J. Forest Sci. 2017. V. 63 (12). P. 531–537.
- Lundgren L.N., Pan H., Theander O. et al. Development of a new chemical method for distinguishing between *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Sweden // Can. J. For. Res. 2011. V. 25. P. 1097–1102.
- Maliouchenko O., Palmé A.E., Buonamici A. et al. Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens* // J. Biogeogr. 2007. V. 34. P. 1601–1610.
- Natho G. Variationsbreite und Bastradbildung bei Mitteleuropäischen Birkensippen // Repertorium Novarum Specierum Regni Vegetabilis. 1959. B. 61 (3). S. 211–273.
- Natho G. Stand und Problematic der *Betula* – Taxonomie in Mitteleuropa // Biol. Zbl. 1964. B. 83 (2). S. 189–195.
- Nowakowska Ju.A. Application of DNA markers against illegal logging as a new tool for the Forest Guard Service // Folia Forestalia Polonica. 2011. V. 53 (2). P. 142–149.
- Odland A. *Betula pubescens*, *B. pendula* and *B. nana*. Their distribution, establishment and response to the environment in Norway. Trondheim: Norsk institutt for naturforskning, 1994. P. 1–50.
- Palmé A.E., Su Q., Rautenberg A. et al. Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula* // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 201–212.
- Palmé A.E., Su Q., Palsson S., Lascoux M. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana* // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 167–178.
- Pekkinen M., Varvio S., Kulju K.K.M. et al. Linkage map of birch, *Betula pendula* Roth, based on microsatellites and amplified fragment length polymorphisms // Genome. 2005. V. 48. P. 619–625.
- Regel E. Bemer Kungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer Arten // Bull. Soc. Nature. Mosquae. 1865. B. 38 (4). P. 388–434.
- Rusanen M., Vakkari P., Blom A. Genetic structure of *Acer platanoides* and *Betula pendula* in Northern Europe // Can. J. For. Res. V. 2003. V. 33 (6). P. 1110–1115.
- Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2017. V. 49 (6). P. 904–912.
- Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Author correction: genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2019. V. 51 (7). P. 1187–1189.
- Sarvas R. Visakoivikon perustaminen ja hoito // Metsätal. Aikakauslehti. 1966. V. 83 (8). P. 331–333.
- Savile D.B.O. Arctic adaptations in plants. Ottawa: Res. Branch, Depart. Agricult., 1972. 81 p.
- Schenk M.F., Thienpont C.N., Koopman W.J.M. et al. Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers // Tree Genet. Genomes. 2008. V. 4. P. 911–924.
- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Putintseva Yu.A. et al. Colonization history of Scots pine in Eastern Europe and North Asia based on mitochondrial DNA variation // Tree Genet. Genomes. 2018. V. 14 (8). P. 1–7.
- Shestibratov K.A., Baranov O.Y., Mescherova E.N. et al. Structure and phylogeny of the curly birch chloroplast genome // Front. Genet. 2021. V. 12. P. 625764.
- Tarieiev A., Olshanskiy I., Gailing O., Krutovsky K.V. Taxonomy of dark- and white-barked birches related to *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* (Betulaceae) in Ukraine based on both morphological traits and DNA markers // Bot. J. Linn. Soc. 2019. V. 191 (1). P. 142–154.
- Thórsson A.E., Pálsson S., Sigurgeirsson A., Anamthawat-Jónsson K. Morphological variation among *Betula nana* (diploid), *B. pubescens* (tetraploid) and their triploid hybrids in Iceland // Ann. Bot. 2007. V. 99. P. 1183–1193.
- Tkachuck R.D. The Little Ice Age // Origins. 1983. V. 10 (2). P. 51–65.
- Tsuda Y., Semerikov V., Sebastiani F. et al. Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia // Mol. Ecol. 2017. V. 26 (2). P. 589–605.
- Wagner F., Neuvonen S., Kürschner W.M., Visscher H. The influence of hybridization on epidermal properties of

- birch species and the consequences for palaeoclimatic interpretations // *Plant Ecol.* 2000. V. 148. P. 61–69.
- Walters S.M. *Betula* L. in Britain // *Proc. Bot. Soc. Br. Isl.* 1968. V. 7 (2). P. 179–180.
- Wang N., Borrell J.S., Buggs R.J.A. Is the Atkinson discriminant function a reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae)? // *New J. Bot.* 2014. V. 4 (2). P. 90–94.
- Wang N., McAllister H.A., Bartlett P.R., Buggs R.J.A. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae) // *Ann. Bot.* 2016. V. 117. P. 1023–1035.
- Watterson G.A., Guess H.A. Is the most frequent allele the oldest? // *Theor. Popul. Biol.* 1977. V. 11. P. 141–160.
- Wielgolaski F.E. History and environment of the nordic mountain birch // *Plant ecology, herbivory, and human impact in nordic mountain birch forests* / Eds M.M. Caldwell, G. Heldmaier, R.B. Jackson et al. Berlin, Heidelberg: Springer, 2005. P. 3–18.
- Willis K.J., Rudner E., Sümegi P. The full-glacial forests of Central and Southeastern Europe // *Quat. Res.* 2000. V. 53. P. 203–213.

Genus *Betula* L.: Species-Specific Population-Genetic Features and Taxonomy Problems

L. V. Vetchinnikova^{a, *} and A. F. Titov^{b, **}

^aForest Research Institute of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^bInstitute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

**e-mail: titov@krc.karelia.ru

The article summarizes and systematizes the results of studies by Russian and foreign authors related to the population-genetic features of the main members (silver birch *Betula pendula* Roth, downy birch *Betula pubescens* Ehrh., curly (or Karelian) birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) of the birch genus (*Betula* L.) growing in the forest zone of Europe. Information is provided about forming of birch populations in the region and about its migration pathways when recolonizing the territory after the Ice Age. We demonstrate that due to certain geographic and climatic affiliations there appeared zones of hybridization between different birch species, which had an effect on the subsequent evolution of this genus. Attention is given to the role of hybridization in shaping the genetic structure of the birch population in the north-western part of continental Europe, where introgression has generated unusual genotypes and haplotypes, among which curly birch has probably become differentiated. We argue that the introgressive hybridization of species observed now and then in the birch genus may be of the main reasons for the problems with definite taxonomic identification of silver birch and downy birch. It is also remarked that curly birch, although meeting the conventional biological criteria of a species, is still regarded a variety of silver birch. Having analyzed the population-genetic features of members of the genus *Betula* L., the authors conclude that the species status of silver birch and downy birch should be retained in spite of the identification difficulties and that instating curly birch as a separate biological species is advisable. We emphasize the importance and relevance of studying the population-genetic features of both common and rare members of the *Betula* genus to enable the development of efficient methods and practices of their selective breeding and reproduction of the most valuable genotypes as a solid scientific foundation for sustainable forest management.

Keywords: silver birch *Betula pendula* Roth, downy birch *Betula pubescens* Ehrh., curly birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, hybridization, populations, genetic diversity and differentiation, taxonomy

УДК 638.132

СВЕДЕНИЯ О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ МЕЛИТТОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ ГЕОПАРКА “ТОРАТАУ” (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)

© 2023 г. И. Д. Самсонова^{1, 2}, В. Н. Саттаров^{2, *}, А. А. Плахова³,
В. Н. Даниленко⁴, Д. В. Богуславский⁵, Р. А. Ильясов^{4, 6}

¹Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

²Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы, Уфа, Россия

³Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

⁴Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия

⁵Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия

⁶Башкирский государственный аграрный университет, Уфа, Россия

*e-mail: wener5791@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.04.2023 г.

После доработки 17.06.2023 г.

Принята к публикации 19.06.2023 г.

В современном мире человеческая деятельность оказывает значительное влияние на растительный покров и ландшафты, что создает проблемы по сохранению природных функций экосистем, обеспечивающих условия жизни человека. Одним из путей решения представленной проблемы являются исследования ключевых видов, определяющих состав и структуру экосистем, а также редких видов, чье разнообразие имеет важное значение для поддержания биоразнообразия, экологического равновесия и обеспечения жизненно важных условий для человека. Представлены результаты оценки видового состава мелиттофильной флоры геопарка “Торатау”, расположенного на территории Ишимбайского, Гафурийского, Мелеузовского и Стерлитамакского районов Республики Башкортостан. В ходе исследований определен видовой состав, включающий 127 видов нектароносных растений из 29 семейств, из которых 57 видов из семейств Asteraceae, Fabaceae и Rosaceae являются преобладающими.

Ключевые слова: лесные биоценозы, флора, нектар, время цветения, место обитания, медоносная пчела, Республика Башкортостан

DOI: 10.31857/S004213242306008X, **EDN:** SKICLQ

ВВЕДЕНИЕ

Пчелы как основные опылители покрытосеменных энтомофильных растений образуют с ними уникальную по своим масштабам и структуре симбиотическую систему. Видовое разнообразие пчел-опылителей и цветковых мелиттофильных растений (растения, обеспечивающие пчел пыльцой и нектаром в течение всего теплого времени года) сформировалось в ходе их параллельной и продолжительной эволюции, что привело к появлению энтомофилии — опылению цветков насекомыми. И именно насекомые повлияли на формирование основных морфологических структур покрытосеменных, прежде всего цветка. В настоящее время в современной флоре Европы насчитывается до 80% видов энтомофильных растений (Фегри, ван дер Пэйл, 1982; Песенко, 1995; Чернышев, 1996; Бойценюк, Желонкина, 2018; Michener,

2007). В этой связи из всех показателей внешней среды первостепенное значение для *Apis mellifera* имеет кормовая база, представленная нектаро- и пыльценосными энтомофильными растениями (Клименкова и др., 1981; Маннапов и др., 2020а, 2020б). Из-за глобальных изменений климата и связанных с ними природных катаклизмов происходят ежегодные изменения сроков цветения растений и характера их нектаровыделения. Следовательно, проведение тщательного мониторинга кормовой базы необходимо для выявления изменений парцеллярных экосистем, находящихся вблизи стационарных пасек, которые полностью зависят от кормовых ресурсов, сосредоточенных в прилегающих естественных и трансформированных экосистемах (Карташова, 1965; Иванов и др., 2017; Бойценюк, Желонкина, 2018; Мадебейкин И.Н., Мадебейкин И.И., 2020; Проскуряков, 2020; Наумкин, Велкова, 2023).

В лесных биоценозах Южного Урала распространены более 280 видов нектаро- и пыльценосных растений, образующих мелиттофильную флору (Клобукова-Алисова, 1958). Из них к настоящему времени описано около 155 видов с точными сведениями по ареалу, срокам цветения, пыльценосности и нектароносности (Кучеров, Сираева, 1980). Помимо *Tilia cordata* — основного ресурса нектара у медоносных пчел в Республике Башкортостан (РБ), важную роль играют также другие нектаро- и пыльценосные растения: *Acer platanoides*, *Lonicera tatarica*, *Prunus padus*, *Rubus idaeus*, *Ribes nigrum*, *Salix alba*, *Sorbus aucuparia*, которые обеспечивают пчелам более 20% медосбора (Хисамов, Кулагин, 2014; Ишемгулов и др., 2020). Из наиболее распространенных нектароносных растений в РБ произрастают *Angelica sylvestris*, *Epilobium hirsutum*, *Filipendula vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Serratula centauroides* (Хисамов, Кулагин, 2014; Ишемгулов и др., 2020).

В липовых лесах, помимо обычных видов нектароносных и пыльценосных растений — *Acer platanoides*, *Hypericum perforatum*, *Leonurus cardiaca*, *Matricaria chamomilla*, *Origanum vulgare*, *Plantago major*, *Rosa majalis*, *Salix alba*, *Salvia pratensis*, *Taraxacum officinale*, также произрастают редкие виды флоры: *Astragalus karelinianus*, *Cicerbita uralensis*, *Dianthus acicularis*, *D. uralensis*, *Hedysarum razoumovianum*, *H. argyrophyllum*, *Knautia tatarica*, *Lathyrus litvinovii*, *Linum uralense*, *Oxytropis gmelinii*, *O. approximata*, *Potentilla eversmanniana*, *Tanacetum uralense* (Хисамов, Кулагин, 2014; Золина, Маннапов, 2017; Фархутдинов и др., 2020; Самсонова, Саттаров, 2021а, 2021б). Такое видовое разнообразие флоры формирует уникальные физико-химические, биохимические и органолептические свойства медов, получаемых на территории РБ (Маннапов и др., 2020а, 2020б).

Геопарк “Торатау” создан в 2018 г. для сохранения геологического, биологического, историко-культурного наследия, а также для туризма. В 2020 г. утверждены его границы в муниципальных районах: Гафурийский (53°53'41" с.ш. 56°28'07" в.д.), Ишимбайский (53°28'37" с.ш. 56°30'43" в.д.), Мелеузовский (52°57'00" с.ш. 55°55'59" в.д.) и Стерлитамакский (53°37'59" с.ш. 55°57'00" в.д.) (Сагитов и др., 2022). Геопарк условно ограничен на западе долиной р. Белая, а с востока охватывает Южное Предуралье и западный склон Южного Урала. Территория находится в глубине евроазиатского материка, удалена от влияния морей и океанов; здесь преобладает континентальный тип климата с относительно теплым летом и продолжительной умеренно-холодной зимой (Данукалова, Осипова, 2020). По сведениям специалистов (Ардисламов и др., 2019), на территории геопарка расположено 48 природных объектов, 27 из которых являются особо охраняемыми природными территориями. По физико-географическим признакам геопарк относится к природному комплексу Южного Урала. Многие исследователи подчеркивают,

что благодаря природно-климатическим особенностям, наличию биоразнообразия флоры и фауны данная территория представляет собой уникальную природную зону (Кучеров, Сираева, 1980; Петров, 1980; Ишемгулов и др., 2020; Сагитов и др., 2022).

В настоящее время масштабы научных и прикладных исследований по данной территории не очень велики, хотя эксперты и ученые проводят целый ряд работ: определены границы геопарков, составлены списки уникальных геологических, природных, археологических, исторических и культурных объектов, составлены тематические карты, но ботанические и зоологические исследования единичны (Ардисламов и др., 2019; Данукалова, Осипова, 2020; Соколов, Смирнов, 2020; Смирнов, Соколов, 2020).

В современных условиях антропогенной трансформации растительного покрова и ландшафтов остро встает проблема сохранения природных функций экосистем, обеспечивающих жизненно важные условия для человека. При этом из всего биоразнообразия региональной флоры прежде всего необходимо исследовать ключевые виды, определяющие специфику состава и структуры экосистем, и редкие виды, разнообразие которых обеспечивает устойчивое функционирование сообществ (Фардеева, 2014).

Цель работы — оценить видовое разнообразие мелиттофильной флоры по характеру медосбора и времени цветения на территории геопарка “Торатау” РБ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в июне–августе 2022 г. Изучение видового состава флоры проводили по маршрутно-геоботаническому методу. Для учета нектароносных растений по характеру медосбора, времени цветения и месту произрастания закладывали учетные площадки на опушках леса и безлесных участках геопарка “Торатау” (рис. 1) на территории Ишимбайского, Гафурийского, Мелеузовского и Стерлитамакского районов РБ.

Количество обнаруженных видов нектароносных растений приводили по виду угодий. Протяженность маршрутов, а также принцип подбора участков для учета растений описаны в полевой методике учета численности нектароносной растительности в кормовом балансе пасеки (Самсонова, 2023). Сроки сбора нектара пчелами установлены по летной активности пчел на медоносных растениях и методом взвешивания пчел. Тип опыления определялся по цвету пыльцевой обножки и методом взвешивания пчел, по некоторым видам — уточнялся с помощью литературных источников.

В каждом подобранном пункте закладывали не менее двух–трех маршрутных ходов с учетом охвата всех типичных растительных ассоциаций на каж-

дом из доминирующих медоносных угодий. Для определения количественного участия нектароносных растений закладывали учетные площадки в количестве от 25 до 50 через 25, 30, 50, 100 м.

Нектароносные растения классифицировали по времени цветения, биологическим особенностям и эколого-ценотическим группам (Самсонова, Саттаров, 2021а, 2021б). Предложенная нами классификация нектароносных растений приближена к классификации Е.Т. Клименковой (Клименкова и др., 1981) по ряду признаков: по времени цветения — ранневесенние, весенние, раннелетние, летние, позднелетние, осенние; по виду угодий, на которых они преимущественно встречаются, — лесные, луговые, пастбищные, полевые, нектароносы огородов и садов; по форме произрастания — древесные, кустарниковые, полукустарниковые, кустарничковые и травянистые (в свою очередь делятся на многолетние и однолетние); по характеру медосбора — нектароносы, пыльценосы и нектаропыльценосы.

Для разработки классификации нектароносных ресурсов приняты сокращения: П — пыльценосы, Нп — нектаропыльценосы, Н — нектароносы; Л — лесные, Лп — лугопастбищные, П — полевые, Р — рудеральные (распространенные повсеместно), Впр — водно-прибрежные; В — ранневесенние и весенние, Л — раннелетние и летние медоносы, Пл — позднелетние, Рс — с растянутым сроком цветения. При идентификации видов использовали “Определитель высших растений Башкирской АССР” (Алексеев и др., 1988), базу данных Plants of the World Online (POWO) (plantsoftheworldonline.org) и Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На территории геопарка “Торатау” обитает 127 видов нектароносных растений из 29 семейств, из которых 23 вида относятся к семейству Asteraceae, 20 видов — к семейству Fabaceae и 14 видов — к семейству Rosaceae. Все другие семейства представлены не более чем пятью видами.

На основе особенностей фенологии нектароносные растения в горнолесной зоне можно разделить на группы ранневесенних, весенних, поздневесенних, раннелетних, летних, позднелетних и осенних. К ранневесенним нектароносным растениям, цветущим в апреле, относятся различные виды из семейств Asteraceae, Lamiaceae, Betulaceae: *Glechoma hederacea*, *Tussilago farfara*, *Corylus avellana* и др. Весенние и раннелетние растения (40 видов), цветущие с мая по июнь: *Crataegus sanguinea*, *Lonicera tatarica*, *Lathyrus gmelini* и др. Летние нектароносы (49 видов), цветущие с июня по июль: *Epilobium angustifolium*, *Tilia cordata* и др., различные виды из семейств Apiaceae, Fabaceae, Lamiaceae. Позднелетние нектароносные растения (10 ви-

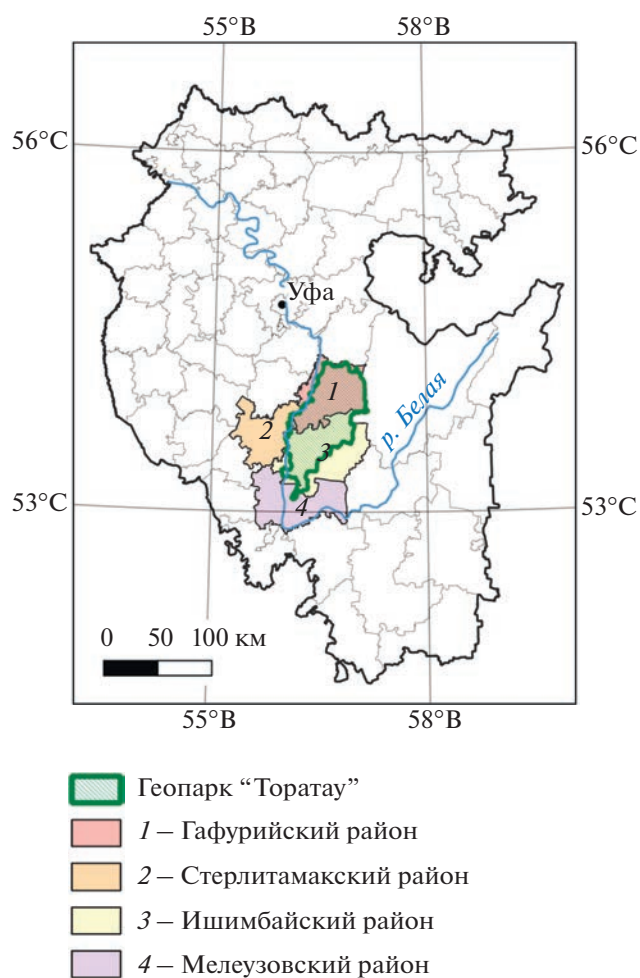


Рис. 1. Географическое расположение геопарка “Торатау” (Республика Башкортостан).

дов), цветущие с июля по сентябрь: *Aster tripolium* и др., различные виды *Carduus*.

По нашим наблюдениям, в геопарке “Торатау” сбор нектара у пчел начинается с цветения первых нектароносов в апреле–мае — 24.2% всех растений. В мае–июне сбор нектара у пчел продолжается на летних нектароносах — 20.2%. С июля завершается сбор нектара у пчел с позднелетних и осенних растений — 8.1% от всех видов. Рациональное использование человеком растений, цветущих с апреля по сентябрь в геопарке “Торатау” в горнолесной зоне, способствует получению пчелами непрерывного нектаросбора (нектароносный конвейер) (Лапердин, Венгеров, 2010; Сироткин, 2010; Самсонова, Саттаров, 2021б).

В геопарке “Торатау” среди энтомофильных растений значительное количество нектароносов — 49.2% медоносных растений из семейств Apiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, а также нектаро-пыльценосов — 43% медоносных растений из семейств Fabaceae и Asteraceae. При этом пыльценосов неболь-

Таблица 1. Характеристики нектароносной флоры геопарка “Торатау”

Семейства	Кол-во видов	Характер медосбора			Эколого-ценотическая группа					Время цветения			
		П	Нп	Н	Л	Лп	П	Р	Впр	В	Л	Пл	Рс
Aceraceae	1	—	1	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—
Ulmaceae	3	—	2	1	3	—	—	—	—	3	—	—	—
Apiaceae	5	—	1	4	2	1	—	2	—	—	5	—	—
Asteraceae	23	—	16	7	3	12	—	17	2	3	7	6	7
Betulaceae	3	3	—	—	3	—	—	—	—	3	—	—	—
Boraginaceae	3	—	—	3	1	1	—	2	—	2	—	—	1
Brassicaceae	2	—	—	2	1	1	—	2	—	—	1	—	1
Caprifoliaceae	2	—	1	1	2	—	—	—	—	2	—	—	—
Campanulaceae	3	2	1	—	2	3	1	2	—	—	2	—	1
Caryophyllaceae	4	—	1	3	2	4	—	—	—	—	4	—	—
Convolvulaceae	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	1
Dipsacaceae	1	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	—	1
Fabaceae	20	1	10	9	5	19	1	8	1	4	15	1	—
Fagaceae	1	—	1	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—
Geraniaceae	1	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	—	1
Grossulariaceae	1	—	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—
Hypericaceae	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Lamiaceae	13	—	2	11	8	6	—	5	—	1	10	1	1
Malvaceae	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	1
Onagraceae	1	—	—	1	1	—	—	1	—	—	1	—	—
Polygonaceae	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Primulaceae	2	—	2	—	1	1	—	1	—	—	1	—	1
Ranunculaceae	4	—	4	—	4	—	—	—	—	4	—	—	—
Rosaceae	14	—	9	5	14	5	—	2	1	7	3	1	2
Rhamnaceae	2	—	2	—	2	—	—	—	—	2	—	—	—
Salicaceae	7	3	1	3	7	—	—	—	—	7	—	—	—
Scrophulariaceae	5	—	1	4	1	4	1	3	—	1	1	1	2
Tiliaceae	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—
Crassulaceae	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	1	—	—
Итого	127	9	55	62	66	62	3	50	4	43	52	10	22

Примечание: П — пыльценосы, Нп — нектаропыльценосы, Н — нектароносы; Л — лесные, Лп — лугопастбищные, П — полевые, Р — рудеральные; Впр — водно-прибрежные, В — ранневесенние, весенние и поздневесенние, Л — раннелетние и летние медоносы, Пл — позднелетние и осенние, Рс — с растянутым сроком цветения.

шое количество — 7.8% растений из рода *Salix* и семейства *Betulaceae*.

По произрастанию нектароносные растения подразделяются на лесные, полевые, луговые, пастбищные, водно-прибрежные и распространенные повсеместно (синантропные). Таксономическое разнообразие максимально в лесных фитоценозах — 66 видов растений (35.6%), в луговых и пастбищных фитоценозах обнаружено 62 вида (33.5%) (табл. 1).

Существенное количество нектароносных видов выявлено среди рудеральных растений — 50 видов (27.0%) (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований, нектароносная флора прогагин, редин, вырубок и гарей геопарка “Торатау” представлена видами: *Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*, *Archangelica officinalis*, *Chamerion angustifolium*, *Geranium sylvaticum*, *Heracleum sibiricum*, *Pulmonaria obscura*, *Rubus*

idaeus и др. Необходимо отметить, что вырубки и гари в исследуемой работе рассматриваются как категории земель лесного фонда. На вырубках нектароносы начинают появляться на второй год и сохраняются в течение 5–6 лет, затем их постепенно подавляет подрастающий молодняк леса. На гарях нектароносная флора сохраняется значительно дольше, чем на вырубках. На вырубках и гарях максимальное разрастание кипрея и малины наблюдается на 3–6 год и сохраняется в течение 10–15 лет. По предыдущим данным, число видов травянистых нектароносных растений геопарка “Торатау” варьирует от 28 на выпасаемых опушках до 81 на лесных полянах (Ишбирдина и др., 2015). Чем выше таксономическое разнообразие, тем устойчивее сообщества вырубок и гарей.

В предгорных остепненных районах и на возвышенных лесных участках геопарка “Торатау” встречаются важные для питания пчел нектароносные растения: *Echium vulgare*, *Medicago falcata*, *Origanum vulgare*, *Phlomis tuberosa*, *Thymus serpyllum*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca* и др.

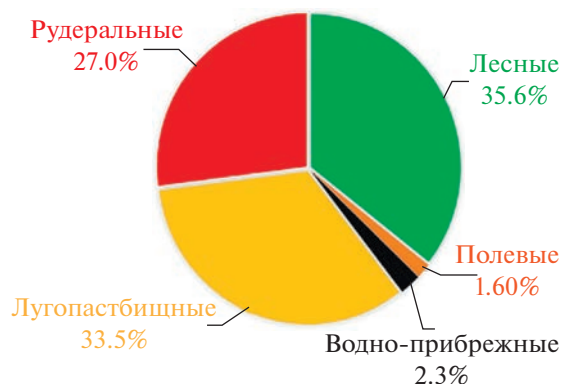


Рис. 2. Распространение нектароносной флоры в экосистемах геопарка “Торатау”.

На территории геопарка “Торатау” преобладают леса *Tilia cordata*, которые характеризуются бедным составом травянистых растений из-за образуемого тенистого полога. Выявлено, что травостой исследуемых липняков представлен 127 видами травянистых растений и состоит из пяти подъярусов. Видовое богатство ограничивается 29 семействами. Наличие ярусной структуры в травяном покрове дает возможность травам разных видов произрастать на одной территории. Разреженный крупнотравный подъярус образуют: *Archangelica officinalis*, *Campanula patula*, *Phlomis tuberosa* и др.; средний подъярус — *Aegopodium podagraria*, *Genista tinctoria*, *Origanum vulgare*, *Pulmonaria obscura* и др.; нижний подъярус представлен *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Glechoma hederacea*, *Potentilla erecta* и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие физико-географических условий, сложная ландшафтная структура природных комплексов геопарка “Торатау” создают широкий спектр биотопов, порождают высокую дифференциацию и богатство растительного покрова. Известно, что на территории России насчитывается около 600 видов нектароносных растений, имеющих определяющее значение для развития пчеловодческой отрасли в регионах. Произрастание на исследуемой территории 127 видов нектароносных растений, что составляет 21.2% от общего числа видов, встречающихся на территории России (Фархутдинов и др., 2020), является показателем высокого разнообразия флоры в геопарке “Торатау”. При этом общая продолжительность цветения флоры — наличие ранневесенних, весенних, раннелетних и позднелетних видов — способствует бесперебойной обеспеченности медоносных пчел нектаром и пыльцой, что обеспечивает полноценное развитие пчелиных семей.

Знание сроков, последовательности и продолжительности цветения нектароносных растений позволяет грамотно управлять популяцией пчел и

эффективно сохранять их генофонд. Также для определения географического статуса меда, производимого на исследованной территории, необходимо разработать Программу производства монофлорных и полифлорных медов геопарка “Торатау” с подготовкой комплекта документов по подтверждению официального статуса с географической привязкой: Монофлорный мед геопарка “Торатау” и Полифлорный мед геопарка “Торатау” — со свидетельством о ботаническом (флористическом) происхождении.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного заказа № 0108-2019-0002, Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю.Е., Алексеев Е.Е., Габбасов К.К. и др. Определитель высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1988. 316 с.
- Ардисламов Ф.Р., Лукашина Н.А., Третьякова Е.А. Геопарк “Торатау”: геологическое наследие как объект экологического туризма // Труды КНЦ РАН. 2019. Т. 10 (6). С. 25–32.
- Бойценюк Л.И., Желонкина Е.Э. Влияние климатических факторов на нектаровыделение плодовых и ягодных культур // Пчеловодство. 2018. № 1. С. 24–25.
- Данукалова Г.М., Осипова Е.М. Основные формы рельефа на территории геопарка Торатау (Южное Предуралье, Россия) // Геол. вестн. 2020. № 1. С. 156–177. <https://doi.org/10.31084/2619-0087/2020-1-10>
- Золина Г.Д., Маннапов А.Г. Липа — главный медонос в парке Тимирязевской академии // Пчеловодство. 2017. № 9. С. 24–26.
- Иванов И.С., Пересадин Н.А., Шило А.В. Влияние пчелоопыления и погодных условий на урожай семян эспарцета // Пчеловодство. 2017. № 5. С. 14–17.
- Ишбирдина Л.М., Фархутдинов Р.Г., Хисамов Р.Р., Онушин М.С. Рекогносцировочное изучение травянистых сообществ северо-востока Башкортостана как потенциальной базы для развития лесного пчеловодства // Фунд. исслед. 2015. № 2. С. 1891–1896.
- Ишемгулов А.М., Каипкулов Р.Н., Мурсалимова Г.Р. Медоносные ресурсы и медовый запас Республики Башкортостан // Пчеловодство. 2020. № 5. С. 22–25.
- Карташова Н.Н. Строение и функции нектарников цветка двудольных растений. Томск: ТГУ, 1965. 195 с.
- Клименкова Е.Т., Кушнир Л.Г., Бачило А.И. Медоносы и медосбор / Ред. М.Ф. Шеметков. Минск: Ураджай, 1981. 280 с.

- Клобукова-Алисова Е.Н. Дикорастущие полезные и вредные растения Башкирии. М., Л.: АН СССР, 1958. 218 с.
- Кучеров Е.В., Сираева С.М. Медоносные растения Башкирии. М.: Наука, 1980. 128 с.
- Лапердин А.Г., Венгеров А.М. Медоносный конвейер в действии // Пчеловодство. 2010. № 7. С. 12–13.
- Мадебейкин И.Н., Мадебейкин И.И. Биолого-экологические особенности липы и медопродуктивность пчел // Пчеловодство. 2020. № 6. С. 33–35.
- Маннапов А.Г., Фархутдинов Р.Г., Хисамов Р.Р., Онуцин М.С. Оценка медоносных ресурсов широколиственных лесов Уфимского плато Республики Башкортостан // Пчеловодство. 2020а. № 2. С. 28–30.
- Маннапов А.Г., Хисамов Р.Р., Фархутдинов Р.Г., Талыпов М.А. Оценка естественных медоносных ресурсов лесов северной лесостепи Республики Башкортостан // Пчеловодство. 2020б. № 6. С. 30–32.
- Наумкин В.П., Велкова Н.И. Антропогенное воздействие на медоносные растения и пчел // Пчеловодство. 2023. № 3. С. 4–6.
- Песенко Ю.А. О фуражировочном поведении пчел (Нуптерогта, Ароидеа) и их коэволюции с цветковыми растениями // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56 (6). С. 748–761.
- Петров Е.М. Башкирская бортевая пчела. Уфа: Башк. кн. изд., 1980. 215 с.
- Проскураков М.А. Проблема изменчивости медоносной базы пчеловодства // Пчеловодство. 2020. № 3. С. 22–25.
- Сагитов С.Т., Саттаров В.Н., Абдрахимова Ю.Р. и др. Реализация проекта “Исследование популяции башкирской пчелы на территории геопарка “Торатау” // Пчеловодство. 2022. № 8. С. 8–10.
- Самсонова И.Д., Саттаров В.Н. Видовой состав и классификация медоносных растений степного Придонья. Свидетельство о регистрации базы данных 2021623083. Заявка № 2021622992 от 09.12.2021. 21.12.2021а.
- Самсонова И.Д., Саттаров В.Н. Ресурсный потенциал угодий для медосбора степного Придонья. Воронеж: АртПринт, 2021б. 210 с.
- Самсонова И.Д. Ресурсный потенциал медоносных растений степного Придонья // Лесн. журн. 2023. Т. 1. С. 51–64.
- Сироткин А.Г. Организация медоносного конвейера // Пчеловодство. 2010. № 7. С. 14–15.
- Смирнов А.И., Соколов Ю.В. Карст и пещеры геопарка “Торатау” // Геол. вестн. 2020. № 1. С. 113–132. <https://doi.org/10.31084/2619-0087/2020-1-8>
- Соколов Ю.В., Смирнов А.И. Оценка научно-прикладной значимости карстовых пещер геопарка “Торатау” (принципы и методы определения ценности) // Геол. вестн. 2020. № 1. С. 133–155. <https://doi.org/10.31084/2619-0087/2020-1-9>
- Фардеева М.Б. Экологические и биоморфологические закономерности пространственно-онтогенетической структуры популяций растений, динамика и мониторинг: Дис. ... докт. биол. наук. Казань: КФУ, 2014. 352 с.
- Фархутдинов Р.Г., Хисамов Р.Р., Галеев Э.И. и др. Результаты мониторинга состояния насаждений *Tilia cordata* в лесах северной лесостепи Республики Башкортостан // Изв. ОГАУ. 2020. № 1 (81). С. 69–73.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 381 с.
- Хисамов Р.Р., Кулагин А.А. Биологические ресурсы Республики Башкортостан: недревесные ресурсы леса. Уфа: БГПУ, 2014. 292 с.
- Чернышев В.Б. Экология насекомых. М.: МГУ, 1996. 304 с.
- Michener C.D. The bees of the world. Baltimore, L.: J. Hopkins Univ. Press, 2007. 992 p.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // J. Veg. Sci. 2000. V. 11. P. 739–768.

Information on the Taxonomical Diversity of the Melittophilian Flora of the Toratau Geopark (Republic of Bashkortostan)

I. D. Samsonova^{a, b}, V. N. Sattarov^{b, *}, A. A. Plahova^c,
V. N. Danilenko^d, D. V. Boguslavsky^e, and R. A. Ilyasov^{d, f}

^aKirov St. Petersburg State Forestry University, St. Petersburg, Russia

^bAkmulla Bashkir State Pedagogical University, Ufa, Russia

^cNovosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

^dVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

^eKoltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

^fBashkir State Agrarian University, Ufa, Russia

*e-mail: wener5791@yandex.ru

In the modern world, human activity has a significant impact on vegetation and landscapes, which creates problems in preserving the natural functions of ecosystems that provide human living conditions. One of the ways to solve this problem is to study key species that determine the composition and structure of ecosystems, as well as rare species, whose diversity is important for maintaining biodiversity, ecological balance and ensuring vital conditions for humans. The results of an assessment of the species composition of the melittophilous flora of the Toratau Geopark, located on the territory of the Ishimbay, Gafuriysky, Meleuzovsky and Sterlitamak districts of the Republic of Bashkortostan, are presented. During the research, the species composition was determined, including 127 species of nectar-bearing plants from 29 families, of which 23 species from the Asteraceae family, 20 species from the Fabaceae family and 14 species from the Rosaceae family are predominant.

Keywords: forest biocenoses, flora, nectar, flowering time, habitat, honey bee, Republic of Bashkortostan