

Зоологический музей МГУ

Zoological Museum
of Moscow State University



Dedicated to 225 anniversary
of Zoological Museum
of Moscow State University

Aspects of Biodiversity

Part 1

Compiled by Igor Ya. Pavlinov

Посвящается 225-летию
Зоологического музея
МГУ имени М.В. Ломоносова

Аспекты биоразнообразия

Часть 1

Составитель: И.Я. Павлинов

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ. Том 54 (1)
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
ARCHIVES OF ZOOLOGICAL MUSEUM
OF MOSCOW STATE UNIVERSITY. Vol. 54 (1)

Главный редактор: М.В. Калякин

Редакционная коллегия:

О.В. Волцит, Д.Л. Иванов, К.Г. Михайлов, И.Я. Павлинов,
Н.Н. Спасская (секретарь), А.В. Сысоев (зам. главного редактора)

Editor in Chief: M.V. Kalyakin

Editorial Board:

D.L. Ivanov, K.G. Mikhailov, I.Ya. Pavlinov,
N.N. Spasskaya (Secretary), A.V. Sysoev (Deputy Editor), O.V. Voltzit

Редакторы выпуска:

И.Я. Павлинов, М.В. Калякин, А.В. Сысоев

Editors of the Issue:

I.Ya. Pavlinov, M.V. Kalyakin, A.V. Sysoev

Аспекты биоразнообразия. — Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 54 (1). Москва: Т-во научн. изданий КМК. 2016. С. 5–396.

Сборник включает статьи, посвящённые разным аспектам биоразнообразия (БР). Рассматриваются проблемы количественного описания структуры БР и анализа ДНК, разнообразие некоторых таксонов и морфологических элементов, динамика БР в пространстве и во времени, экологическое разнообразие, сохранение БР, историко-культурные аспекты БР, значение музейных коллекций.

Настоящая книга представляет собой первую часть сборника.

Aspects of Biodiversity. — Archives of Zoological Museum of Moscow State University, 54 (1). Moscow: KMK Sci. Press. 2016. P. 5–396.

The collated volume includes the articles dedicated to various aspects of biodiversity (BD). Under consideration are problems of numerical descriptions of BD structure and DNA analysis, diversity of various taxa and morphological elements, spatial and temporal dynamics of BD, ecological diversity, BD conservation, some historical and cultural aspects of BD, importance of museum collections.

This book represents the first part of the volume.

ISSN 1025-532X

© Зоологический музей МГУ, 2016.

ISBN 978-5-9908416-6-6

© Т-во научных изданий КМК, издание, 2016.

Зоологический музей МГУ

Zoological Museum
of Moscow State University



Dedicated to 225 anniversary
of Zoological Museum
of Moscow State University

Aspects of Biodiversity

Part 2

Compiled by Igor Ya. Pavlinov

Посвящается 225-летию
Зоологического музея
МГУ имени М.В. Ломоносова

Аспекты биоразнообразия

Часть 2

Составитель: И.Я. Павлинов

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ. Том 54 (2)
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
ARCHIVES OF ZOOLOGICAL MUSEUM
OF MOSCOW STATE UNIVERSITY. Vol. 54 (2)

Главный редактор: М.В. Калякин

Редакционная коллегия:

О.В. Волцит, Д.Л. Иванов, К.Г. Михайлов, И.Я. Павлинов,
Н.Н. Спасская (секретарь), А.В. Сысоев (зам. главного редактора)

Editor in Chief: M.V. Kalyakin

Editorial Board:

D.L. Ivanov, K.G. Mikhailov, I.Ya. Pavlinov,
N.N. Spasskaya (Secretary), A.V. Sysoev (Deputy Editor), O.V. Voltzit

Редакторы выпуска:

И.Я. Павлинов, М.В. Калякин, А.В. Сысоев

Editors of the Issue:

I.Ya. Pavlinov, M.V. Kalyakin, A.V. Sysoev

Аспекты биоразнообразия. — Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 54 (2). Москва: Т-во научн. изданий КМК. 2016. С. 401–830.

Сборник включает статьи, посвящённые разным аспектам биоразнообразия (БР). Рассматриваются проблемы количественного описания структуры БР и анализа ДНК, разнообразие некоторых таксонов и морфологических элементов, динамика БР в пространстве и во времени, экологическое разнообразие, сохранение БР, историко-культурные аспекты БР, значение музейных коллекций.

Настоящая книга представляет собой вторую часть сборника

Aspects of Biodiversity. — Archives of Zoological Museum of Moscow State University, 54 (2). Moscow: KMK Sci. Press. 2016. P. 401–830.

The collated volume includes the articles dedicated to various aspects of biodiversity (BD). Under consideration are problems of the numerical description of the structure of BD and DNA analysis, diversity of various taxa and morphological elements, spatial and temporal dynamics of BD, ecological diversity, BD conservation, some historical and cultural aspects of BD, importance of museum collections.

This book represents the second part of the volume.

ISSN 1025-532X
ISBN 978-5-9908416-6-6

© Зоологический музей МГУ, 2016.
© Т-во научных изданий КМК, издание, 2016.

СОДЕРЖАНИЕ

ЧАСТЬ 1

Предисловие.....	9
В НАЧАЛЕ БЫЛО...	
MINELLI A. At the root of animal diversity: evolvability, modularity, and homology.....	21
ТЕОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ	
Пузаченко Ю.Г. Ранговые распределения в экологии и неэкстенсивная термодинамика.....	42
Якимов В.Н., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Кривоногов Д.М. Современные методы количественного анализа филогенетического разнообразия экологических сообществ.....	72
WHEELER W.C. Computational aspects of the phylogenetic analysis of comparative sequence data.....	99
GOULDING T., DAYRAT B. Integrative Taxonomy: Ten years of practice and looking into the future.....	116
Маликов В.Г., Голенищев Ф.Н. Реальность и относительность видов.....	134
ТАКСОНОМИЯ И МЕРОНОМИЯ	
AVERIANOV A.O., LOPATIN A.V. Fossils and monophyly of Afrotheria: A review of the current data.....	146
Крускоп С.В. Проблема вида и видовых границ у рукокрылых (Chiroptera; Mammalia).....	161
Баскевич М.И. Систематика, эволюция и изменчивость рода <i>Sicista</i> (Rodentia, Dipodoidea): обзор кариологических и молекулярных данных.....	191
Пузаченко А.Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих.....	229
SCHILEYKO A.A. Functional interrelations between conchological and anatomical characters in Stylommatophora (Mollusca, Gastropoda).....	269
Ковалёва И.М., Тараборкин Л.А. Адаптивная радиация и эволюция рукокрылых (Chiroptera) в свете эколого-этологической концепции (обзор).....	298
Воск W.J. Avian flight and stability.....	350

Потапова Е.Г. Разнообразие пневматизации мастоида у песчанок родов <i>Taterillus</i> и <i>Gerbilliscus</i> (Rodentia, Gerbillidae): морфогенетический и филогенетический аспекты.....	356
---	-----

СОХРАНЕНИЕ

Бродский А.К. Сохранение биоразнообразия: проблемы и перспективы.....	380
--	-----

ЧАСТЬ 2

ПРОСТРАНСТВО И ВРЕМЯ

Тишков А.А. Биогеография антропоцена Северной Евразии: к методологии оценки актуального биоразнообразия.....	405
Расницын А.П. Таксономическое разнообразие насекомых в палеозое и мелу.....	441

ЭКОЛОГИЯ И ЭТОЛОГИЯ

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Фиторазнообразие: факторы формирования, синтаксономия, система охраны.....	456
Щипанов Н.А. Функциональная структура популяции и видовое разнообразие. Мелкие млекопитающие.....	478
SHENBROT G. Ecological niche evolution and its relation to phylogeny and geography: A case study of arvicoline voles (Rodentia: Arvicolini).....	514
СПАСКАЯ Н.Н. Разнообразие социальных структур у Equidae (Perissodactyla, Mammalia).....	541

ИСТОРИЯ И СОЦИУМ

Любарский Г.Ю. Народная систематика: иерархия, фолк-ранги, таксономия и партономия.....	593
ЧЕБАНОВ С.В. Значение биологического разнообразия для типологического поворота культуры XX века.....	629
Михайлов К.Г. Арахнология в России/СССР.....	655

КОЛЛЕКЦИИ

COTTERILL F. The Tentelic Thesis, interdisciplinarity, and Earth System science: How natural history collections underpin geobiology.....	692
Павлинов И.Я. Биоразнообразие и биокolleкции: проблема соответствия.....	733
COOK J.A., LACEY E.A., ICKERT-BOND S.M., NOBERG E.P., GALBREATH K.E., BELL K.C., GREIMAN S.E., MCLEAN B.S., EDWARDS S. From museum cases to the classroom: Emerging opportunities for specimen-based education.....	787
OZEROV A.L., KRIVOSHEINA M.G. Primary types of Diptera (Insecta) in the Zoological Museum of Moscow State University (ZMUM). IV.....	800

CONTENTS

PART 1

Foreword.....	15
IN THE BEGINNING WAS...	
MINELLI A. At the root of animal diversity: evolvability, modularity, and homology.....	21
THEORY & METHODOLOGY	
PUZACHENKO YU.G. Rank distributions in ecology and nonextensive statistical mechanics.....	42
YAKIMOV V.N., GELASHVILI D.B., ROZENBERG G.S., KRIVONOGOV D.M. Modern methods of the numerical analysis of phylogenetic diversity of ecological communities.....	72
WHEELER W.C. Computational aspects of the phylogenetic analysis of comparative sequence data.....	99
GOULDING T., DAYRAT B. Integrative Taxonomy: Ten years of practice and looking into the future.....	116
MALIKOV V.G., GOLENISHCHEV F.N. Reality and relativity of species.....	134
TAXONOMY & MERONOMY	
AVERIANOV A.O., LOPATIN A.V. Fossils and monophyly of Afrotheria: A review of the current data.....	146
KRUSKOP S.V. Species and species delimitation problem in the bats (Chiroptera; Mammalia).....	161
BASKEVICH M.I. Taxonomy, evolution, and variation of the genus <i>Sicista</i> (Rodentia, Dipodoidea): a review of karyological and molecular data.....	191
PUZACHENKO A.YU. The quantitative patterns of morphological disparity of mammalian skull.....	229
SCHILEYKO A.A. Functional interrelations between conchological and anatomical characters in Stylommatophora (Mollusca, Gastropoda).....	269
KOVALYOVA I.M., TARABORKIN L.A. Adaptive radiation and evolution of bats (Chiroptera) in the light of an ecology-ethological concept (a review).....	298
BOCK W.J. Avian flight and stability.....	350

POTAPOVA E.G. Disparity of the mastoid pneumatization in the genera <i>Taterillus</i> and <i>Gerbilliscus</i> (Rodentia, Gerbillidae): Morphogenetic and phylogenetic aspects.....	356
--	-----

CONSERVATION

BRODSKY A. Biodiversity: Structure, problems, and perspectives of conservation.....	380
---	-----

PART 2

SPACE & TIME

TISHKOV A.A. Biogeography of Anthropocene of Northern Eurasia: A methodology for assessing the actual biodiversity.....	405
RASNITSYN A.P. Insect diversity in the Palaeozoic and Cretaceous.....	441

ECOLOGY & ETHOLOGY

MIRKIN B.M., NAUMOVA L.G. The phytodiversity: Factors of its forming, syntaxonomy, and conservation system.....	456
SHCHIPANOV N.A. Functional structure of population and species diversity. Small mammals.....	478
SHENBROT G. Ecological niche evolution and its relation to phylogeny and geography: A case study of arvicoline voles (Rodentia: Arvicolini).....	514
SPASSKAYA N.N. Diversity of the social organization in the Equidae (Perissodactyla, Mammalia).....	541

HISTORY & SOCIETY

LYUBARSKY G.YU. Folk taxonomy: Hierarchy, folk-ranks, taxonomy, and partonomy.....	593
CHEBANOS S.V. Significance of biological diversity for typological turn of the 20th century.....	629
MIKHAILOV K.G. Arachnology in Russia/USSR.....	655

COLLECTIONS

COTTERILL F. The Tentelic Thesis, interdisciplinarity, and Earth System science: How natural history collections underpin geobiology.....	692
PAVLINOV I.YA. Biodiversity and biocollections: A problem of correspondence.....	733
COOK J.A., LACEY E.A., ICKERT-BOND S.M., HOBERG E.P., GALBREATH K.E., BELL K.C., GREIMAN S.E., McLEAN B.S., EDWARDS S. From museum cases to the classroom: Emerging opportunities for specimen-based education.....	787
OZEROV A.L., KRIVOSHEINA M.G. Primary types of Diptera (Insecta) in the Zoological Museum of Moscow State University (ZMUM). IV.....	800

ПРЕДИСЛОВИЕ

Поводом для появления настоящего сборника послужил юбилей Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Согласно официально принятой «летописи», он учреждён в 1791 г.; соответственно, в 2016 г. ему исполняется 225 лет.

Основание для выбора темы юбилейного сборника трудов Зоомузея достаточно очевидно. Биология как научная дисциплина своей базовой предметной областью имеет именно биологическое разнообразие (*ака* биоразнообразиие, БР). Соответственно, основная задача биологов состоит в том, чтобы выявить и объяснить различия и сходства между биосистемами разного уровня общности — от внутриклеточных структур, органов и т. п. до многовидовых таксонов и экологических сообществ. «Классический» этап развития биологии (XVI–XVIII вв.) был связан с накоплением первичной фактологии, позволяющей описывать БР в рамках его понимания как одного из проявлений Естественной системы и разрешающих возможностей наличного инструментария. Основу той фактологии составляли анатомические и в меньшей степени гистологические препараты — так или иначе фиксированные остатки («дериваты») животных и растений. Местом их концентрации служили музеи и гербарии, которые уже в наше время были неформально определены как «архивы биоразнообразия». Таким образом,

музейные и гербарные коллекции стояли в самом начале исследований по БР; во многом эту миссию они выполняют и в настоящее время, обеспечивая возможность изучения некоторых фундаментальных проявлений БР.

Теперь — кратко о том, почему в названии сборника фигурируют «аспекты биоразнообразия». Дело в том, что БР как некое природное явление, в его всеобщности, слишком сложно для того, чтобы его можно было «охватывать» в целом в том или ином виде инструментальной деятельности, будь то изучение БР, его сохранение, использование и т. п. Всякий раз, когда человек с той или иной конкретной целью обращается к БР, он имеет дело не с ним как с «целым», а с какими-то по-разному вычленяемыми и/или рассматриваемыми его проявлениями: с аспектами самого БР (таксономический и мерономический, функциональный и структурный, биохорологический и экологический и т. п.), с аспектами его рассмотрения (теоретический и прикладной, природоохранный и «прагматический» и т. п.), с уровнями БР (клеточный, организменный, экосистемный и т. п.) или с его фрагментами (совокупности организмов или анатомических структур, фазы онтогенеза и экологических сукцессий и т. п.). Поэтому статьи по поводу БР в подавляющем большинстве имеют вполне частный характер: в них речь идёт не о всём БР, а о некоторых его проявлениях (аспектах,

уровнях, фрагментах), которые определяются конкретными исследовательскими или пользовательскими задачами. Поэтому и возникают сборники вроде настоящего, которые собирают под единой обложкой тексты, представляющие как само БР в разных его проявлениях, так и разные направленные на него действия (изучение, сохранение, использование и т. п.).

Тематика предлагаемого вниманию сборника изначально задумывалась максимально широкой — такой, чтобы по мере возможности охватить самые разные проявления БР и способы его рассмотрения и воздействия на него. Понятно, что в книге это удалось сделать лишь отчасти: как всегда, оказалось невозможным объять необъятное. Но по крайней мере одна важная задача, как представляется, в какой-то мере решена: сборник показывает, насколько действительно разнообразными могут быть способы представления БР как некоего природного явления и способы «взаимодействия» с ним.

По чисто техническим причинам настоящий сборник издаётся в формате двух частей, «физически» разделённых на две книги. Однако единство предисловия, пагинации и оглавления указывает на то, что эти последние — именно части одного тома Сборника трудов Зоологического музея МГУ.

Для того, чтобы как-то упорядочить разнообразие тем, затронутых во включённых в сборник статьях, они поделены на несколько тематических разделов.

Первый раздел «В начале было...» включает единственную статью, автор которой А. Минелли кратко рассматривает источник возникновения разнообразия организмов с позиций современной эволюционной биологии развития (evo-devo). В этой последней одной из ключевых яв-

ляется концепция эволюируемости (evolvability), концентрирующая внимание на анализе возможных, вероятных и запрещённых изменений онтогенетических систем, в конечном счёте определяющих способность организмов так или иначе эволюировать, что и порождает глобальное БР. Это позволяет, среди прочего, по-новому взглянуть на проблему гомологии, выделив в ней важный вопрос о гомологизации структур, возникающих в ходе реализации разных онтогенетических программ.

Раздел «Теория и методология» включает статьи, в основном укладывающиеся в методологический аспект изучения БР.

Ю.Г. Пузаченко пишет о представлении этой структуры в форме ранговых распределений с помощью аппарата неэкстенсивной термодинамики. В статье анализируются три основных подхода к обоснованию природы ранговых распределений видов в сообществе по их обилию: Гиббса–Мотуморы, Ципфа–Мандельброта и Макартура. Следует отметить, что высоко формализованное описание структуры лесного населения воробьиных птиц в конечном итоге выявляет специфику локальных сообществ, вполне интерпретируемую на языке традиционных «натуралистических» описаний, но обеспечивает их более строгим базисом.

В статье В.Н. Якимова с соавт. рассматриваются количественные характеристики филогенетической компоненты структуры БР в локальных экосистемах, сравниваются разные метрики описания этой компоненты и др. Важным содержанием результатом оказывается заключение (впрочем, основанное на неочевидных допущениях), что в формировании структуры исследованных сообществ преобладают «абиотические» факторы: ведущую роль играет нишевая организа-

ция сообществ, а не межвидовые конкурентные отношения.

Весьма информативная статья У. Уиллера представляет обзор некоторых вычислительных проблем, связанных с выравниванием множественных молекулярных последовательностей при построении филогенетических деревьев. Основное внимание уделено общему эвристическому подходу, известному как General Tree Alignment Problem (GTAP), который на данный момент, вероятно, наиболее пригоден для анализа такого рода данных. Из содержания статьи хорошо видно, что традиционная биоинформатика вынуждена решать «технологические» задачи, которые лежат весьма далеко от биологических проблем.

В статье за авторством Т. Гулдинг и Б. Дейра дан краткий обзор основных итогов развития интегративной систематики, которая являет собой некую расширенную альтернативу узкому молекулярно-генетическому подходу в альфа-систематике. В статье проводится чёткая граница между выявлением и диагностированием видов с помощью генетических маркеров, с одной стороны, и их комплексным разграничением и описанием в канонах «традиционной» систематики, с другой стороны. Интегративная систематика призвана объединить эти два подхода. При этом авторы подчёркивают необходимость использования удостоверяющих (voucher) экземпляров, служащих необходимым средством «связывания» генетических сиквенсов с конкретными организмами, а тем самым с конкретными биовидами — с их названиями и с их биологией.

В.Г. Маликов и Ф.Н. Голенищев кратко излагают своё понимание проблемы вида (не вдаваясь в обсуждение существующих точек зрения) и предлагают свой же способ её решения. Его ключевой частью

является предложение считать вид «конечным» таксоном. Эта концепция фактически возвращает видовую систематику ко временам Линнея. С точки зрения концепции БР её недостаток в том, что она существенно занижает уровень таксономического альфа-разнообразия.

В наиболее объёмный раздел «Таксономия и мерономия» собраны статьи, в которых разбираются вопросы, касающиеся конкретных таксонов или анатомических структур. По уровню общности и формализованности они весьма различны: одни в содержательном плане вполне конкретны и традиционны, другие по характеру отчасти тяготеют к предыдущему разделу. Уровни рассмотрения варьируют от видов до надотрядных таксонов, от описания конкретных анатомических структур до анализа структуры их разнообразия.

В статье А.О. Аверьянова и А.В. Лопатина рассматриваются палеонтологические основания для признания или отвержения гипотезы о монофилии Afrotheria — надотрядной группы плацентарных млекопитающих, выделение которой на основании молекулярно-генетических данных на рубеже XX–XXI вв. стало настоящей сенсацией. Авторы склонны считать названную гипотезу частично фальсифицированной тем, что относимые к афротериям Tenrecoidea отделены от других членов этой группы существенным «филогенетическим разрывом».

Две статьи касаются видовой систематики и рассматривают вопросы распознавания видов-двойников у млекопитающих. В одной из них (С.В. Крускоп) на конкретном эмпирическом материале по рукокрылым (Chiroptera) рассматривается важная методологическая задача оптимального сочетания разных групп признаков для разграничения таких видов. Автор статьи отстаивает необходимость

комплексного решения сложных вопросов о ранге и границах «видовых единиц» и выдвигает доводы в пользу «итеративного подхода» в поисках соответствующих доказательств. Автор второй статьи М.И. Баскевич подводит итог современным исследованиям видовой систематики в роде *Sicista* (Rodentia): в ней внимание акцентируется на генетических данных, внёсших значительный вклад в понимание таксономического разнообразия этого рода, и представлены «генетические диагнозы» его видов.

«Мерономическую» часть рассматриваемого раздела открывает статья А.Ю. Пузаченко, посвящённая количественным закономерностям морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Автор показывает правомочность применения методического и понятийного инструментария теории информации и кибернетики для описания и «моделирования» морфологического разнообразия. Один из основных выводов состоит в том, что динамика (эволюционная, популяционная и т. п.) морфосистем, организованных подобно черепу млекопитающих, является вероятностно-детерминированной. Автор идёт ещё дальше и полагает, что «основные результаты исследований информационно-статистических свойств таких объектов [...] могут быть экстраполированы и на другие сложные системы», к числу которых он относит социальные системы.

В нескольких статьях за основу анализа разнообразия и эволюции анатомических структур взят вполне классический морфофункциональный подход.

В статье А.А. Шилейко этот подход, дополненный эволюционными, эпигенетическими и экологическими соображениями, применён к объяснению связи между конхологическими и «анатомическими» структурами в одной из групп

(Stylommatophora) наземных гастропод. Автор подчёркивает, что а) одним из важных факторов, определивших эволюционное развитие этих моллюсков, были и остаются особенности их пищевых объектов и б) основным направлением их эволюционного развития была и остаётся редукция раковины. Предполагается, что данная тенденция в будущем будет усиливаться.

В статье И.М. Ковалёвой и Л.А. Тараборкина дан анализ эволюции и адаптивной радиации рукокрылых (Chiroptera) в свете авторской эколого-этологической концепции. Особое внимание уделено роли двух факторов в возникновении ключевых эволюционных инноваций, обусловивших в конечном счёте морфофизиологические перестройки в онто- и филогенезе, адаптивную радиацию и разнообразие рукокрылых. Один из них — антиортостатическое положение этих животных во время покоя, другой — участие крыловой перепонки в осуществлении дыхательной функции.

У. Бокк рассматривает тетраптерность в ископаемом роде *Microraptor* («пернатые динозавры») и склоняется в пользу гипотезы происхождения полёта птиц «сверху вниз» (с деревьев на землю), а не «снизу вверх» (с земли на дерево).

Статья Е.Г. Потаповой посвящена анализу структурного разнообразия слухового барабана в одной из групп грызунов (Gerbillidae). Предложена уточнённая схема способов его пневматизации, которая влечёт за собой коррективы в оценке филогенетической и таксономической значимости элементов слухового барабана.

Раздел «Сохранение» включает единственную статью А.К. Бродского, который рассматривает проблемы и перспективы сохранения БР в самом широком контексте, охватывая многие проявления праг-

матического аспекта отношения человека к БР. Подчёркивается, что единственный способ избежать конфликта между усилиями по сохранению БР и потребностями человечества заключается в следовании общему принципу устойчивого развития. Эта вполне антропоцентрическая позиция акцентирует внимание на необходимости включения природоохранной стратегии в глобальную рыночную экономику посредством неких «экосистемных услуг».

Раздел «Пространство и время» включает две статьи.

А.А. Тишков обосновывает необходимость выделения для Северной Евразии особой современной геологической эпохи — антропоцена, основным «индикатором» которого является колоссальный масштаб антропогенного воздействия на природные экосистемы. Автор обращает внимание на то, что в биогеографии последствия этого воздействия необходимо учитывать при определении обновлённых биогеографических рубежей.

А.П. Расницын рассматривает динамику таксономического разнообразия насекомых в палеозое и в мелу и указывает на отсутствие массовых вымираний близ границы перми и триаса и в течение мела. Подчёркивается, что динамика разнообразия биоты управляется не «извне» через индуцированные массовые вымирания, а «изнутри» — через подавление диверсификации таксонов, и что этот процесс объясним в рамках эпигенетической теории эволюции.

Раздел «Экология и этология» (сформирован скорее по созвучию титульных терминов) объединяет в основном статьи, в которых внимание акцентируется на экологическом аспекте БР.

Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова рассматривают этот аспект на биоценотическом уровне, анализируя вклад синтаксономии

в изучение БР. В связи с этим представлен краткий обзор истории распространения подхода Браун-Бланке в мире, в СССР и в России, охарактеризованы основные отечественные синтаксономические центры.

В статье Н.А. Щипанова исследуется связь между функциональной структурой популяций и видовым разнообразием у мелких млекопитающих. Автор предлагает классификацию видов согласно оригинальной гипотезе функционального структурирования видовых популяций. В её основу положена предполагаемая способность вида формировать «демографические единицы» посредством оптимального сочетания или выбора одной из двух альтернативных функций — «репарации» (обеспечение быстрой реколонизации) и «контроля» (обеспечение локального самоограничения популяционной плотности).

В статье Г.И. Шенброта на количественной основе исследуется связь между видовыми экологическими нишами, филогенетическими отношениями видов и пространственными отношениями их ареалов. Предполагается, что основным направлением эволюции видовых ниш является их дивергенция, постепенно нарастающая с момента разделения популяций.

Н.Н. Спасская рассматривает разнообразие социальной структуры Equidae и приходит к выводу о её высокой пластичности. Это разнообразие представимо как «пространство логических возможностей», в котором конкретные социальные паттерны формируются в результате определённого сочетания внутренних (популяционная структура) и внешних (условия обитания) факторов.

Раздел «История и социум» включает три статьи, посвящённые существенно разным вопросам.

Статья Г.Ю. Любарского рассматривает проблему возникновения фолк-систематики как проявления классификационной активности в архаичных человеческих сообществах. Подчёркивается, что фолк-классификации по многим проявлениям являются не «таксономическими» (в современном понимании), а «партономическими» (мерономическими). Особое внимание уделено формированию ранжированных фолк-классификаций: их анализ может позволить выявить некие человеческие «когнитивные универсалии» и попытаться понять некоторые общие черты познавательной деятельности вне её детерминации определённой культурной средой.

В статье С.В. Чебанова проанализировано значение БР для «типологического поворота» в осознании человеком природы и общества в XX в. Автор обращает внимание на своего рода глобальную «интеллектуальную революцию», произошедшую в первой половине XX в. В результате произошёл поворот от поиска универсалий и констант в структуре природы и общества к пониманию разнообразия (во всех его мыслимых проявлениях) как фундаментального свойства материального и духовного мира.

В статье К.Г. Михайлова представлен краткий обзор истории исследований по таксономическому и фаунистическому разнообразию паукообразных (Arachnida) в России/СССР. Особое внимание обращается на важность и сохранность арахнологических коллекций на постсоветском пространстве. Представлен краткий биографический справочник ведущих арахнологов этого региона.

Раздел «Коллекции», вполне естественный для сборника, выпускаемого музеем, по содержанию соответствует

фактологическому аспекту рассмотрения БР.

Статья Ф. Коттерилла примечательна подробным разбором значения коллекций в развитии исследований по БР и более широко по геобиологии. Для этого он вводит эпистемологический «тентелический тезис» (авторский неологизм), подчёркивающий широкую вовлечённость лекционных материалов, как источника информации, в разработку междисциплинарных исследований в науках о Земле и жизни. Автор утверждает, что сохранение коллекций обеспечивает плодотворность, точность и истинность как существующего, так и будущего научного знания.

Статья И.Я. Павлинова отчасти продолжает предыдущую: она посвящена фундаментальному вопросу научного обоснования развития биокolleкций как специфического ресурса для изучения и сохранения БР. В связи с этим рассмотрены научные предпосылки возникновения интереса к БР и охарактеризованы фундаментальные проявления БР. Обсуждается научный статус биокolleкций как информационного биоресурса, указаны их основные характеристики.

В статье Д. Кука с соавт. рассматривается вопрос о вовлечении музейных коллекций в образовательный (преимущественно ВУЗовский) процесс. Авторы полагают, что благодаря этому студенты могут быть приобщены к активному всеохватному изучению живого.

Статья А.Л. Озерова и М.Г. Кривошеиной относится к весьма специфической части традиционной музейной деятельности. В ней представлен каталог части типовой коллекции двукрылых (Diptera), хранящейся в Зоомузее МГУ.

Составитель и редакторы сборника признательны авторам за участие в нём.

И.Я. Павлинов

FOREWORD

The occasion of this volume is the anniversary of the Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University. According to the officially acknowledged “chronicles”, it was founded in 1791 and so celebrates its 225 years of age in 2016.

The choice of the theme of the jubilee Archives of the Zoological Museum is obvious enough. The core subject area of biology, as a scientific discipline, is biological diversity (*aka* biodiversity, BD). By this, the principal aim of biologists is to recognize and explain differences and similarities between biological systems at different levels of their organization, from intracellular structures, organs, etc. up to multi-species taxa and ecological communities. The “classic” phase of the development of biology (16–18th centuries) accumulated a wealth of primary factual sources. This era characterized BD in the framework of the concept of the Natural System and according to resolution of the toolkits then available. Scientific veracity of these research was limited to anatomical evidence, and, to a less degree, histological preparations of organisms (rather, of their “derivatives”). All these “derivatives” were accumulated in museums and herbaria, which in our time are designated informally as “biodiversity archives”, and biologists have been continuing to expand their coverage and volume. Thus, the very beginnings of BD research were founded on museum and herbarium collections; they still perform this mission, centrally, by enabling

and facilitating expanding opportunities to study BD.

Now, to introduce the scope of this collated volume as “aspects of biodiversity” featured in its title. The main challenge is that BD, as a vast natural phenomenon, is too complex in its overall totality, so it is hard to “comprehend” as a whole using any instrument activity, be it in BD research, conservation, or use. Whenever a human, with some or another particular purpose, studies and/or utilizes BD, he/she does not deal with it as a “whole”, but rather in some or other way deals with a subset of organisms, and derived biological materials and resources therefrom. These may include: aspects of BD proper (taxonomic and meronomic, structural and functional, biohorological and ecological, etc.), aspects of its consideration (theoretical and empirical, conservational and “pragmatic”, etc.), its levels (cells, organisms, ecosystems, etc.), or its fragments (particular groups of organisms and anatomical structures, ontogenetic phases, ecological succession stages, etc.). Therefore, the respective articles on BD, in their vast majority, each focus on discrete subjects and/or taxonomic groups. Given that no single contribution can cover all of BD, they examine only some of its attributes (aspects, levels, fragments). Respective topics and specialization reflect particular research interests, methods, and questions. Only the overview of more inter-associated topics, reviewed in some of these articles, can open up a more

comprehensive appreciation of BD. Therefore, this miscellany of contributions bring together, within a single cover, consider both different manifestations of BD proper and different actions directed to it (exploration, conservation, use, etc.).

The subjects of this miscellany of articles were deliberately selected to be as broad as possible. Notwithstanding their wide scope of BD characterization and applied uses, such a selection appeared to be limited. It is impossible to grasp in its immensity. But at least one major task seems to have been achieved, to a degree: the book does demonstrate the inherent diversity entailed in characterization and applications of BD.

On a purely “technical” reason, this miscellanea is published in two parts, which are “physically” two separate books. However, the unity of Foreword, Contents, and pagination indicates both comprise two consecutive parts of the same volume of the Archives of the Zoological Museum.

In order to arrange the many topics covered by all the contributions to this collection, they are grouped into several thematic sections. The latter are listed in the Table of Contents, their main emphases are mostly evident from their titles.

The opening Section “In the beginning was...” includes the article by A. Minelli, who considers briefly the roots of organismal diversity from the standpoint of modern evolutionary developmental biology (evo-devo). One of the latter’s focal points is the concept of evolvability, which sets the principal agenda to analyze the spectrum of possible, likely, and impossible changes of developmental systems. These processes express in different ontogenetic outcomes. This diversity of developmental mechanisms and possibilities determine eventually the ability of organisms to evolve toward one, or another, outcome. The overall outcome is a fundamental mech-

anism that generates overall BD. This allows, among other things, for a fresh look at the homology problem. It highlights an important issue of homologation of the structures formed within the different developmental pathways.

The Section “Theory and Methodology” includes several articles that share their commonality in the methodological aspects of studying BD.

Yu.G. Puzachenko writes about representation of BD structure in the form of rank distributions using the apparatus of nonextensive thermodynamics. Three principal approaches to substantiation of possible nature of the rank distributions of species by their abundance in a community are analyzed, which are those of Gibbs–Motumora, Zipf–Mandelbrot, and MacArthur. It should be noted that a highly formalized description of the structure of forest populations of passerine birds reveals eventually specifics of the local communities that can be interpreted in the language of traditional “naturalistic” descriptions, but provides them with a more rigorous basis.

The article of V.N. Yakimov et al. deals with quantitative characteristics of phylogenetic components of BD structure in local ecosystems. It compares different metrics used to describe this phylogenetic component, and considers their respective implications. An important substantive result contained in the authors’ conclusion (though based on non-obvious assumptions) presumes that the drivers that formed the structure of investigated communities are dominated by particular “abiotic” factors. The corollary is that it is the community niche arrangement, and not competitive interactions between species, which holds the leading role in structuring the community.

The very informative article of W. Wheeler presents an overview of some computational problems related to the alignment

of multiple molecular sequence data for constructing phylogenetic trees. The focus is made on the general heuristic approach known as General Tree Alignment Problem (GTAP), which at the moment probably presents the most suitable solution to analyze such data. It becomes clear from contents of the article that the traditional bioinformatics has to solve “technological” challenges, whose concepts and methodology lie very far from the biological problems.

The article authored by T. Goulding and B. Dayrat provides a brief overview of the main outcomes of developments in the Integrative Taxonomy, which emerged as an expanded alternative to the purely molecular genetic approach to alpha taxonomy. The authors outline a clear boundary between discovery and diagnosing of new species with the help of genetic markers, on the one hand, versus the complexities of delimitation and description according to the canons of the “traditional” taxonomy, on the other hand. Integrative Taxonomy is designed to combine these two approaches. It places the emphasis on the priority roles of voucher specimens to formally, and independently, link genetic sequences with the particular organisms and thus with the particular biospecies, with their names and their biology.

V.G. Malikov and F.N. Golenishchev briefly set out their understanding of the species problem (not going into discussion of the existing points of view) and suggest a way to solve it. Their key suggestion is to consider species as a “final” taxon, which seemingly gets the species taxonomy back to the time of Linnaeu. Its principal shortage from the standpoint of the BD concept is underestimation of alpha-taxonomic diversity.

The most voluminous Section “Taxonomy and Meronomy” contains articles dealing with the issues about particular taxa and anatomical structures. They differ in generality

and formality; in their content, some of them are quite concrete and traditional, while others tend partly to the previous Section. The levels of consideration vary from species to supraordinal taxa, from descriptions of particular anatomical parts to an analysis of the structure of their diversity.

The article of A.A. Averianov and A.V. Lopatin considers the paleontological grounds for acknowledging, or rejecting, the hypothesis of the monophyly of Afrotheria, a supraordinal group of placental mammals, which was recognized using molecular genetic data and has become a sensation at the turn of 20–21th centuries. Authors argue that this hypothesis is partly falsified by the Tenrecoidea, allocated genetically to afrotherians, yet seem to be separated from them by an essential “phylogenetic gap”.

Two articles dealing with species-level taxonomy consider the challenges of characterizing cryptic species in mammals. One of them, by S.V. Krusko, based on empirical data on the bats (Chiroptera), investigates an important methodological problem of optimal combination of different categories of data for delimitation of such species. The author advocates the need for complex solutions to complex questions concerning the ranks and boundaries of the “species units”, and advances arguments in favor of an “iterative approach” in the search for robust evidence. The second article summarizes recent research on the species taxonomy in the genus *Sicista* (Rodentia). Its author, M.I. Baskevich, focuses on genetic data that made a significant contribution to the understanding of taxonomic diversity of this genus and presents “genetic diagnoses” of its species.

The “meronomic” part of the Section under consideration is opened with the article of A.Yu. Puzachenko, who considers quantitative regularities in the morphological disparity of the mammalian skull. The

author demonstrates the legitimacy of the use of methodological and conceptual tools of the information theory and cybernetics to describe and “model” morphological disparity. One of the main conclusions is that dynamics (evolutionary, population and so on) of the morphosystems that are organized like the mammalian skull holds a combined probabilistic-deterministic in its nature. The author goes even further and suggests that “the main results of exploration of information-statistical properties of such objects [...] can be extrapolated to other complex systems”, among which he considers the social systems.

In several papers, quite a classical morphofunctional approach is taken as the basis for analysis of disparity and construction of particular anatomical parts.

A.A. Schileyko, in his article, applies this approach, supplemented with the evolutionary, epigenetic and ecological considerations, to explain the correlation between conchological and “anatomical” structures in terrestrial gastropods belonging to Stylommatophora. The author emphasizes that: a) peculiarities of their food rank among the important factors that have directed, and are still directing, historical development of these mollusks, and b) the principal trend of their evolution was, and remains, shell reduction. It is suggested that this evolutionary trend will strengthen in the future.

The article of I.M. Kovaleva and L.A. Taraborkin analyzes the evolution and adaptive radiation of bats (Chiroptera) in the light of the authors’ ecology-ethological concept. Special attention is paid to the role of two factors in the emergence of the key evolutionary innovations, which have ultimately caused morpho-physiological reorganizations in both onto- and phylogeny, adaptive radiation and diversity in bats. One of these is antiorthostatic position of the bats during

their rest, and another is participation of the wing membrane in the implementation of respiratory function.

W. Bock examines the tetrapteryx pattern in the fossil genus *Microraptor* (a “feathered dinosaur”), and he is inclined to support a hypothesis that the origin of avian flight was from the trees down, not from the ground up.

E.G. Potapova’s article describes structural disparity of the auditory bulla in a group of rodents (Gerbillidae). A refined scheme of pathways of bullar pneumatization is proposed. It entails certain corrections in an assessemnts of the significance of bullar morphology in phylogeny and taxonomy.

The Section “Conservation” includes the single article by A.K. Brodsky, who considers the problems and perspectives of BD conservation in their broadest context. This paper covers the many issues arising in the “pragmatic” aspects of human relations to BD. It is stressed that the only way to avoid the tensions between BD conservation and demands of Earth by humankind is to follow the general principle of sustainable development. This is an evidently anthropocentric argument that emphasizes the need to incorporate conservational strategy into the global market economy by means of some “ecosystem services”.

The Section “Space and Time” includes two papers.

A.A. Tishkov justifies the need for recognition, for the Northern Eurasia, of the contemporary geological era, the Anthropocene, with its main “indicator” being the enormous impacts of humans on natural ecosystems. The author draws attention to the fact that consequences of this impact are to be taken into consideration in biogeography toward redefining biogeographic boundaries.

A.P. Rasnitsyn considers dynamics of taxonomic diversity of insects during the Pa-

leozoic and Cretaceous, and this paper points out the absence of mass extinctions near the Permian-Triassic boundary and within the Cretaceous. It is emphasized that dynamics of biotic diversity is controlled not “externally” via induced mass extinctions, but from “within”, namely through suppression of diversification of taxa, and that this process could be explained within the framework of the epigenetic theory of evolution.

Section “Ecology and Ethology” (composed rather by consonance of the terms in its title) unites mostly the articles, in which attention is paid to ecological aspects of BD.

B.M. Mirkin and L.G. Naumova consider that aspect at the biocaenotic level, paying most attention to the analysis of input of syntaxonomy in exploration of BD. In this connection, they provide a brief review of expansion of the Braun-Blanquet’s approach in the world, in USRR, and in the contemporary Russia, along with characterization of the principal native syntaxonomic schools.

The article of N.A. Shchipanov discusses the relations between population functional structure and species diversity in small mammals. The author suggests a classification of species in accordance of his own hypothesis of functional structuring of the species populations. This hypothesis is based on an assumed ability of species to form certain “demographic units” by means of an optimal combination or a choice of either of two alternative functions, viz. “reparation” (assurance of recolonization by immigration) and “control” (self-limitation of local population density).

The article by G.I. Shenbrot considers relations between species’ ecological niches, their genetic distances, and spatial interrelations of their geographic ranges analyzed employing numerical methods. It is suggested that the main course of species’ niche evolu-

tion is divergence, which gradually increases with time after population splitting.

N.N. Spasskaya reviews the diversity of social structure in the Equidae, and focuses on its high plasticity. This diversity can be represented as a “space of logical possibilities”, in which particular social patterns arise as the result of certain combinations of internal (population structure) and external (habitat) factors.

Somewhat fuzzy Section “History and Society” includes three articles on significantly different subjects.

The one of G.Yu. Lyubarsky reflects on the problem of emergence of the folk-taxonomy as a manifestation of classificatory activities in indigenous human communities. It is stressed that folk-classifications, according to many of their characters, are not “taxonomic” (in the modern sense) but rather “partonomic” (meronomic). Special attention is paid to formation of ranked folk-classifications: their analysis allows us to gain insights into an idea of human “cognitive universals”, and to try to understand how certain general features of human cognitive activity are independent of the latter’s determination by particular cultural environments.

The article of S.V. Chebanov provides an analysis of the importance of BD for the “typological turn” in the human consciousness of nature and society in the 20th century. The author draws attention to a form of global “intellectual revolution”, which occurred through the first half of the 20th century. It is characterized by a shift from seeking universals and constants in the structure of nature and society to understanding diversity (in all its conceivable forms) as a fundamental property of both material and spiritual worlds.

K.G. Mikhailov’s article provides a brief review of the history of research upon taxonomic and faunistic diversity of Arachnida

in Russia/USSR. Special attention is paid to the importance and safety of arachnological collections in the post-Soviet realm. A brief biographic reference of leading arachnologists of this period is given.

The section “Collections” is the most natural theme in a book published under the auspices of a Museum, with its contents corresponding to a “factological” aspect of BD consideration.

The article by F. Cotterill is remarkable in its detailed analysis of the significance of collections toward developing research on BD and more widely on geobiology and Earth system science. To frame this review, he introduces the overarching epistemological “Tentelic Thesis” (the author’s neologism) to explain and emphasize the universal and growing role of all collection materials as a source of verifiable information in the support of multidisciplinary research, which integrates the Earth and Life sciences. The author argues that collection maintenance provides the fecundity, fidelity and veracity of both existing and future scientific knowledge.

I. Ya. Pavlinov’s article continues, in part, the previous one: it is devoted to the funda-

mental question of scientific substantiation of development of biocollections, as the focal resource for the study and preservation of BD. In this regard, scientific preconditions of rising interest to BD are considered and fundamental manifestations of BD are characterized. The scientific status of biocollections as an information bioresource is discussed, and their basic characteristics are outlined.

The article by D. Cook with its many co-authors examines how museum collections can interface with educational processes (mainly in high schools). These authors argue that students should be encouraged to become accustomed to the exhaustive study of living beings in the classroom and field.

The article of A.L. Ozerov and M.G. Krivosheina belongs to a quite particular segment of the traditional museum activity. It compiles a catalogue of a part of the type collection of dipteran insects kept in the Moscow Zoological Museum.

The compiler and the editors of this volume are indebted to the authors for their contributions to it.

Igor Ya. Pavlinov

AT THE ROOT OF ANIMAL DIVERSITY: EVOLVABILITY, MODULARITY, AND HOMOLOGY

Alessandro Minelli

Department of Biology, University of Padova; alessandro.minelli@unipd.it

We cannot satisfactorily explain the origin of biological diversity without considering that natural selection can only test the phenotypes that the developmental system is able to produce. In other terms, we must consider its evolvability, the scenario of possible, likely and (apparently at least) forbidden changes that a species' developmental system can accept. Evolvability is sometimes systemic, but more frequently modular, in terms of morphological organization but also of the temporal articulation of developmental processes, as shown by heterochrony. This has important consequences on our possible approach to homology. The traditional "all-or-nothing" notion of homology must be replaced by a combinatorial approach that abandons the Owenian requirement of conservation of sameness. Conservation of homology across evolutionary transitions between environmentally controlled and genetically encoded traits encourages approaching the issue of homology from the perspective of evolutionary developmental biology, including the appreciation of the multiplicity of paths along which inheritance of traits is carried across generations.

У ИСТОКОВ РАЗНООБРАЗИЯ ЖИВОТНЫХ: ЭВОЛЮИРУЕМОСТЬ*, МОДУЛЬНОСТЬ И ГОМОЛОГИЯ

Алессандро Минелли

Мы не можем удовлетворительно объяснить происхождение биологического разнообразия без учёта того, что естественный отбор может только «испытывать» фенотипы, которые способна производить онтогенетическая система. Другими словами, мы должны рассматривать её эволюируемость, а именно совокупность возможных, вероятных

© A. Minelli, 2016.

*Прим. ред. В рунете нам не удалось найти русскоязычный эквивалент термина «evolvability», означающего способность (склонность) эволюировать. Калька «эволюбельность», аналогичная прижившимся «вариабельности» или «мутабельности», не слишком благозвучна. Термин «эволюируемость» здесь использован по аналогии с принятыми «мутируемостью» и «растворимостью», означающими способность мутировать и растворяться, соответственно.

и (по крайней мере явно) запрещённых изменений, которые может включать онтогенетическая система вида. Рассматриваемая с точки зрения морфологической организации, а также различных временных членений процессов онтогенеза, эволюируемость может быть системной (затрагивает весь организм), чаще же она модульная, иллюстрацией чего служит гетерохрония. Это имеет важное значение для разработки возможных подходов к трактовке гомологии. Традиционное понимание гомологии по принципу «всё или ничего» должно быть заменено комбинаторным подходом, подразумевающим отказ от оуэновского требования сохранения тождественности. Сохранение гомологии между контролируемыми средой и генетически кодируемыми признаками при их эволюционных изменениях побуждает исследовать гомологию с точки зрения эволюционной биологии развития, включая признание множественности путей, по которым осуществляется наследование признаков в цепочке поколений.

1. Introducing evo-devo into comparative biology

Our approach to biodiversity necessarily includes comparisons. Comparisons of morphological features, of genes and perhaps of genomes, of life cycle characteristics, of behavioural schedules. Comparisons targeted to the identification of traits shared by different species, or suggesting their phylogenetic relationships, as well as to diagnostic traits differentiating them. Comparisons leading to the untangling of the alpha-diversity in a biological community or an ecosystem, but also to an appreciation, albeit necessarily a subjective one, of disparity, i. e. of the extent of morphospace occupied by the representatives of a taxonomic group within that community or ecosystem. With a further step, the analysis of biodiversity proceeds in the direction of functional ecology, or towards a historical and causal analysis of biodiversity, perhaps in the traditional terms of Neodarwinian evolutionary biology, that is, looking for processes of adaptation and speciation.

Not necessarily these two aspects of evolution — adaptation and speciation — are tightly coupled together. Prolonged interruption of gene flow caused by external (es-

pecially geographical) barriers is very often the cause of the origin of new species, but the latter is not necessarily associated with the evolution of new adaptations. For example, many genera of terrestrial animals with poor dispersal ability, such as flightless ground-living insects or land snails, include large or very large numbers of allopatric species confined either to individual islands or to individual mountaintops or to isolated calcareous outcrops surrounded by substrates of different nature. In terms of adaptation, rapid and richly ramified patterns of speciation are often explained (tentatively at least) in terms of adaptations made possible by the presence, in a megadiverse clade, of some “key” trait the emergence of which would have opened the possibility to undergo abundant speciation. Globally, this explanation of biological diversity is looked for in the usual terms of evolution as *the survival of the fittest*.

However, this is only one side of the coin: the other side is *the arrival of the fittest*. Natural selection can only test the fitness of the phenotypes that the developmental system is able to produce (de Vries, 1905). Investigating the arrival of the fittest is one of the qualifying targets of evolutionary develop-

mental biology, or evo-devo (e. g., Gilbert et al., 1996; Alonso, 2008; Wagner, 2011).

2. Evolutionary transitions

Remarkably, the landscape of the possible morphological transitions from an existing to a novel phenotype is neither isotropous nor necessarily continuous (e. g. Theißen, 2006, 2009; Minelli et al., 2009). Evolution offers examples of discontinuities (Frazzetta, 2012) that cannot be explained as the long-term result of a prolonged accumulation of small adaptive changes.

Morphological discontinuities that do not appear to be bridgeable by a series of micro-mutations are, for example, the torsion of the visceral sac that distinguishes the gastropods from all other molluscs, or the sudden transition from bilateral symmetry to directional asymmetry in the flatfishes. In the evo-devo literature, the most popular case is the pectoral girdle of turtles, which is encased within the ribs, rather than external to them as in all other tetrapods, a change that Gilbert et al. (2001) and Rieppel (2001) did not hesitate to describe as saltational.

Many phenotypes, often very similar to existing and even successful ones, are not present in nature, not because of a very low fitness, but because the existing developmental systems cannot be modified easily, or at all, in such a way as to produce them. For example, there is no reason to expect that a scolopendromorph centipede with 22 pairs of legs would be functionally impaired, compared to those possessing either 21 or 23 pairs of legs, nevertheless not a single specimen (not to say, a species) of scolopendromorph with 22 pairs of legs has ever been recorded, whereas the “neighbouring” phenotypes with either 21 or 23 pairs of legs are characteristic of hundreds of species each (Minelli, 2009). But this is not the whole story. Within the clade Scolopendromorpha, all representa-

tives of which were until recently thought to have either 21 or 23 pairs of legs, a species with 39 or 43 pairs of legs, *Scolopendropsis duplicata*, has evolved, probably derived in a single step from an ancestor very similar to *Sc. bahiensis*, a species with either 21 or 23 pairs of legs (Minelli et al., 2009). Back in the evolutionary history of the Chilopoda, a transition from 15 pairs of legs, the plesiomorphic number of leg pairs within centipedes, to 21 pairs was an innovation of the lineage leading to the extant Scolopendromorpha. Within the latter, a further increase in the number of leg-bearing segments occurred repeatedly, always with discontinuous transitions: from 21 to 23 in the Scolopocryptopidae (Vahtera et al., 2013), from 21 to 23 and again to 39 and 43 in *Scolopendropsis* (Minelli et al., 2009). From an ancestor belonging to the stem-group Scolopendromorpha (that is, likely provided with 21 or 23 pairs of legs) evolved also the lineage leading to the extant Geophilomorpha, within which the leg pair number was first in the order of 41, 43 or 45, but subsequently diverged between 27 and 191 leg pairs. Besides the obvious saltations, the whole evolutionary radiation of centipedes is characterized by a remarkable constraint: the number of leg pairs is always limited to odd values (Minelli, Bortoletto, 1988).

These examples suggest that phenotypic evolution is shaped in part by the constraints under which developmental systems operate (Arthur, 2004). We are therefore prompted to investigate *evolvability*, that is, the scenario of possible, more probable, less probable and (apparently, at least) forbidden changes that a species’ developmental system can accept, thus imposing a bias on the production of new phenotypes. Discussing evolvability will bring us to discuss briefly the *modularity* of animal organization as well as the complexity of the relationships that may link an

organism's genotype to the phenotypes it is eventually able to express. Modularity is not limited to the morphological organization of the animal, but extends to the temporal sequence of individual developmental processes or stages along an animal's ontogeny, and this brings us to *heterochrony* and its consequences for the notion of *homology*.

The two concepts of homology and evolvability are interrelated. Brigandt (2007, p. 710) defines a homologue "as a unit of morphological evolvability, i. e., as a part of an organism that can exhibit heritable phenotypic variation independently of the variation that the organism's other homologues can undergo," or as "a unit of heritable phenotypic variability — a structural unit being able to phenotypically vary in response to genetic variation". Similar concepts, but framed in more comprehensive terms, that is, in respect both to ontogeny and evolution, have been proposed e. g. by Laubichler (2000), Newman and Müller (2000), Müller (2003, 2007), and Jamniczky (2008) (cf. Pavlinov, 2012).

3. Evolvability

Some architectural aspects are very stable throughout the animal kingdom, or a sizeable part of it, well beyond any reasonable explanation in terms of adaptation. In many such instances, it is not natural selection that must be regarded as responsible for evolutionary stasis, but the lack of selectable variation. Constraints must be searched for at the level of developmental systems.

This approach can be expressed in terms of evolvability, a term that has unfortunately been applied by different authors to a plurality of different concepts (e. g., Dawkins, 1988; Alberch, 1991; Hansen, 2003, 2006; Schlichting, Murren, 2004; Klingenberg, 2005; Wagner, 2005; Colegrave, Collins, 2008; Pigliucci, 2008; Brookfield, 2009). I will follow here Hendrikse et al.'s (2007, p.

394) definition of evolvability as "the capacity of a developmental system to evolve [...] largely [as] a function of the developmental system's ability to generate variation".

Potentially adaptive phenotypes do not show up because their production is very difficult, think of mammals with a number of cervical vertebrae other than seven: this number is conserved between animals with so differently elongated necks as hippo and giraffe. Yet, as soon as variation appears in the system, alternative phenotypes evolve rapidly, often departing amazingly from the original phenotype. Here are two examples.

The axoneme of cilia and flagella of eukaryotic cells is generally composed of two central microtubules surrounded by a circle of nine doublets (the usual 9+2 arrangement). This structure is remarkably stable among the vast majority of eukaryotes provided with cilia or flagella, but it is far from being universal. Exceptions to the rule, however, are not limited to the phenetically closest arrangements such as 9+1, 9+0 or 9+9+2. Departures from 9+2 have occasionally opened the way towards the evolution of an extraordinary diversity of arrangements, most conspicuous being those in the sperm flagellum of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae), with up to 2500 doublets in *Asphondylia ruebsaameni* (Lanzavecchia et al., 1991; Mencarelli et al., 2000).

Another example of diversity obtained by abandoning a previously very stable phenotype is provided by the antennal articles of the Coleoptera. Here, the plesiomorphic number is 11, widely conserved throughout the order, despite very conspicuous variation in the relative size and shape of the individual articles and thus in the overall shape of the appendage. Nevertheless, this number has been repeatedly reduced, e. g. to ten articles in 46 families, to nine in 31, to eight in 22, and even to three articles in five

families and to two articles in two families (Minelli, 2004). However, variation in the opposite direction has been rare and mostly limited to one extra article and very rarely extended to numbers higher than 20 (only in some Lampyridae, Cerambycidae and Rhipiceridae).

With the advent of evolutionary developmental biology, evolvability has taken a central role in explanations of evolutionary change and its study is even regarded as the core feature of evolutionary developmental biology (Hendrikse et al., 2007). Studying evolvability has caused an increasing appreciation of the complex relationships linking the genotype to the phenotype (the so-called “genotype→phenotype map”), which are now largely acknowledged to be mostly non-linear and far from uniform (e. g. Alberch, 1991; Wagner, Altenberg, 1996; West-Eberhard, 2003; Draghi, Wagner, 2008; Pigliucci, 2010). In simple terms, rarely, if ever, does one gene correspond to one phenotypic trait, and vice versa. As a rule, the expression of one gene affects a diversity of phenotypic traits (pleiotropy), and indistinguishable phenotypes can be under the control of different genes, or genetic cascades (convergence and/or redundancy).

To some extent, what we register as pleiotropy is nothing but a consequence of the way we describe a phenotype as a sum of characters: this articulation into units is perhaps reasonable in terms of morphology, but does not necessarily correspond to distinct developmental processes responsible for the individual characters, or to the expression patterns and the functions of as many genes. Strictly speaking, the only uniquely controlled phenotype corresponding to a given gene is perhaps its primary mRNA transcript, previous to any post-transcriptional editing.

4. Genes and homology

Are there genes individually “responsible for” a given feature, as we have possibly learned from schoolbooks introducing elementary Mendelian genetics? A one-to-one correspondence between genes and phenotypic features would help consolidating our appreciation of homology relationships, but this path of enquiry would bring us nowhere. Two problems must be acknowledged.

First, there is abundant evidence of homologous morphological features controlled, in different species, by nonhomologous genes or networks of genes, and vice versa, i.e. nonhomologous morphological features controlled by homologous genes (discussed e. g. in Wray, Abouheif, 1998). It is remarkable that this mismatch between genotype and phenotype has eventually caused one of the 19th century scientists who most contributed to the conceptual development of comparative biology to eventually take distance from the very notion of homology (de Beer, 1971; Pavlinov, 2012).

Evidence from developmental genetics can assist in identifying homologous morphological structures but does not provide necessary nor sufficient conditions for determining structural homology (Galis, 1999; Bolker, Raff, 2003; Minelli, 2003a; Pavlinov, 2012).

Acknowledging this frequent mismatch between genes and morphology, Nielsen and Martinez (2003) recognized, under the new term of *homocracy*, the correspondence between organs or structures organized through the expression of the same patterning genes, irrespective of whether these structures can be regarded or not as homologous in terms of comparative morphology. A related concept stressing the conservation throughout phylogeny of genetic networks underlying the production of eventually diverging organs

has been suggested by Shubin et al. (2009) under the evocative but controversial name of *deep homology* (briefly discussed in: Minelli, Fusco, 2013a).

Second, hundreds and hundreds of genes are differentially expressed in each body parts. For example, in the mouse, many genes involved in limb initiation and patterning are part of regulatory networks common to both forelimbs and hindlimbs: many of them are differentially expressed between the growing and differentiating anterior vs. posterior appendages, and contribute to the specification of limb-type identity (Logan et al., 1998; Logan, 2003).

Admittedly, the extent to which a given body feature is controlled by any one of the genes whose expression in the Anlage of that body part is somehow different from its expression elsewhere in the organism will not be the same for all genes. One might argue that the molecular (genotypic) unit corresponding to a morphological homologue is not a gene whatsoever, but a *master control gene*, that is, a gene responsible for a major switch in the expression of a large number of downstream genes. This fashionable concept was first introduced by Lewis (1992) for the homeotic genes of the *Bithorax* complex in *Drosophila*, but was mostly championed by Gehring (for an historical perspective, see: Gehring, 1998). Again in *Drosophila*, targeted expression of the *eyeless* (*ey*) gene can result in the production of ectopic eyes (e. g., on a tibia) and this result has been regarded as an experimental proof that *ey* is the master control gene for eye morphogenesis. Homologues of the *Drosophila ey* gene (generally known as the *Pax6* genes) are involved in the production of eyes in metazoans as different as a squid and a vertebrate; as a consequence, *Pax6* genes have been interpreted as master control genes in the production of eyes throughout the Metazoa (Halder et al., 1995).

However, the very existence of master control genes is questionable. Davidson (2001, p. 27), for example, disposed of the idea of a linear hierarchical control sequence beginning with a hypothetical master gene describing it as just a “fantasy of earlier days”. Evidence suggests instead that morphogenesis is controlled by complex networks of signal systems and transcriptional regulators (Davidson, 1993). This revised interpretation of the molecular circuitry controlling morphogenesis is certainly more realistic than the older one, based on the putative existence of master control genes. However, compared to the morphological features they presumably control, even Davidson’s *gene regulative networks* are not conservative enough to represent the genetic or mechanistic counterparts of homologues. The evolvability of regulatory cascades is shown by examples where the same molecule is regulated by different genes in different species or even within the same organism (Larsen, 2003). For example, the gene *hedgehog*, which is involved in establishing the antero-posterior axis of the embryonic segments and in patterning the larval imaginal discs, is controlled by *bicoid* in *Drosophila* and by *caudal* in the beetle *Tribolium* (Dearden, Akam, 1999), whereas *engrailed*, whose expression is critically important in fixing segmental boundaries in *Drosophila*, is regulated by *paired* in some cells but by *fushi tarazu* in others, a few cell diameters apart (Manoukian, Krause, 1992).

5. Parallelism and convergence

Lack of selectable variation is sometimes responsible for discontinuities in the occupancy of the morphospace, but biased evolvability is also involved in the opposite phenomenon, that is, in the occurrence of “privileged” phenotypes evolved in multiple lineages as the effect of parallel or convergent evolution. In those instances, selective

advantage is likely involved, but a bias in the landscape of evolvable forms is probably much more frequent than generally acknowledged. In recent times, strict focus on phylogeny reconstruction has caused homoplastic features to be simply regarded as noise contrasting the phylogenetic signal provided by synapomorphies, but parallelism and convergence deserve to be studied as important evolutionary phenomena. Towards the turn of the century, Moore and Willmer (1997) provided a detailed overview of the occurrence of convergent evolution in invertebrates; soon thereafter, Conway Morris (e.g. 2003a, b, 2006) went so far as to regard convergence as a major feature of evolution and to acknowledge that it allows some predictions of long-term evolutionary trends.

It is by now nearly one century since Vavilov (1922) proposed a *law of homologous variation*, according to which the similarity of developmental pathways in related species causes the appearance of similar variants. Translated into the current language of evo-devo, this means that the recurrent evolution of similar phenotypes among closely related species is suggestive of positively biased evolvability of some *developmental modules* (Inge-Vechtomov, 2004).

6. Modularity

To address evolutionary change in terms of evolvability, we must identify operationally sensible units of change. Functional integration of the phenotype must be preserved for the change to have a chance of success over evolutionary time. According to Kemp (2016), three categories of mechanisms can account for the maintenance of phenetic integration during the course of extensive evolutionary transition: developmental homeostasis, modularity and correlated progression. I will not discuss here developmental homeostasis, a topic that pertains to developmental

biology, whereas modularity and correlated progression are briefly discussed below.

In many rapid radiations, the explosion of phenotypes is essentially restricted to large variation in a well circumscribed *module*. According to Klingenberg (2005, p. 6), “Modules are assemblages of parts that are tightly integrated internally by relatively many and strong interactions but relatively independent of one another because there are only relatively few or weak interactions between modules”.

Examples of extensive radiations based on rapid and diversified change in a single module are those based on the copulatory structures, especially the male ones, of many insect groups, and those of the helminthomorph millipedes (Minelli, 2015a).

The latter case is a unique example of modularity in which a tiny fraction of a long, apparently homogeneous series of modular units undergoes a dramatic metamorphosis, whereas all remaining, initially identical units do not undergo ontogenetic modifications other than growing. Adult helminthomorph millipedes (a clade to which the majority of the Diplopoda belong) have between 32 and 375 pairs of legs, according to species. In the females, and also in male juveniles, all leg pairs are morphologically identical except for the smaller size of the first pair, or the first few pairs. New pairs of legs are added, with a number of post-embryonic moults, to those already present in the previous stage. Eventually, however, the eighth pair of legs, and often also the ninth, regress totally, to be finally replaced in the adult male by gonopods, specialized and generally very complex sexual appendages used as claspers or to transfer sperm. To stress the strict localization of the ontogenetic changes these appendages undergo, the term “non-systemic metamorphosis” has been introduced (Drago et al., 2008). In all but a few genera, the go-

nopods of helminthomorph millipedes are by far the most diversified module of these arthropods' architecture and are therefore the main morphological resource for millipede taxonomy.

Much of the species-level diversity within *Onthophagus*, a huge genus of dung beetles with close to 2000 described species, is also concentrated in a couple of modules, the cephalic and prothoracic horns. These horns are a conspicuous morphological novelty in the evolution of which phenotypic plasticity is also involved (e. g. Wasik, Moczek, 2011), as discussed in the section 13.

7. Correlated progression

Is evolvability always dependent on modularity? A number of conceptual arguments and empirical examples suggests that this is not the case. According to Kemp (2016, p. 177), "Despite the popularity of modularity as an explanation of evolvability, its role [...] is necessarily limited to relatively short-term evolution. In principle this is because much of the phenotype is not modular but consists of functional processes integrated with the rest of the organism. Empirically, modules are demonstrably transient, with their components changing over evolutionary time, so they cannot be long-term evolutionary units".

There is also another reason not to expect that a developmental module can maintain its autonomy for long. In principle at least, natural selection operates on organisms as wholes (Kemp, 2007). If so, it is reasonable to accept that the evolution of the different parts of the body is subjected to *correlated progression* (Lee, 1996; Budd, 1998; Kemp, 1999, 2007).

Kemp (2016, p. 177) defines correlated progression as "the mechanism of change by which small modifications to single parts of the phenotype are acceptable because there is enough functional flexibility between

them to prevent loss of adequate integration and therefore of fitness. But no part can change unless and until appropriate compensatory change in the functionally linked parts have accumulated over evolutionary time [...] Unlike [...] modularity, correlated progression as a process sets no limit to how much evolution can occur in a lineage, that is to say how far through morphospace it can travel".

8. Permissive and generative apomorphies

In cladistic reconstructions of phylogenetic relationships, clades are defined by apomorphies shared by their members (synapomorphies), but it is not granted if and how those characters may have contributed to the clade's diversity.

In this respect it is sensible to distinguish between permissive and generative apomorphies (Minelli, 2015b).

Permissive apomorphies have only an indirect effect on the rate of speciation, the latter being mainly dependent on the specific geographic and ecological context in which the clade is evolving. For example, many birds and insects of oceanic islands have reduced wings, a trait positively adaptive in that geographic context, where stormy winds would severely affect the chance of survival of winged animals (e. g. Carlquist, 1965, 1974). However, the effects of flightlessness on speciation are clearly indirect. Flightlessness involves reduced vagility, thus reduced gene flow between populations and their eventual divergence in a classic allopatric scenario. Only in this very indirect sense is wing reduction or loss responsible for the remarkable species diversity of many genera, e. g. of rails (Rallidae) among the birds and ground beetles (Carabidae) and weevils (Curculionoidea) among the beetles, all well represented on oceanic islands.

In contrast, a *generative apomorphy* provides a clade with the access to an environmental resource positively involved in speciation, e. g. the access to a new exclusive food source such as in many parasites or parasitoids.

9. Systemic change

The evolutionary effects of change in the developmental schedule can be either modular or systemic.

A first group of systemic changes occur *by reduction*, often as the effect of progenesis (Westheide, 1987): reproductive maturity is reached at a stage corresponding in morphology to an embryonic or larval stage of their relatives. These animals lack many of the parts or organs usually found in the members of the group to which they belong. Reduction, however, is sometimes accompanied by the expression of novel traits. Examples are offered by *Buddenbrockia* and *Polypodium*, two miniaturized and morphologically very unusual representatives of the Hydrozoa. These small cnidarians do not exhibit any trait characteristic of a polyp or a medusa. *Buddenbrockia*, a parasite of freshwater bryozoans, is worm-like, without tentacles or other appendages (Jiménez-Guri et al., 2007), whereas *Polypodium*, a parasite of sturgeon's eggs, is an irregular mass of jelly with finger-like projections (Raikova et al., 1994).

Other systemic morphological transitions are based on evolutionary changes in the structure of the cells of which the whole animal is formed. This is the case of the Loricifera, minuscule but anatomically complex metazoans formed by a high number of cells of extremely small size: these are the only animal cells known not to possess mitochondria (Danovaro et al., 2010). Not less dramatic, but modular rather than systemic, is the case of the minuscule trichogrammatid wasps of

the genus *Megaphragma*, where 95% of the ca. 4,600 neurons forming the brain are anucleate (Polilov, 2012).

A different kind of systemic change is *paramorphisms* (Minelli, 2000, 2003b), i. e. the evolution of new axes initiated and patterned by the iteration of existing developmental dynamics previously responsible for the production of the main body axis — possibly followed by divergence and specialization further ahead in evolution. The existence of a systemic coupling between the different body axes is suggested by a large number of examples (Minelli, 2000), e.g. the presence of segmented appendages in segmented animals, whereas unsegmented animals have (if any) unsegmented appendages. In this case, the systemic nature of segmentation is additionally suggested by the fact that segmentation has very likely evolved independently in arthropods, annelids and vertebrates, nevertheless all three lineages have eventually evolved segmented, rather than unsegmented, appendages.

Systemic phenotypic changes do not necessarily depend on large genetic differences, as shown by the change from left-handed to right-handed shell, or vice versa, in some gastropod taxa. In the only gastropod species in which this phenomenon (enantiomorphism) has been studied, i. e. in *Lymnaea stagnalis*, shell's chirality depends on a single maternally inherited factor (reviewed in: Asami et al., 2008). Yet, according to Gittenberger (1988), inversion of chirality has contributed to speciation e. g. in *Partula*, a genus including numerous (about 150 species) and showy snails from the islands between New Guinea and French Polynesia.

10. Modular vs. systemic evolvability along the life cycle

Along the animal's life cycle, some stages, or some periods, are more conservative

than others. A high degree of conservation has been often claimed to extend to the majority of the members of a given phylum, to such extent that a *phylotypic stage* can be recognized, in arthropods and vertebrates at least (Sander, 1983; Slack et al., 1993; Raff, 1994; Galis and Metz, 2001). Richardson (1995), however, rightly claimed that individual stages, per se, are actually less conservative than the phylotypic concept would imply, and therefore suggested to speak of a *phylotypic period*, rather than phylotypic stage, at least in the case of vertebrates.

The existence of a phylotypic stage (but also, to some extent, the existence of a phylotypic period) suggests a degree of temporal modularity of evolvability. In other instances, however, evolvability is ontogenetically systemic, that is, it affects most of the life cycle. For example, in the Cychiophora, minuscule animals that live on the appendages of the Norwegian lobster (*Nephrops norvegicus*), the whole life cycle is represented by an unusual sequence of unusually shaped stages for some of which no term was available in zoology, previous to the recent discovery of this phylum; as a consequence, new terms such as the Pandora larva and the Prometheus larva were introduced (Obst, Funch, 2003).

11. Heterochrony

The modularity of developmental processes legitimates searching for homology between modules. Indeed, acknowledging a degree of individuality of developmental processes is the ontological background of Wagner's biological concept of homology. In Wagner's (1989a, p. 62) original formulation, "[s]tructures from two individuals or from the same individual are homologous if they share a set of developmental constraints, caused by locally acting self-regulatory mechanisms of organ differentiation. These structures are thus developmentally individu-

alized parts of the phenotype". The legitimacy of a *homology of process* is quite largely acknowledged (e. g., Laubichler, 2000; Gilbert, Bolker, 2001; Scholtz, 2005; Pavlinov, 2012) although these authors' statements of principle are seldom accompanied by actual examples, not to say by demonstrations of the heuristic importance of process homology. More or less explicitly, however, process homology is implied in the identification of heterochronies. This can be seen even in the crudest form of heterochrony, the traditional *growth heterochrony* (e. g., de Beer, 1930, 1940; Gould, 1977) where the temporal deployment of somatic development was contrasted with the temporal course of development towards sexual maturity. However, it must be acknowledged that somatic development and sexual maturation are both far too complex to legitimately qualify as developmental modules.

Very different, and actually cognate to our discussion of developmental modularity, is the more recent approach to heterochrony, currently known as *sequence heterochrony* (e. g., Smith, 1997, 2001, 2002, 2003; Velhagen, 1997; Bininda-Emonds et al., 2007). Here, a number of developmental processes are singled out and the temporal schedule according to which these processes begin or end is compared between two or more animal species. Basic condition to this kind of comparison is the identity (operational at least) of individual developmental processes among the species compared.

Quite different from homology of developmental processes is the *homology of developmental stages* that Scholtz (2005, 2008) recognizes as morphologically constrained and independently evolving units and thus as legitimate units of comparison, but this perspective is questionable. Bininda-Emonds et al. (2003) presented quantitative evidence against the existence of a strictly defined

phylotypic stage in vertebrate development and a comparative review on the periodization of arthropod post-embryonic development (Minelli et al., 2006a) suggested that developmental stages are not necessarily conserved in evolution, especially when distantly related taxa are compared, but sometimes even between species classified in the same genus.

The individuality of post-embryonic developmental stages is often blurred in decapods crustaceans (Minelli and Fusco, 2013b). For example, the very short larval stage of *Upogebia savignyi* is a kind of “advanced zoea” with several pairs of appendages like those of the adult (Gurney, 1937). The reasons for classifying a developmental stage (or phase) as larval (e. g., megalopa) or post-larval (e. g., zoea) are sometimes completely arbitrary. For example, in the shrimp of the genus *Macrobrachium*, Shokita (1977) distinguished a “megalopal phase” from a second “zoeal phase” despite the fact that the “megalopa” exhibits some zoeal characters combined with many more postlarval ones.

12. Character individuality and the emergence of novelties

Sixteen years before the publication of Darwin’s *Origin*, Owen (1843, p. 379) defined homologue as “the same organ in different animals under every variety of form and function”. Nowadays, in a scientific context dominated by an evolutionary perspective on life, it seems difficult that we can still be satisfied with the ill-defined and subjective criterion of “sameness” to which Owen appealed. Nevertheless, the notion that homologous features can be recognized as “the same” survives, in different ways, in many current approaches to the problem of homology. The assumption of “sameness” is mainly implicit, although arguably obligate, so long as homology is conceived as

an “all-or-nothing” relationship, as traditionally accepted. Sometimes, however, the “sameness” of homologues is explicitly mentioned: “There are numerous examples of corresponding characters between species for which it is hard to escape the conclusion that organisms from different species are clearly composed of the same building blocks, such as heads, limbs and brains” (Wagner, 2014, p. 40). These are the body parts we can trace as homologous in comparing one species to another: “Any character that can be homologized is assumed to have continuity in terms of its existence in a lineage of descent, as well as persistence of differences from other parts of the body (individuality)” (Wagner, 2014, p. 42–43). There are problems also with the appeal to a specific “lineage of descent” because continuity through descent is, in Darwin’s words, “common descent with modification”. The idea that characters can “remain themselves” throughout an indefinite number of evolutionary modification suggests an idealistic interpretation of how organisms evolve (Minelli et al., 2006b; Minelli, Fusco, 2013a).

The problem becomes more critical when the so-called evolutionary novelties are involved. Müller and Wagner (1991, p. 243) defined a morphological novelty as “a structure that is neither homologous to any structure in the ancestral species nor homonomous to any other structure of the same organism”. The same authors (Müller, Wagner 2003, p. 218–219) redefined evolutionary innovation as “a specific class of phenotypic change that is different from adaptive modification [such as] the origin of new body parts [or] major organizational transitions” and distinguished as novelties those innovations that “introduce new entities, units, or elements into phenotypic organization”.

Eventually, the line of arguments apparently follows this path. First, there are body

parts, or features, among which there is homology; in other terms, homology, despite all difficulties to recognize it in practice, is accepted as given. If homology can be predicated of structures, or features, then there must be a way in which these structures, or features, can be predicated to be “the same”. The problem then is, on which foundation this sameness can be predicated. Eventually, this question has been answered in three different ways: (i) in terms of “universal laws” of form, (ii) as the product of common ancestry, or (iii) in terms of proximal causes responsible for the emergence of conserved developmental modules.

A search for universal laws of form has surfaced several times in the history of biology, at least since the time of Wilhelm Roux’s developmental mechanics (*Entwicklungsmechanik*) (cf. Goodwin, 1977). In the last decades, it has shown up again, in two different forms at least. On the one side, in the abstract, formalized terms of process structuralism (Resnik, 1994; Webster, Goodwin, 1996); on the other, in terms of the physico-chemical properties of living matter. The latter perspective has been championed by Stuart Newman, who has suggested that in early stages of the evolution of metazoans the shapes of the emerging multicellulars were essentially determined by mechano-elastic properties, arguably sufficient to produce a set of generic forms, e. g. hollow spheres and segmented beads (Newman, Comper, 1990; Forgacs, Newman, 2005; Newman et al., 2006).

Unfortunately, these physicalist and structuralist approaches only apply to the simple geometric structure of early embryos, but the whole range of shapes studied by comparative morphology remain beyond reach. This may explain the limited audience these approaches have found among anatomists, embryologists and especially systematists

working on complex animal structures. The mainstream attitude towards the issue of homology still rotates around the *historical concept of homology*: “homologous features (or states of features) in two or more organisms are those that can be traced back to the same feature (or state) in the common ancestor of those organisms” (Mayr, 1969, p. 85). This was reformulated by Bock (1974, p. 881) in the following terms: “Features (or conditions of a feature) in two or more organisms are homologous if they stem phylogenetically from the same feature (or the same condition of the feature) in the immediate common ancestor of these organisms”, a definition that opens the door to a revisitation of the historical concept of homology in consequent phylogenetic terms (Hennig, 1966).

Other researchers have been searching instead for a *proximal-cause concept of homology* (this term was introduced by: Minelli, Fusco, 2013a), perhaps in terms of continuity or commonality of information (e. g., Osche, 1973, 1982; van Valen, 1982; Roth, 1984, 1988; Minelli, Peruffo, 1991; Minelli, 1996). Eventually, Wagner (1989a,b) introduced the so-called biological concept of homology, with the definition quoted above. The underlying concept of developmental individualization has been revisited in subsequent papers (Wagner, Misof, 1993; Wagner, 1994), and eventually rephrased in terms of independent units of developmental control, due to either morphogenetic or morphostatic constraints, although, in a later revisitation of the problem, Müller and Wagner (1996, p. 4) adopted a less deterministic approach, suggesting “some degree of independence of structural homology from its genetic and developmental makeup”.

Of course, one may argue that homology is not an “all-or-nothing” correspondence: in this case, no sameness is implied, and

an explanation of homology in terms of either common ancestry or common proximal causes can be advocated. But this requires abandoning the Owenian requirement of sameness, to follow instead the path of reasoning suggested in the next section.

13. Towards a combinatorial approach to homology

“Nirgends ist Neubildung, sondern nur Umbildung“ — “nowhere is there new formation [= origin of fully new parts], there is only transformation”. This iconic characterization (von Baer, 1828, p. 156) of ontogenetic change could be used also to describe evolution, including the “origin” of evolutionary novelties. According to West-Eberhard (2008, p. 198), a novelty is indeed a “phenotypic trait that is new *in composition or context of expression* relative to established ancestral traits” (italics mine, — A.M.). Indeed, even the best characterized feature is a mosaic, or a mixture, of a multiplicity of traits, some of which can be traced to homologous traits of remote ancestors, others are more recent one, while total novelty cannot be predicated of any feature as a whole (Minelli, Fusco, 2005; see also Moczek, 2008; Hall, Kerney, 2012). It is therefore difficult to establish where homology ends and novelty begins, if and when establishing that boundary makes sense at all.

A fine dissection of the old and new aspects of an evolutionary novelty has been carried on by Armin Moczek and colleagues. Target of their studies were the head and prothoracic horns of the scarab beetles of the genus *Onthophagus*, already mentioned in section 6 above. During pre-pupal and pupal stages, the development of these horns is regulated through the expression of *Distal-less* (*Dll*), *dachshund* (*dac*) and *homothorax*

(*hth*), three genes otherwise involved in the specification of the proximal-distal axis of insect legs (Moczek, Nagy, 2005; Moczek, Rose, 2009). Thus, the horns of these beetles, while representing an evolutionary novelty, in the sense that similar structures were not present in their (even quite recent) ancestors and have no equivalent in many of their close relatives, are not totally new. The legs and the horns of these beetles are historically non homologous despite the involvement in their development of similar (“serial”) patterns of expression of homologous genes.

Evolutionary change is a continuous process based on the never ending remolding of pre-existing features or, to adopt Jacob’s (1977) well-known metaphor, of the never ending tinkering with the genetic networks that regulate and control their development. This has induced several authors (e. g., Van Valen, 1982; Gans, 1985; Roth, 1984; Sattler, 1992, 1994; Haszprunar, 1992; Shubin, Wake, 1996; Meyer, 1998; Minelli, 1998, 2003a; Abouheif, 1999; Wake, 1999; Pigliucci, 2001; Minelli, Fusco, 2013) to abandon the traditional “all-or-nothing” notion of homology in favour of a different one, described as either partial or relative. An important distinction is in order. As remarked by Endress (2011, p. 122), “a sensible evolutionary question in the detailed comparison of two parts is not by what percentage they are homologous, but in which respects they are homologous”. This corresponds to my suggestion (Minelli, 1998, p. 344) that “we must proceed, in every assessment of homology, by specifying first the structural layer, or the developmental control, or the gene (or complex of genes), which identifies the morphological or developmental unit on which we are focusing [...] that amounts to adopting a combinatorial approach to homology (Bachmann, 1989; Minelli, 1992, 1996; Haszprunar, 1992)”.

14. Homology in the context of phenotypic plasticity

Phenotypic plasticity (reviewed, e. g., in Schlichting, Pigliucci, 1998; Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003; Fusco, Minelli, 2010) is “a property of individual genotypes to produce different phenotypes when exposed to different environmental conditions” (Pigliucci et al., 2006, p. 2363). It is through phenotypic plasticity that the different castes are generally produced among social insects, but this applies also to the environmental determination of sex in reptiles such as the alligator and the origination of predator-induced morphs in water fleas and frogs.

It has been suggested (Nijhout, 2003) that non-adaptive or just incidentally adaptive phenotypic plasticity is likely the primitive character state for most if not all traits. Eventual fixation can result either by progressive reduction of plasticity, thus ensuring the production of a stable phenotype irrespective of environmental variation, or by evolution of a genetic polymorphism by genetic assimilation of multiple phenotypes. However, evolution likely occurs through repeated cycles along which plasticity and genetic fixation alternate. There is arguably no evidence that genes — to use the terminology of Schwander and Leimar (2011) — must necessarily be leaders or followers in respect to environmentally directed change.

In addition, there is also evidence of stochastic production of alternative phenotypes (without intermediates) even in the absence of genotypic differences and in strictly uniform, standardized environmental conditions. Within the diplogastrid nematodes, a conspicuous example of stochastic polymorphism appears to be a condition secondarily evolved in a line previously showing polyphenism (environmentally induced polymorphism). Many members of this family (for

example, 23 out of the 54 species discussed by Susoy et al., 2015) are dimorphic for the armature of the mouth: the two phenotypes, the stenostome and the eurystome one, are differentially successful in exploiting different kinds of prey. In the vast majority of the dimorphic species, this trait is phenotypically (and adaptively) plastic, the alternative phenotypes being preferentially expressed in the presence (the stenostomous one) or in the absence (the eurystomous one) of bacteria. Starvation and population density also affect the relative proportions in which the two phenotypes are produced. But in isogenic lines of the genus *Pristionchus* both phenotypes are also expressed in the absence of any environmental stimulus, a stochastic developmental property that phylogeny shows to be a derived, genus-specific trait.

A comparative zoologist may ask if, in what sense or to what extent the stenostomous (or the eurystomous) phenotypes of a *Pristionchus* species can be regarded as homologous to the morphologically equivalent phenotype expressed by a nematode where the trait's expression is not subject to stochasticity. The same comparative zoologist may also ask if, in what sense or to what extent a trait expressed under strict genetic control is to be considered homologous to a morphologically equivalent trait expressed under environmental control by a related species exhibiting plasticity for the same trait. Once more, to answer these questions we need to specify the perspective (e. g., strictly morphological, or developmental, or genetic-mechanistic) from which we want to address them.

Evolutionary developmental biology offers some useful suggestions, encouraging to scrutinize

— the evolvability of morphological traits, of developmental processes and also of inheritance systems, which are not limited

to the conventional, DNA-encoded information carried by chromosomes (Helanterä, Uller, 2010),

— the modularity of developmental processes, which nevertheless is never total and exclusive, and itself evolves,

— the mosaic nature of virtually all morphological traits we are able to isolate within the phenotype, and of the developmental stages through which the ontogeny proceeds.

This articulated perspective requires a combinatorial approach to homology and the rejection of the traditional “all-or-nothing” perspective. The latter would be suitable if the object we need to compare were natural kinds, but the contingent, historical nature of living organisms does not fit into this philosophical category.

Acknowledgements

I am grateful to Igor Ya. Pavlinov for inviting me to contribute to this volume and for stimulating me to familiarize with the great Russian tradition in comparative morphology.

References

- Abouheif E. 1999. Establishing homology criteria for regulatory gene networks: prospects and challenges. — Bock G.R., Cardew G. (eds). *Homology*. Chichester: Wiley. P. 207–221.
- Alberch P. 1991. From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. — *Genetica*, 84 (1): 5–11.
- Alonso C.R. 2008. The molecular biology underlying developmental evolution. — Mineilli A., Fusco G. (eds). *Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 80–99.
- Arthur W. 2004. *Biased embryos and evolution*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 233 p.
- Asami T., Gitternberger E., Falkner G. 2008. Whole-body enantiomorphism and maternal inheritance of chiral reversal in the pond snail *Lymnaea stagnalis*. — *Journal of Heredity*, 99 (5): 552–557.
- Bachmann K. 1989. Homologie bei Pflanzen. — *Zoologische Beiträge, Neue Folge*, 32 (3): 479–486.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Jeffery, E.J., Richardson, M.K., 2003. Inverting the hourglass: quantitative evidence against the phyletic stage in vertebrate development. — *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sciences*, 270 (1513): 341–346.
- Bininda-Emonds O.R.P., Jeffery J.E., Sánchez-Villagra M.R. et al. 2007. Forelimb-hindlimb developmental timing across tetrapods. — *BMC Evolutionary Biology*, 7: 182.
- Bock W.J. 1974. Philosophical foundations of classical evolutionary classification. — *Systematic Zoology*, 22 (4): 375–392.
- Bolker J.A., Raff R.A. 2003. Developmental genetics and traditional homology. — *BioEssays*, 18 (6): 489–494.
- Brigandt I. 2007. Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. — *Biology and Philosophy*, 22 (5): 709–725.
- Brookfield J.F.Y. 2009. Evolution and evolvability: celebrating Darwin 200. — *Biology Letters*, 5 (1): 44–46.
- Budd G.E. 1998. Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example from anomalocaridid muscle. — *Lethaia*, 31 (3): 197–210.
- Carlquist S. 1965. *Island life. A natural history of the islands of the world*. New York: The Natural History Press/Garden City. 451 p.
- Carlquist S. 1974. *Island biology*. New York: Columbia Univ. Press. 660 p.
- Colegrave N., Collins S. 2008. Experimental evolution: experimental evolution and evolvability. — *Heredity*, 100 (5): 464–470.
- Conway Morris S. 2003a. The Cambrian ‘explosion’ of metazoans and molecular biology: would Darwin be satisfied. — *International Journal of Developmental Biology*, 47 (7/8): 505–515.
- Conway Morris S. 2003b. *Life’s solution: inevitable humans in a lonely universe*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 464 p.
- Conway Morris S. 2006. Evolutionary convergence. — *Current Biology*, 16 (19): R826–R827.
- Danovaro R., Dell’Anno A., Pusceddu A. et al. 2010. The first metazoa living in per-

- manently anoxic conditions. — *BMC Biology*, 8: 30.
- Davidson E.H. 1993. Later embryogenesis: regulatory circuitry in morphogenetic fields. — *Development*, 118 (3): 665–690.
- Davidson E.H. 2001. Genomic regulatory systems: development and evolution. San Diego: Academic Press. 261 p.
- Dawkins R. 1988 The evolution of evolvability. — Langton C.G. (ed.). *Artificial life. SFI Studies in the sciences of complexity*. Redwood City (CA): Addison-Wesley. P. 201–220.
- de Beer G.R. 1930. *Embryology and evolution*. Oxford: Clarendon Press. 116 p.
- de Beer G.R. 1940. *Embryos and ancestors*. Oxford: Clarendon Press. 108 p.
- de Beer G.R. 1971. Homology: an unsolved problem. London: Oxford Univ. Press. 16 p.
- de Vries H. 1905. *Species and varieties, their origin by mutation*. Chicago: The Open Court Publishing Company. 847 p.
- Dearden P., Akam M. 1999. Developmental evolution: axial patterning in insects. — *Current Biology*, 9 (16): R591–R594.
- Draghi J., Wagner G.P. 2008. Evolution of evolvability in a developmental model. — *Evolution*, 62 (2): 301–315.
- Drago L., Fusco G., Minelli A. 2008. Non-systemic metamorphosis in male millipede appendages: long delayed, reversible effect of an early localized positional marker? — *Frontiers in Zoology*, 5: 5.
- Endress P.K. 2011. Changing views of flower evolution and new questions. — Wanntorp L., Ronse De Craene L.P. (eds). *Flowers on the tree of life*, Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 120–141.
- Forgacs G., Newman S.A. 2005. *Biological physics of the developing embryo*. New York: Cambridge Univ. Press. 337 p.
- Frazzetta T.H. 2012. Flatfishes, turtles, and boyleryne snakes: evolution by small steps or large, or both? — *Evolutionary Biology*, 39 (1): 30–60.
- Fusco G., Minelli A. 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. B, Biological Sci.*, 365 (1540): 547–556.
- Galis, F. 1999. On the homology of structures and *Hox* genes: the vertebral column. — Bock G.R., Cardew G. (eds). *Homology*. Chichester: Wiley. P. 80–94.
- Galis, F., Metz, J.A.J. 2001. Testing the vulnerability of the phylotypic stage: on modularity and evolutionary conservation. — *Journal of Experimental Zoology, Part B, Molecular and Developmental Evolution*, 291 (2): 195–204.
- Gans C. 1985. Differences and similarities: comparative methods in mastication. — *American Zoologist*, 25 (2): 291–301.
- Gehring W.J. 1998. *Master control genes in development and evolution*. New Haven: Yale Univ. Press. 236 p.
- Gilbert S.F., Bolker J.A. 2001. Homologies of process and modular elements of embryonic construction. — Wagner G.P. (ed.). *The character concept in evolutionary biology*. San Diego: Academic Press. P. 437–456.
- Gilbert S.F., Loredó G.A., Brukman A., Burke A.C. 2001. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. — *American Zoologist*, 31 (4): 616–627.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. 1996. Re-synthesizing evolutionary and developmental biology. — *Developmental Biology*, 173 (2): 357–372.
- Gittenberger E. 1988. Sympatric speciation in snails. A largely neglected model. — *Evolution*, 42 (4): 826–828.
- Goodwin B.C. 1977. Mechanics, fields and statistical mechanics in developmental biology. — *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sciences*, 199 (1136): 407–414.
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge (MA): The Belknap Press. 501 p.
- Gurney R. 1937. Notes on some decapod Crustacea from the Red Sea I. The genus *Processa*. II. The larvae of *Upogebia savignyi* Strahl. — *Proceedings of the Zoological Society of London*, 107B: 85–101.
- Halder G., Callaerts P., Gehring W.J. 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the *eyeless* gene in *Drosophila*. — *Science*, 267 (2505): 1788–1792.
- Hall B.K., Kerney R. 2012. Levels of biological organization and the origin of novelty. — *Journal of Experimental Zoology, Part*

- B, *Molecular and Developmental Evolution*, 318 (6): 428–437.
- Hansen T.F. 2003. Is modularity necessary for evolvability? Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. — *Bio-Systems*, 69 (2/3): 83–94.
- Hansen T.F. 2006. The evolution of genetic architecture. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37: 123–157.
- Haszprunar G. 1992. The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics. — *Journal of Evolutionary Biology*, 5 (1): 13–24.
- Helanterä H., Uller T. 2010. The Price equation and extended inheritance. — *Philosophy and Theoretical Biology*, 2, e101.
- Hendrikse J.L., Parsons T.E., Hallgrímsson B. 2007. Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. — *Evolution & Development*, 9 (4): 393–401.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana (IL): Univ. of Illinois Press. 263 p.
- Inge-Vechtomov S.G. 2004. [Block principle in the theory of evolution: Prospects and paradoxes]. — *Fundamental'nye zoologicheskie issledovaniya [Fundamental Zoological Studies]*. Moscow: KMK Sci Press. P. 74–87. (in Russian)
- Jacob F. 1977. Evolution and tinkering. — *Science*, 196 (4295): 1161–1166.
- Jamniczky H.A. 2008. Phenotypic integration patterns support an account of homology as a manifestation of evolvability. — *Evolutionary Biology*, 35 (4): 312–316.
- Jiménez-Guri E., Okamura B., Holland P.W.H. 2007. Origin and evolution of a myxozoan worm. — *Integrative and Comparative Biology*, 47 (5): 752–758.
- Kemp T.S. 1999. *Fossils and evolution*. Oxford: Oxford University Press. 284 p.
- Kemp T.S. 2007. The concept of correlated progression as the basis of a model for the evolutionary origin of major new taxa. — *Proceedings of the Royal Society, Ser. B, Biological Sciences*, 274 (1618): 1667–1673.
- Kemp T.S. 2016. *The origin of the higher taxa*. Oxford: Oxford Univ. Press & Chicago–London: Univ. of Chicago Press. 201 p.
- Klingenberg C.P. 2005. Developmental constraints, modules and evolvability. — Hallgrímsson B., Hall B.K. (eds). *Variation: a central concept in biology*. Burlington (MA): Elsevier. P. 219–247.
- Lanzavecchia S., Dallai R., Bellon P.L., Afzelius B.A. 1991. The sperm tail of a gall-midge and its microtubular arrangement studied by two strategies of image analysis (Cecidomyiidae, Diptera, Insecta). — *Journal of Structural Biology*, 107 (1): 65–75.
- Larsen E. 2003. Genes, cell behavior, and the evolution of form. — Müller G.B., Newman S.A. (eds). *Origination of organismal form*. Cambridge (MA): MIT Press. P. 119–131.
- Laubichler M.D. 2000. Homology in development and the development of the homology concept. — *American Zoologist*, 40 (5): 777–788.
- Lee M.S.Y. 1996. Correlated progression and the origin of turtles. — *Nature*, 379 (6568): 812–815.
- Lewis E.B. 1992. Clusters of master control genes regulate the development of higher organisms. — *Journal of the American Medical Association*, 267 (11): 1524–1531.
- Logan M. 2003. Finger or toe: the molecular basis of limb identity. — *Development*, 130 (26): 6401–6410.
- Logan M., Simon H.G., Tabin C. 1998. Differential regulation of t-box and homeobox transcription factors suggests roles in controlling chick limb-type identity. — *Development*, 125 (15): 2825–2835.
- Manoukian A.S., Krause H.M. 1992. Concentration-dependent regulatory activities of the even-skipped protein in *Drosophila* embryos. — *Genes & Development*, 6 (9): 1740–1751.
- Mayr E. 1969. *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw Hill. 428 p.
- Mencarelli C., Lupetti P., Rosetto M., Dallai R. 2000. Morphogenesis of the giant sperm axoneme in *Asphondylia ruebsaameni* Kertész (Diptera, Cecidomyiidae). — *Tissue and Cell* 32 (2): 188–197.
- Meyer A. 1998. We are devo-evo. — *Trends in Genetics*, 14 (12): 482–483.
- Minelli A. 1992. Towards a new comparative morphology of myriapods. — *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck, Supplement*, 10: 37–46.

- Minelli A. 1996. Segments, body regions and the control of development through time. — *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 20: 55–61.
- Minelli A. 1996. Some thoughts on homology 150 years after Owen's definition. — *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 27: 71–79.
- Minelli A. 1998. Molecules, developmental modules and phenotypes: A combinatorial approach to homology. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9 (3): 340–347.
- Minelli A. 2000. Limbs and tail as evolutionarily diverging duplicates of the main body axis. — *Evolution & Development*, 2 (3): 157–165.
- Minelli A. 2003a. The development of animal form: ontogeny, morphology, and evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 323 p.
- Minelli A. 2003b. The origin and evolution of appendages. — *International Journal of Developmental Biology*, 47 (7/8): 573–581.
- Minelli A. 2004. A segmental analysis of the beetle antenna. — *Studi Trentini di Scienze Naturali. Acta Biologica*, 81: 91–101.
- Minelli A. 2009. Forms of becoming. Princeton: Princeton University Press. 228 p.
- Minelli A. 2015a. Morphological misfits and the architecture of development. — Serrelli E., Gontier N. (eds). *Macroevolution: explanation, interpretation, evidence*. Cham: Springer. P. 329–343.
- Minelli A. 2015b. Species diversity vs. morphological disparity in the light of evolutionary developmental biology. — *Annals of Botany*, in press, <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcv134>.
- Minelli A., Bortoletto S. 1988. Myriapod metamorphism and arthropod segmentation. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 33 (4): 323–343.
- Minelli A., Brena C., Deflorian G. et al. 2006a. From embryo to adult. Beyond the conventional periodization of arthropod development. — *Development Genes and Evolution*, 216 (7/8): 373–383.
- Minelli A., Chagas-Júnior A., Edgecombe G.D. 2009. Saltational evolution of trunk segment number in centipedes. — *Evolution & Development*, 11 (3): 318–322.
- Minelli A., Fusco G. 2005. Conserved vs. innovative features in animal body organization. — *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 304B (6): 520–525.
- Minelli A., Fusco G. 2013a. Homology. — Kampaourakis K. (ed.). *The philosophy of biology: A companion for educators*. Dordrecht: Springer. P. 289–322.
- Minelli A., Fusco G. 2013b. Arthropod post-embryonic development, in *Arthropod biology and evolution*. — Minelli A., Boxshall G., Fusco G. (eds). *Molecules, development, morphology*. Heidelberg: Springer. P. 91–122.
- Minelli A., Negrisol E., Fusco G. 2006b. Reconstructing animal phylogeny in the light of evolutionary developmental biology. — Hodkinson T.R., Parnell J.A.N., Waldren S. (eds). *Reconstructing the tree of life: Taxonomy and systematics of species rich taxa*. Boca Raton (FL): Taylor & Francis/CRC Press. P. 177–190.
- Minelli A., Peruffo B. 1991. Developmental pathways, homology and homonymy in metameric animals. — *Journal of Evolutionary Biology*, 4 (3): 429–445.
- Moczek A.P. 2008. On the origins of novelty in development and evolution. — *Bioessays*, 30 (5): 432–447.
- Moczek A.P., Nagy L.M. 2005. Diverse developmental mechanisms contribute to different levels of diversity in horned beetles. — *Evolution & Development* 7 (3): 175–185.
- Moczek A.P., Rose D.J. 2009. Differential recruitment of limb patterning genes during development and diversification of beetle horns. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (22): 8992–8997.
- Moore J., Willmer P. 1997. Convergent evolution in invertebrates. — *Biological Reviews*, 72 (1): 1–60.
- Müller G. B. 2003. Homology: The evolution of morphological organization. — Müller G.B., Newman S.A. (eds). *Origination of organismal form*. Cambridge (MA): MIT Press. P. 51–69.
- Müller G.B. 2007. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. — *Nature Reviews Genetics*, 8 (12): 943–949.

- Müller G.B., Wagner G.P. 1991. Novelty in evolution: restructuring the concept. — *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 22: 229–256.
- Müller G.B., Wagner G.P. 1996. Homology, *Hox* genes, and developmental integration. — *American Zoologist*, 36 (1): 4–13.
- Müller G.B., Wagner G.P. 2003. Innovation. Hall B.K., Olson W.M. (eds). *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology*. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. P. 218–227.
- Newman S.A., Comper W.D. 1990. Generic physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation. — *Development*, 110 (1): 1–18.
- Newman S.A., Forgacs G., Müller G.B. 2006. Before programs: the physical origination of multicellular forms. — *International Journal of Developmental Biology*, 50 (2/3): 289–299.
- Newman S.A., Müller G.B. 2000. Epigenetic mechanisms of character origination. — *Journal of Experimental Zoology, Part B, Molecular and Developmental Evolution*, 288 (4): 304–317.
- Nielsen C., Martinez P. 2003. Patterns of gene expression: Homology or homocracy? — *Development Genes and Evolution*, 213 (3): 149–154.
- Nijhout H.F. 2003. Development and evolution of adaptive polyphenisms. — *Evolution & Development*, 5 (1): 9–18.
- Obst M., Funch P. 2003. Dwarf male of *Symbion pandora* (Cycliophora). — *Journal of Morphology*, 255 (3): 261–278.
- Osche G. 1973. Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. — *Aufsätze und Reden der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft*, 24: 155–165.
- Osche G. 1982. Rekapitulationsentwicklung und ihre Bedeutung für die Phylogenetik. Wann gilt die “Biogenetische Grundregel”? — *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, Neue Folge*, 25: 5–31.
- Owen R. 1843. *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons*. London: Longman Brown Green and Longmans. 392 p.
- Pavlinov I.Y. 2012. The contemporary concepts of homology in biology: a theoretical review. — *Biology Bulletin Reviews*, 2 (1): 36–54.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture*. Baltimore: John Hopkins University Press. 328 p.
- Pigliucci M. 2008. Is evolvability evolvable? — *Nature Reviews, Genetics*, 9 (1): 75–82.
- Pigliucci M. 2010. Genotype→phenotype mapping and the end of the ‘genes as blueprint’ metaphor. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. B, Biological Sciences*, 365 (1540): 557–566.
- Pigliucci M., Murren C.J., Schlichting C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. — *Journal of Experimental Biology*, 209 (12): 2362–2367.
- Polilov A.A. 2012. The smallest insects evolve anucleate neurons. — *Arthropod Structure and Development*, 41 (1): 29–34.
- Raff R.A. 1994. Developmental mechanisms in the evolution of animal form: origins and evolvability of body plans. — Bengtson S. (ed.). *Early life on earth*. New York: Columbia Univ. Press. P. 489–500.
- Raikova E.V. 1994. Life cycle, cytology, and morphology of *Polypodium hydriforme*, a cœlenterate parasite of the eggs of acipenseriform fishes. — *Journal of Parasitology*, 80 (1): 1–22.
- Resnik D. 1994. The rebirth of rational morphology: process structuralism’s philosophy of biology. — *Acta Biotheoretica*, 42 (1): 1–14.
- Richardson M.K. 1995. Heterochrony and the phylotypic period. — *Developmental Biology*, 172 (2): 412–421.
- Rieppel O. 2001. Turtles as hopeful monsters. — *BioEssays*, 23 (11): 987–991.
- Roth, V.L. 1984. On homology. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 22 (1): 13–29.
- Roth, V.L. 1988. The biological basis of homology. — Humphries C.J. (ed.). *Ontogeny and systematics* London/New York: British Museum (Natural History)/Columbia Univ. Press. P. 1–26.

- Sander K. 1983. The evolution of patterning mechanisms: gleanings from insect embryogenesis and spermatogenesis. — Goodwin B.C., Holder N., Wylie C.C. (eds). *Development and evolution*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 137–159.
- Sattler R. 1992. Process morphology: Structural dynamics in development and evolution. — *Canadian Journal of Botany*, 70 (4): 708–714.
- Sattler R. 1994. Homology, homeosis, and process morphology in plants. — Hall B.K. (ed.). *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. San Diego: Academic Press. P. 423–475.
- Schlichting C.D., Murren C.J. 2004. Evolvability and the raw materials for adaptation. — Cronk Q.C.B. et al. (eds). *Plant adaptation: Molecular genetics and ecology*. Ottawa: NRC Research Press. P. 18–29.
- Schlichting C.D., Pigliucci M. 1998. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sunderland (MA): Sinauer. 387 p.
- Scholtz G. 2005. Homology and ontogeny: Pattern and process in comparative developmental biology. — *Theory in Biosciences*, 124 (2): 121–143.
- Scholtz G. 2008. On comparisons and causes in evolutionary developmental biology. — Minelli A., Fusco G. (eds). *Evolving pathways*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 144–159.
- Schwander T., Leimar O. 2011. Genes as leaders and followers in evolution. — *Trends in Ecology and Evolution*, 26 (3): 143–151.
- Shokita S. 1977. Abbreviated metamorphosis of landlocked fresh-water prawn, *Macrobrachium asperulum* (Von Martens) from Taiwan. — *Annotationes Zoologicae Japonense*, 50 (2): 110–122.
- Shubin N., Tabin C., Carroll S. 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. — *Nature*, 457 (7231): 818–823.
- Shubin N., Wake D. 1996. Phylogeny, variation, and morphological integration. — *American Zoologist*, 36 (1): 51–60.
- Slack J.M., Holland P.W., Graham C.F. 1993. The zootype and the phylotypic stage. — *Nature*, 361 (6412): 490–492.
- Smith K.K. 1997. Comparative patterns of craniofacial development in eutherian and metatherian mammals. — *Evolution*, 51 (5): 1663–1678.
- Smith K.K. 2001. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 73 (2): 169–186.
- Smith K.K. 2002. Sequence heterochrony and the evolution of development. — *Journal of Morphology*, 252 (1): 82–97.
- Smith K.K. 2003. Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. — *International Journal of Developmental Biology*, 47 (7/8): 613–621.
- Susoy V, Ragsdale E.J., Kanzaki N., Sommer R.J. 2015. Rapid diversification associated with a macroevolutionary pulse of developmental plasticity. — *eLIFE*, 4, e05463. <http://elifesciences.org/content/4/e05463v1>.
- Theißen G. 2009. Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay. — *Theory in Biosciences*, 128 (1): 43–51.
- Vahtera V., Edgecombe G.D., Giribet G. 2013. Phylogenetics of scolopendromorph centipedes: can denser taxon sampling improve an artificial classification? — *Invertebrate Systematics*, 27 (6): 578–602.
- Van Valen L.M. 1982. Homology and causes. — *Journal of Morphology*, 173 (3), 305–312.
- Vavilov N. I. 1922. The law of homologous series in variation. — *Journal of Genetics*, 12 (1): 67–87.
- Velhagen W.A. Jr. 1997. Analyzing developmental sequences using sequence units. — *Systematic Biology*, 46 (1): 204–210.
- von Baer K.E. 1828. *Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion*, B. 1. Königsberg: Borntäger. 271 S.
- Wagner A. 2005. *Robustness and evolvability in living systems*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 367 p.
- Wagner A. 2011. The molecular origins of evolutionary innovations. — *Trends in Genetics*, 27 (10): 397–410.
- Wagner G.P. 1989a. The biological homology concept. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 51–69.

- Wagner G.P. 1989b. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. — *Evolution*, 43 (6): 1157–1171.
- Wagner G.P. 1994. Homology and the mechanisms of development. — Hall B.K. (ed.). *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. New York: Academic Press. P. 273–299.
- Wagner G.P. 2014. *Homology, genes, and evolutionary innovation*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 478 p.
- Wagner G.P., Altenberg L. 1996. Complex adaptations and evolution of evolvability. — *Evolution*, 50 (3): 967–976.
- Wagner G.P., Misof B.Y. 1993. How can a character be developmentally constrained despite variation in developmental pathways? — *Journal of Evolutionary Biology*, 4 (3): 449–455.
- Wagner, G.P. 1989b. The origin of morphological characters and the biological basis of homology. — *Evolution*, 43 (6): 1157–1171.
- Wake D. 1999. Homoplasy, homology and the problem of ‘sameness’ in biology. — Bock G.R., Cardew G. (eds). *Homology*. Chichester: Wiley. P. 24–33.
- Wasik B.R., Moczek A.P. 2011. *Decapentaplegic (dpp)* regulates the growth of a morphological novelty, beetle horns. — *Developmental Genes and Evolution*, 221 (1): 17–27.
- Webster G., Goodwin B. 1996. *Form and transformation. Generative and relational principles in biology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 287 p.
- West-Eberhard M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford Univ. Press. 794 p.
- West-Eberhard M.J. 2008. Toward a modern revival of Darwin’s theory of evolutionary novelty. — *Philosophy of Science*, 75 (5): 899–908.
- Westheide W. 1987. Progenesis as a principle in meiofauna evolution. — *Journal of Natural History*, 21 (4): 843–854.
- Wray G.A., Abouheif E. 1998. When is homology not homology? — *Current Opinion in Genetics and Development*, 8 (6): 675–680.

РАНГОВЫЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В ЭКОЛОГИИ И НЕЭКСТЕНСИВНАЯ СТАТИСТИЧЕСКАЯ МЕХАНИКА

Ю.Г. Пузаченко

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова; jpuzak@mail.ru

В современной макроэкологии принято считать, что ранговые распределения являются фундаментальным законом и важным способом отображения структуры сообществ. Их феномен был открыт в начале двадцатого века и до настоящего времени экологи обсуждают порождающие их механизмы.

В статье анализируются три основных подхода к обоснованию природы ранговых распределений видов в сообществе: Гиббса–Мотуморы, Ципфа–Мандельброта и Макартура.

Экологи рассматривают пять возможных механизмов, порождающих ранговые распределения, среди которых наиболее популярны различные варианты моделей разделения ниш в экологическом пространстве. Наряду с этим рассматриваются модели ветвящихся и марковских процессов и формальная чисто статистическая интерпретация. При этом особо отмечаются проблемы, связанные с неоднозначностью выделения сообществ, и сложности в доказательстве соответствия реальности разных моделей. В целом большинство этих подходов можно определить, как мезоскопические, т. к. они не рассматривают возможные отношения между элементами (особями), что соответствовало бы микроподходу, и не направлены на определения параметров системы как целого (макроподход).

А.П. Левич, используя теорию категорий, оперирующую с множеством отношений классов (видов), обосновал макроскопический подход к синтезу ранговых распределений и показал, что их существование определяется ограниченностью ресурсов. Максимизируя энтропию при заданном числе элементов и ресурсов, он получил ранговое распределение, тождественное экспериментально полученному распределению Мотуморы в экологии и распределению Гиббса в статистической механике. Он получил различные типы ранговых распределений, допустив нелинейный характер связи видов с ресурсами. Он также показал, что широко известные зависимости числа видов от объёма выборки или площади непосредственно выводятся из ранговых распределений.

Тсаллис допустил, что элементы в системе взаимодействуют нелинейно, и на этой основе сформулировал неэкстенсивную статистическую механику. Линейная модель Гиббса является её частным случаем. Ранговое распределение, порождаемое этой моделью, включает (как частные случаи) практически все наиболее часто встречающиеся распределения. Энтропия Тсаллиса независимых систем неаддитивна, в отличие от энтропии Реньи и энтропии Гиббса. Если у энтропии Тсаллиса параметр $q > 1$, то в системе выражены положительные корреляции и она может рассматриваться как самоорганизующаяся. Общность этой модели позволяет оценить для сообществ все термодинамические переменные: энтропию, температуру, свободную энергию, полную энергию и информацию, что существенно расширяет смысловую трактовку ранговых распределений.

В статье на примере населения лесных птиц демонстрируется техника анализа ранговых распределений с оценкой термодинамических параметров. Показано, что неэкстенсивная статистическая механика, с лежащей в её основе нелинейной формой отношений между элементами и порождаемыми ею ранговыми распределениями, обладает необходимой универсальностью для макроанализа сообществ и термодинамические параметры хорошо отражают их структуру.

RANK DISTRIBUTIONS IN ECOLOGY AND NONEXTENSIVE STATISTICAL MECHANICS

Yu.G. Puzachenko

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences;
jpuzak@mail.ru*

In the modern macroecology, it is assumed that rank distributions have a status of fundamental law and represent an important means to mapping the communities structure. Their phenomenon was discovered in the early 20th century, and ecologists have been discussing till present mechanisms that generate them.

Three principal approaches to substantiation of possible nature of the rank distributions of species in a community are analyzed in the present article, which are those of Gibbs–Motumora, Zipf–Mandelbrot, and MacArthur.

Ecologists consider five possible mechanisms for the rank distribution, among which the most popular are different variants of models of niche separation in an ecological space. Along with these, considered are also models of branching and Markov processes and a formal purely statistical interpretation. The problems related to an ambiguity of recognition of communities, together with difficulties in proving correspondence of different models to the reality, are particularly pointed out. In general, most of these approaches can be identified as mesoscopic, as they do not consider possible relations between elements (individuals), which would correspond to the microscopic approach, and they are not intended to determine parameters of a system as a whole (a macroscopic approach).

A.P. Levich, using the theory of categories operating with a set of relations of classes (species), justified a macroscopic approach to the synthesis of rank distributions and showed that their existence is defined by limited resources. Maximizing entropy for a given number of elements and resources, he found a rank distribution identical to the experimentally founded Motomora distribution in ecology and to the Gibbs distribution in the statistical mechanics. He found different types of rank distributions under assumption of non-linear nature of the relationship between species and resources. He showed also that the well-known dependence of species number on the sample size or on the area is derived directly from the rank distributions.

Tsallis admitted that elements of a system do interact nonlinearly, and formulated nonextensive statistical mechanics on this basis. The linear model of Gibbs is the latter's special case. Rank distributions generated by that model include (as its special cases) almost all most common distributions. However, in contrast to the Gibbs and Renyi entropies, the Tsallis entropy for independent systems is nonadditive. If Tsallis entropy has parameter $q > 1$, then there are positive correlations in a system, so it can be considered as a self-organizing one. Generality of this model allows to evaluate, for a community, all its thermodynamic variables: entropy, temperature, free energy, full energy, and information. This extends significantly semantic interpretation of rank distributions.

The present article demonstrates a technique of analysis of rank distributions with estimation of thermodynamic parameters exemplified by forest bird communities. It is shown that the nonextensive statistical mechanics, with its underlying nonlinear form of relationship between the elements and rank distributions generated by it, has a necessary universality for macro-analysis of ecological communities, with thermodynamic parameters reflecting adequately their structure.

Феномен ранговых распределений в биологии был открыт в начале XX в. (Gleason, 1925, 1929). Распространение методов количественного учёта численности особей, массы, числа видов в пробе, распределения видов по островам, связи числа видов с площадью выявило значительное разнообразие типов ранговых распределений. Ранговые распределения были предметом исследования крупнейших экологов XX в. Формируя эмпирические законы ранговых распределений для конкретных классов явлений, их авторы видели в них нечто общее, свойственное системам самой разной природы.

В настоящее время принято считать, что ранговое распределение является фундаментальным законом экологии сообществ и важным способом отражения его структуры (Marquet, 2005). Если удастся объяснить высокую степень различий вероятностей обнаружения разных видов, то появляется возможность делать важные выводы о механизмах, структурирующих сообщества, о взаимодействии видов в их случайном или не случайном размещении. Таким образом, понимание распределения обилия видов (species abundance distributions, SAD) является стартовой площадкой для понимания структуры сообществ.

Одной из проблем теории является поиск модели, порождающей феномен ранговых распределений. Общность рассматриваемого явления для систем самой разной природы, начиная от распределения галактик и кончая распределением слов в любом языке, даёт основания полагать существование порождающих их общесистемных механизмов.

В настоящем сообщении рассматриваются три подхода к объяснению природы ранговых распределений и их структуры и демонстрируется высокая общность неэкстенсивной (неаддитивной) статистической механики Тсаллиса.

1. Обоснования феномена ранговых распределений в экологии

Литература, посвящённая проблеме ранговых распределений, огромна. Поэтому мы ограничимся изложением темы, опираясь в основном на наиболее современные полные обзоры (Tokeshi, 1993; Magurran, 2004; McGill et al., 2007).

Их авторы выделяют следующие пять вариантов обоснования существующего феномена:

1. Статистическая теория, использующая комбинацию непрерывных гамма-, логнормальных и дискретных распределений — биномиального, отрицательного биномиального и распределения Пуассона.

2. Представление о ветвящихся процессах и самоподобном процессе синтеза иерархических уровней сообщества.

3. Демографическая динамика на основе динамических детерминистических и стохастических моделей.

4. Модели разделения ниш или другая группа моделей, основанная на делении одномерного пространства ниши.

5. Территориальное распределение особей разных видов в пространстве на

основе их возможных взаимодействий или на основе соотношения коэффициентов смертности/рождаемости, вероятности появления новых видов и иммиграции (нейтральная модель).

К этому списку можно добавить модель, обосновывающую ранговое распределение плотности видов через связь плотности с весом или энергетическим потоком (Пузаченко, Дроздова, 1986; Marguet, 2005), и связью видов с иерархической структурой ландшафта (Пузаченко, Дроздова, 1986). Наиболее широко используемые ранговые распределения приведены в табл. 1

Если принять, что исследуемая система состоит из элементов (особей), подразделяемых на классы (виды), и ранговое распределение с его параметрами есть описание всей системы, то мы имеем три возможных уровня их обоснования — микро-, мезо- и макро-. На микроуровне рассматриваются отношения между элементами, на мезоуровне — между классами элементов (например, видами), на макроуровне — отношения в системе в целом.

Практически во всех случаях в экологии обоснование формы ранговых распределений строится на основе моделей для мезоскопического уровня. В нишевом подходе строятся различные модели разделения экологического пространства на ниши с использованием представлений о конкуренции, порождающие различные распределения. В модели ветвящихся процессов генерируются правила разделения классов на подклассы. В объединённой нейтральной модели виды рассматриваются как потенциально равноценные, их конечное распределение строится на основе рекурсивной модели марковского процесса вероятности обнаружения каждого вида при фиксированной ёмкости среды, в которой виды имеют свои коэф-

Табл. 1. Теоретические основания и виды ранговых распределений по МакГиллу (McGill, 2007) с дополнениями.
 Table 1. Theoretical background and rank distributions shapes after McGill (2007), with additions.

Тип	Наименование	Вид	Комментарий
Статистический, ветвящийся процесс	Логарифмические серии	$p(r) = \frac{1 - \alpha^r}{\ln(1 - \alpha)} r$ $p(r) \text{ — вероятность класса с рангом } r$ $\alpha \text{ — параметр}$	Фишер и др. (1943) использовал гамма распределение по чисто эмпирическим причинам, а для дискретных выборов распределение Пуассона. Позже было показано, что и многие другие основания приводят к логарифмическим сериям (Watterson, 1974).
	Логнормальное распределение Престона	$p(r) = p(0) \exp(\alpha^2 r^2)$ $\alpha = 1 / \sqrt{2\delta}$ $\delta \text{ — среднеквадратичное отклонение логнормального распределения}$ $r \text{ — ранг вида}$	
	Распределение определяемая генератором ветвления (фрактальные структуры)	Типичный процесс $n_{t+1} = \exp(\lambda(n_{t-1} - 1))$ $n_i \text{ — число элементов в классе } i$	Yule (1925), критерий ветвления для процесса Гэлтона–Уотсона. (Аппе.1984; Пузаченко Ю., Пузаченко А., 1996).
	Распределение Циффа–Мандельброта	$p(r) = \alpha(r + d)^{-q}$ $\alpha = \sum_{r=1}^m (r + d)^{-q}$	Цифф вывел эмпирический закон на основе анализа текстов (Altman, 2002). Мандельброт модифицировал модель на основе оптимизации информации Шеннона для максимально экономичного текста (Mandelbrot, 1966).

Табл. 1. Окончание.
Table 1. Ending.

	<p>Геометрическое распределение ниш</p>	$p(r) = k(1 - k)^{r-1}$ <p>k — вероятность вида при $r = 1$ $\ln((p(r))) = a + br$ $p(r) = \exp(a + br)$ — распределение Гиббса</p>	<p>Распределение Мотоморы. Последовательное разделение среды единичного объёма на ниши с мощностью $k < 1$, $(1 - k)k$ и т. д.</p>
<p>Разделение ниш</p>	<p>Модель разломанного стержня</p>	$p(r) = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^k \frac{1}{S - i + 1}$	<p>Окружающая среда сравнивается со стержнем единичной длины, в который $n - 1$ точки брошены наугад. Стержень ломается в этих точках, и получающиеся сегменты — члены пропорции распространения n видов (MacArthur 1957).</p>
	<p>Случайное фракционирование. Варианты модели разломанного стержня</p>		<p>Различные варианты моделей с разными формами зависимости от следовательного сегментирования от длины начальных сегментов с линейным и нелинейным стержнем и т. п.</p>
<p>Динамика популяции</p>	<p>Объединённая нейтральная теория</p>	$\theta = 2Nv$ — важнейший параметр модели, N — число индивидуумов в системе, v — вероятность появления нового вида в метасообществе	<p>Вероятности обнаружения вида моделируется на основе смертности, рождаемости, видообразования и иммиграции в форме марковского случайного процесса (Hubbell, 2001).</p>

фициенты рождаемости и смертности, при определённом потоке эмигрантов и вероятности возникновения новых видов.

Последний параметр имеет принципиальное значение и фактически определяет форму рангового распределения, но именно он и имеет наиболее спекулятивный характер. Очевидно, что можно предложить очень много нишевых моделей. Так, Максимов (цит. по: Левич, 1980) построил модель разломанного стержня для экспоненциального пространства ресурса. С таким же успехом можно построить её и для логарифмически описываемого пространства. Можно также вводить различные модели перекрытия и форм взаимодействия видов. Во всех таких случаях будут получены вполне реалистичные модели. Доказать, какая модель более соответствует реальности, довольно сложно, так как стандартные методы параметрических и непараметрических статистик учитывают вес состояний, пропорциональный числу элементов в классе. Поэтому вклад в статистические оценки наиболее обычных и тем более наиболее редких видов будет относительно невелик, в то время как именно эти виды в существенной степени определяют форму распределения.

Все модели ранговых распределений по условию воспроизводят систему в состоянии равновесия или стационарности. Очевидно, что это идеальные предельные состояния, в то время как реальные системы могут быть весьма далёкими от равновесия и находиться в стадиях активного преобразования. Следует отметить, что этот очевидный аспект практически не рассматривается в современной теории, т. к. на первом месте стоит отнесение «реального» распределения к той или иной модели.

Токеши (Tokeshi, 1993) отмечает проблемы в применении ранговых распре-

делений, возникающие в связи с неопределённостями, которые связаны: а) с понятием сообщества и выделения его на местности, б) с объединением в сообщество видов с разномасштабными территориальными отношениями и трофическими связями, в) с выбором размера пробных площадок и организации выборки. Каких-либо строгих общих рекомендаций на этот счёт, кажется, не существует.

2. Теория ранговых распределений как отображение отношений в макросистеме

Статистическая механика, или иначе термостатика, начиная с Больцмана представляет систему как ансамбль множества взаимодействующих частиц: таково макроскопическое представление системы. Уже в начале XX в. Гиббс обосновал ранговое распределение, описывающее распределение частиц по энергетическим уровням (рангам) как функцию свободной энергии и температуры. В.И. Вернадский определял живое вещество, ссылаясь на Гиббса, как статистический ансамбль организмов, распределённых по однородным совокупностям — видам (Пузаченко, 2013). Однако этот путь не был принят в экологии.

Идеологически подобный подход, но может быть даже с более общих теоретико-множественных позиций, был разработан во второй половине XX в. А.П. Левичем (1978, 1980). К настоящему времени он обобщил свои работы по этой и близким темам в специальной монографии (Левич, 2012).

Следуя за Левичем, будем ассоциировать сообщество с множеством элементов (например, особей), разбитым на классы (популяции видов). Мы полагаем, что сообщество имеет некоторое внутреннее устройство, пространственно-временное

строение, т. е. наделено некоторыми формами порядка. Предметом исследования, очевидно, являются совокупности способов преобразования множеств: постоянное обновление, смена, преобразование материального субстрата, энергии и т. п. при сохранении некоторого порядка — т. е. структуры. При всём мыслимом множестве таких преобразований существуют и очевидные ограничения — например, особи одного вида порождают особей того же вида. Очевидно, что рассматриваемые ранговые распределения есть структуры с определённым порядком, и мы ищем в некотором смысле «лучшую» структуру для данного сообщества из многих возможных.

А.П. Левич (1980) для моделирования таких структур предлагает применять аппарат теории категорий. Категория может трактоваться как множество отношений или морфизмов классов-объектов. Он выделяет две особенности теории категорий, делающие её наиболее адекватной для отображения реальности. Первая особенность — возможность оперировать сразу всей совокупностью одинаково структурированных множеств, что позволяет отождествить эту совокупность с пространством всех возможных состояний системы. Вторая особенность — та, что в категорию, наряду со структурированными объектами, равноправно и обязательно входят все допустимые их структурой способы изменения объектов, т. е. преобразования состояний системы. Это позволяет заменить теоретико-множественное идеализированное представление сообщества в виде «застывших» объектов на его адекватное представление процессами.

Итак, будем формально описывать систему категорий структурированных множеств. Категория представляет собой

объединение двух классов — класса объектов и класса морфизмов. Класс объектов — это совокупность всех одинаково структурированных множеств. На языке теории систем объект есть состояние системы. Таким образом, класс объектов представляет пространство состояний системы. Представления об изменчивости системы на языке теории категорий формализованы как изменения базового множества при сохранении его структуры (Левич, 1980). Отображения между категориями, сохраняющими структуру, называют функторами. Если обратиться к рассмотренным выше поискам обоснований ранговых распределений, то легко увидеть, что в моделях на основе ниш обосновываются допустимые морфизмы множества объектов в себя при априорно постулируемых отношениях с сохраняющимся типом структуры, определяемой моделью. Очевидным недостатком такого подхода является неопределённое возможное множество таких моделей.

Теория категорий накладывает ограничение на это множество. Я не буду рассматривать аппарат этой теории, вместо этого предлагаю читателям представить, пусть только в рамках экологии сообществ, всё множество объектов и всё возможное множество отношений между ними — это интуитивно очень близко к содержанию теории. Таким образом, «система — это некоторая категория, объединяющая класс объектов и класс морфизмов. Объекты категории эксплицируют состояния системы, морфизмы — допустимые способы перехода от одних состояний к другим (т. е. преобразование состояний)» (Левич, 1980, с. 149). Множество возможных морфизмов упорядочивается инвариантами $I_X(A)$ объекта A относительно объекта X , которое является мощностью, т. е. числом возможных морфизмов (преобразований)

X в A , сохраняющих структуру объекта. Всего может существовать четыре типа элементарных морфизмов: p — всюду определённые соответствия, f — функциональные соответствия, i — инъективные соответствия, s — сюръективные соответствия. Очевидно, они могут комбинироваться друг с другом с числом различных инвариантов по два, по три и по четыре и, соответственно, их общее возможное число шестнадцать. Так, инвариант, допускающий структуры, порождаемые всеми четырьмя соответствиями, будет иметь наибольшую мощность $I_{pfs}^X = X!$.

Теория позволяет естественным образом ввести понятие энтропии. Инвариант I_S^A есть количество преобразований состояний системы S из X в A , сохраняющих структуру этой системы. Такую структуру системы S можно ассоциировать с её макросостоянием.

Преобразование можно рассматривать как множество элементарных преобразований состояний X в A , которые ассоциируются с микросостояниями. Инвариант состояния есть просто число микросостояний, сохраняющих макросостояние системы. Тогда обобщённая энтропия состояния A системы S (относительно состояния X той же системы) есть $S_S^X(A) = -\ln J_S^X(A)$, где $J_S^X(A)$ — удельный инвариант объекта A относительно объекта X .

Пример по Левичу:

$$S_S^X(A) = -\ln \frac{I_S^X(A)}{I_S^X(A)} = -\ln \frac{\prod_{i=1}^w n_{iA}^{n_{iX}}}{n_A^{n_X}} =$$

$$= -n_X \left(\sum_{i=1}^w \frac{n_{iX}}{n_X} \ln \frac{n_{iA}}{n_A} \right), \text{ где } n_{iX} \text{ и } n_{iA} \text{ — коли-}$$

чества элементов в классах разбиения множеств X и A , w — число классов в разбиении. Очевидно, что разным ин-

вариантам будут соответствовать и разные энтропии. Энтропия является мерой структуры: чем сильнее структура, тем больше энтропия. Можно предполагать, что система, предоставленная самой себе, эволюционирует в сторону максимально сильной структуры, наиболее плотно заполняющей пространство возможностей и, соответственно, со временем её энтропия растёт. Отсюда следует, что система максимизирует энтропию и в состоянии равновесия с ресурсами и/или пространством её энтропия будет максимальной.

Это допущение позволяет вывести ранговые распределения для естественных ограничений и конкретном инварианте.

А.П. Левич (1978) таким образом обосновывает вывод рангового распределения в прямой связи с экологией сообществ.

Дано: энтропия сообщества

$$\log J = N \left(\sum_{i=1}^w p_i \log p_i + \log N \right) \rightarrow \max$$

и пространство ресурсов

$$\sum_{i=1}^w l_k(i) n_i = L_k, \quad \sum_{i=1}^w n_i = N.$$

Экологическое сообщество состоит из W видов и n_i — численность вида i . Величины L_k — k -типов ресурсов, используемых видами сообщества, величина $L = \bigcup_i L_k$ может быть ассоциирована с многомерным экологическим пространством. Тогда $l_k(i)$ — потребность (чувствительность) i -го вида к ресурсу k и $\bigcup_i l_k(i)$ — фундаментальная экологическая ниша.

Разрешение системы уравнений относительно n_i осуществляется с помощью методов множителей Лагранжа при допущении, что система равновесна и все производные равны нулю, а энтропия максимальна. В результате получаем ранговое распределение $p_i = n_i/N = e^{-\lambda_0 - \lambda_1 i - \lambda_2 i^2 - \dots - \lambda_m i}$.

Принимая гипотезу действия лимитирующего фактора, получаем, что доля i -го вида в сообществе $p_i = e^{-\lambda_0 - \lambda_1 i}$, где i есть ранг вида в сообществе.

Это ранговое распределение тождественно распределению Мотуморы и распределению Гиббса в статистической механике.

Если принять зависимость видов от ресурсов как $i \sim \ln(i)$, то получаем распределение Ципфа, а при $i \sim \ln \ln(i)$ — распределение разломанного стержня Макауртура.

Легко увидеть, что ранговое распределение допускает естественные модификации. Допустим, что продолжительность жизни i -го вида есть функция его статуса в сообществе. Тогда можно записать $\lambda_1 = \alpha \pm \gamma i$. При знаке (-), чем реже вид, тем выше его смертность, при знаке (+) наоборот. Очевидно, что и то, и другое возможно. Ранговое распределение приобретает вид $p_i = e^{\lambda_0 - (\alpha \pm \gamma i)}$. Это распределение нельзя признать равновесным, но оно является стационарным и энтропия его распределения будет меньше равновесного. В общем случае стационарные отношения могут возникать в результате и межвидовых положительных и отрицательных взаимодействий, и одновременного, но разномасштабного действия различных факторов, определяющих численность конкретных видов.

Таким образом, в рамках построений Левича можно записать три основных типа ранговых распределений:

1. Равновесные (*ecv*)

1.1 Гиббса—Мотуморы

$$p_i^{ecv} = \exp(\lambda + \beta i)$$

1.2 Ципфа—Мандельброта

$$p_i^{ecv} = \exp(\lambda + \beta \ln(i + d))$$

1.3 Макауртура

$$p_i^{ecv} = \exp(\lambda + \beta \ln \ln(i + d))$$

2. Стационарные (*st*)

2.1 Гиббса—Мотуморы

$$p_i^{st} = \exp(\lambda + i(c + \beta i))$$

2.2 Ципфа—Мандельброта

$$p_i^{st} = \exp(\lambda + \ln(i + d)(c + \beta \ln(i + d)))$$

2.3 Макауртура

$$p_i^{st} = \exp(\lambda + \ln \ln(i + d)(c + \beta \ln \ln(i + d)))$$

Распределение может быть принято адекватным реальности, если информация Кульбака

$$I(p_i^r / p_i^{ecv(st)}) = \sum_i^w p_i^r \log(p_i^r / p_i^{ecv(st)}) > 0.$$

Из трёх вариантов распределений при удовлетворении этого первого условия выбирается то, которому соответствует максимальная энтропия, она должна быть обязательно больше реальной r :

$$H^{ecv} = -\sum_{i=1}^w p_i^{ecv} \log p_i^{ecv} >$$

$$> H^{st} = -\sum_{i=1}^w p_i^{st} \log p_i^{st} > H^r = -\sum_{i=1}^w p_i^r \log p_i^r.$$

Эти соотношения являются прямыми следствиями неравновесной термодинамики (Стратонович, 1985). Таким образом получаем надёжные критерии выбора наиболее реалистичной модели из всех возможных.

В мировой литературе широко обсуждается зависимость числа обнаруженных видов от объёма выборки или площади, которая рассматривается вне прямой связи с ранговыми распределениями. А.П. Левич (1980) показал, что все наиболее известные формы легко выводимы из соответствующих ранговых распределений.

Для этого достаточно положить, что w -й самый редкий вид имеет $n_w = 1$. Тогда для линейной формы связи с ресурсом имеем $1 = Ne^{-\lambda_0 - \lambda_1 w}$ и $0 = \ln N - \lambda_0 - \lambda_1 w$. Соответственно, число видов $w = (\ln N - \lambda_0) / \lambda_1$.

Если принять, что $N = n^{av} A$, где n^{av} — средняя плотность особей на единицу площади и A — площадь, то получаем одну из форм зависимости числа видов от площади. Для логарифмической формы связи с ресурсами получаем наиболее широко распространённую зависимость числа видов от объёма выборки

$$w = \lambda_0 N^{-\frac{1}{\lambda_1}} \text{ и, соответственно, от площади}$$

$w = b \lambda_0 A^{-\frac{1}{\lambda_1}}$, где b — плотность особей на единицу площади. Левич показывает, что существование ранговых распределений обязано ограниченности ресурсов. Если бы ресурсы были безграничны, то существовал бы только один вид.

Теория и методы анализа сообществ, разработанные Левичем с соавторами, имеет более широкое применение к решению задач экологии сообществ. Они сочетают в себе микроскопические, мезоскопические и макроскопические основания. Однако, к сожалению, публикация большей части его основополагающих работ на русском языке и в малотиражных изданиях привела к полному незнакомству с ними мировой науки и к очень слабой их апробации в отечественных исследованиях. Некоторые их положения использует Г. Розенберг (Шитиков и др., 2003) и Д. Гелашвили (Гелашвили и др., 2013). Ю. Пузаченко (Пузаченко и др., 2010) показал возможность использования ресурсной модели сообщества по отношению к координатам экологических шкал. Применительно к рассматриваемой теории ранговых распределений можно констатировать, что подход, предложенный А.П. Левичем, даёт хорошие макроскопические основания для экологической интерпретации эмпирически полученных ранговых распределений как морфизмов взимоотображения видовых

популяций друг в друга в заданном пространстве ресурсов.

3. Теормостатистические основания ранговых распределений

Если экологические сообщества можно рассматривать как термостатистические системы, то это существенно расширяет возможность трактовать физический смысл коэффициентов в ранговых распределениях и расширяет набор верифицируемых гипотез, вытекающих из общих законов термодинамики и теории самоорганизующихся систем.

Здесь следует рассмотреть один из фундаментальных принципов, сформулированный Э. Джейнсом (Jaynes, 1957), — принцип максимума энтропии (ПМЭ), который в настоящее время всё более широко рассматривается в экологии. Так, Мэттьюз и Уиттекер (Matthews, Whittaker, 2014), повторив уже рассмотренный выше обзор ранговых распределений в основном с позиции теории ниш, отмечают, что если задать форму ожидаемого распределения числа видов и общую численность, то с помощью ПМЭ и метода множителей Лагранжа удаётся определить параметры заданных распределений. В основном цель их работы — рекомендовать методы подбора ранговых распределений под полевые данные и статистического доказательства правильности выбора.

Сам Джейнс (Jaynes, 2003) обращает внимание на то, что теория информации обеспечивает конструктивный критерий для того, чтобы наиболее непредвзято построить распределения вероятностей при ограниченном знании на основе максимума энтропии. При этом очевидно предполагается, что система равновесна. Трайбус (1970) подробно обсуждает общенаучное значение принципа максимума энтропии и даёт наиболее наглядную demonstra-

цию его применения. Харт (Hart, 2011) подробно рассматривает области применения принципа максимум энтропии в макроэкологии. Принцип максимума энтропии является частным случаем общего экстремального принципа в исследовании сложных систем (Голицын, Левич, 2004, 2006). Модель ранговых распределений Левича строится фактически на его основе, однако самостоятельная её ценность состоит в максимизации системы при заданных ограничениях по наиболее общему системному параметру — информационной энтропии.

В классической термостатике термодинамическая система представляет объект любой природы, как макроскопическую систему, состоящую из множества элементов, которые определяются импульсом и координатами, или массой и скоростью и, соответственно, действием или энергией ϵ_i . Возможна и другая трактовка. Мы мысленно разбиваем пространство (фазовое пространство), занятое системой, на равные ячейки. В каждой i -ой ячейке могут находиться n_i элементов с различными уровнями энергии (Трайбус, 1970). Нас интересует, какова вероятность обнаружить в системе элемент с уровнем энергии ϵ_i ($i = 1, 2, 3, \dots, n$) или со средним для ячейки $\langle E_i \rangle$. Предполагается, что наши элементы находятся в движении и сталкиваются друг с другом, перераспределяясь по ячейкам, и передают друг другу импульс и энергию. Обратим внимание на то, что это очень общая модель, в рамках которой при некотором воображении интерпретируема система любой природы. Поиск распределения энергии $\langle E_i \rangle$ между N тождественными системами по Шредингеру (1999) является основной проблемой термостатики.

Можно допустить, что особи разных видов в сообществе взаимодействуют

аналогично тому, как взаимодействуют, например, молекулы газа. В теории Левича этот тип взаимодействия может быть ассоциирован с линейным отношением вида и ресурса. В соответствие с каноническими представлениями физики будем рассматривать систему, равновесную относительно среды (термостата) с температурой T .

Энергия термостата будет $\sum_{i=1}^w p_i \epsilon_i = E$

где ϵ_i — энергия i -го энергетического уровня, или ранг i ($i = 1, 2, 3, \dots, W$) и p_i — вероятность уровня i . Энтропия Больцмана,

Гиббса, Шеннона есть $S_{BG} = -\sum_{i=1}^w p_i \ln p_i$.

Ранговое распределение, получаемое методом множителей Лагранжа для усло-

вий равновесия $p_i = e^{-\lambda_0 - \lambda_i \epsilon_i}$, $p(\epsilon_i) = e^{-\frac{F - \epsilon_i}{T}}$,

или $p_i = \frac{e^{-\beta \epsilon_i}}{Z_{BG}}$, статистическая сумма

$Z_{BG} = \sum_{i=1}^w e^{-\beta \epsilon_i} = \sum_{i=1}^w \epsilon_i p_i$, параметр Лагранжа

есть $\beta = 1/kT$, где T — температура, k — постоянная Больцмана. Свободная энергия системы есть

$$F_{BG} = E - TS_{BG} = -\frac{1}{b} \ln Z_{BG} = kT \lambda_0.$$

Как указывалось выше, распределение Гиббса тождественно распределению Мотуморы и довольно часто описывает распределение видов в сообществе. Если мы допускаем термодинамическую интерпретацию сообщества, то энергию сообщества можно трактовать как безразмерный поток ресурса в систему, температуру — как параметр наклона распределения, причём чем меньше T , тем больше доля вида первого ранга, т. е. доминанта. Таким образом, понятию «перегретого» сообщества будет соответствовать распределение

с малыми различиями вероятностей видов разного ранга. Произведение энтропии на температуру есть связанная или бросовая энергия, т. е. энергия, не участвующая в создании полезной продукции. Свободная энергия есть часть энергии термостата, которая может быть преобразована в работу при равновесных (адиабатических) процессах. Вернадский (1989) и Бауэр (1935) считали, что эволюция живого вещества идёт в направлении увеличения свободной энергии. Очевидно, что увеличение энтропии при фиксированной температуре приводит к уменьшению полезной работы: это может в частности связываться с потерями энергии при увеличивающейся конкуренции.

Система может быть неравновесна и её неравновесность оценивается информацией Кульбака $I = \sum_{i=1}^w p_i^r \ln \frac{p_i^r}{P_i^{ecv}}$, где P_i^r — реально измеренная вероятность, P_i^{ecv} — вероятность в равновесном состоянии. Полезная работа системы (эксергия) тем больше, чем более система неравновесна. При этом она может быть стационарной (т. е. производные во времени близки к нулю) $E_{x_{BG}} = E - T(S_{BG} - I_{BG})$.

В современной экологии широко обсуждается гипотеза, согласно которой эволюция самоорганизующихся экологических систем в разных масштабах времени направлена на максимизацию эксергии (Jorgensen, Svirezhev, 2004). Следовательно, предполагается, что в системе максимизируется информация. Информация определяет существование внутренних корреляций, на поддержание которых требуются затраты энергии.

Если затраты энергии на поддержание структуры меньше получаемого общего приращения эксергии, то система должна быть стационарна. Все приведённые вы-

ше следствия термодинамического представления системы можно рассматривать как гипотезы, проверка которых возможна на основе измерений в реальных сообществах.

Модель Больцмана–Гиббса–Шеннона (БГШ) предполагает линейные взаимодействия между элементами. К. Тсаллис (Tsallis, 2009) предложил более общую модель, включающую и возможные нелинейные отношения.

Если отношения между элементами линейны, можно записать $\frac{dy}{dx} = 1$ ($y(0) = 1$), то $y = 1 + x$ и обратное $y = x - 1$. Отношения могут иметь вид $\frac{dy}{dx} = y$ и, соответственно, $y = e^x$ и обратное $y = \ln x$, что удовлетворяет аддитивности $\ln(x_A x_B) = \ln x_A + \ln x_B$.

И, наконец, $\frac{dy}{dx} = y^q$ по Тсаллису позволяет обобщить все эти отношения.

Имеем $y = [1 + (1 - q)x]^{1/(1-q)} \equiv e_q^x$. Если $q = 1$, то $e_1^x = e^x$ и обратное отношение $y = \frac{x^{1-q} - 1}{1 - q} \equiv \ln_q x$ и при $x > 0$ $\ln_1 x = \ln x$, $\ln_q(x_A x_B) = \ln_q x_B + (1 - q)(\ln_q x_A)(\ln_q x_B)$.

Очевидно, что важной особенностью этой формы отношений $\ln_q x$ является её неаддитивность.

Таким образом рассматриваются линейные, экспоненциальные и степенные отношения между элементами. Последняя форма, по-видимому, весьма типична в реальных системах, т. к. в частности соответствует закону пропускной способности канала связи Шеннона

$$C = w \ln\left(1 + \frac{P}{wN_0}\right) \quad \text{или} \quad e^c = \left(1 + \frac{P}{wN_0}\right)^w,$$

где P — мощность сигнала, w — полоса частот, N_0 — белый шум. Очевидно, что если положить $w = 1/(1 - q)$, то закон пропускной способности канала связи точно соответствует e_q^x . Шеннон (1949) считал, что его закон применим для всех физических систем, а при выводе отмечал связь его с тем, что в настоящее время мы называем фрактальными множествами. Дело в том, что размерность передатчика сигнала всегда больше размерности системы, принимающей сигнал, а проекция пространства размерностью n на пространство с размерностью $n - k$ обязательно разрывна. В качестве наглядного примера можно привести неизбежную разрывность проекции поверхности земли из трёхмерного пространства на плоскость топографических карт. Можно полагать, что общность фрактальности и вытекающей из неё аллометрии определяется именно этими соотношениями: все процессы осуществляются в объёме, а взаимодействия между системами и системами со своим окружением осуществляются через поверхность.

Таким образом, если в модели Левича на микроскопическом уровне вводятся формы отношения видов с ресурсами, то в термодинамике Тсаллиса вводятся практически аналогичные формы отношений между элементами системы. Допущение, что в сложных биологических системах отношения между особями разных видов, скорее всего, существенно нелинейны, так же как нелинейны их отношения к ресурсам, пространству и времени, представляется вполне реалистичным, так что существующие формы отношений вполне оправдано могут быть предметом исследования.

С другой стороны, степенная форма взаимодействия между элементами приводит к тому, что существует область состояний переменной u , в которой она прак-

тически нечувствительна к изменениям x , и наоборот. В результате любой элемент может одновременно взаимодействовать с множеством других, фактически не различая их состояния. Такие взаимодействия неизбежно порождают корреляции между элементами, т. к. несколько относительно близких к друг другу элементов будут подобны по отношению ко многим другим. Если мы добавим к пространству координату времени, то степенные отношения создают основу для «памяти», т. к. на некотором интервале времени величины взаимодействий будут слабо изменяться. Это будет приводить к автокорреляции во временном ряду и, соответственно, к памяти о прошлом состоянии.

По аналогии с энтропией Больцмана–Гиббса при степенном типе взаимодействий энтропия Тсаллиса для равновероятных событий есть

$$S_q^{\max} = k \ln_q W = \frac{W^{1-q} - 1}{1 - q}, \text{ где } W \text{ — число}$$

классов. На рис. 1 показана зависимость S_q от q при разном числе классов. Для распределения вероятностей p_i энтропия Тсаллиса есть

$$S_q^T = k \langle \ln_q (1 / p_i) \rangle = k \frac{1 - \sum_{i=1}^w p_i^q}{q - 1} . \text{ Экспо-}$$

нениальной форме отношений (Башкиров, 2006) соответствует энтропия Реньи

$$S_q^R = k \frac{1}{1 - q} \ln \sum_{i=1}^w p_i^q = \frac{\ln(1 + (1 - q)S_q^T)}{1 - q}$$

при $q = 1$ $S_{q=1}^T = S_{q=1}^R = S_{BG}$.

На рис. 2 показана зависимость энтропии Тсаллиса от величины q для системы из двух состояний $p(0)$ и $p(1) = 1 - (0)$, а на рис. 3 — сравнение энтропии Тсаллиса и Реньи для той же системы. Как следует из рис. 2, при $q < 0$ энтропия стремится к

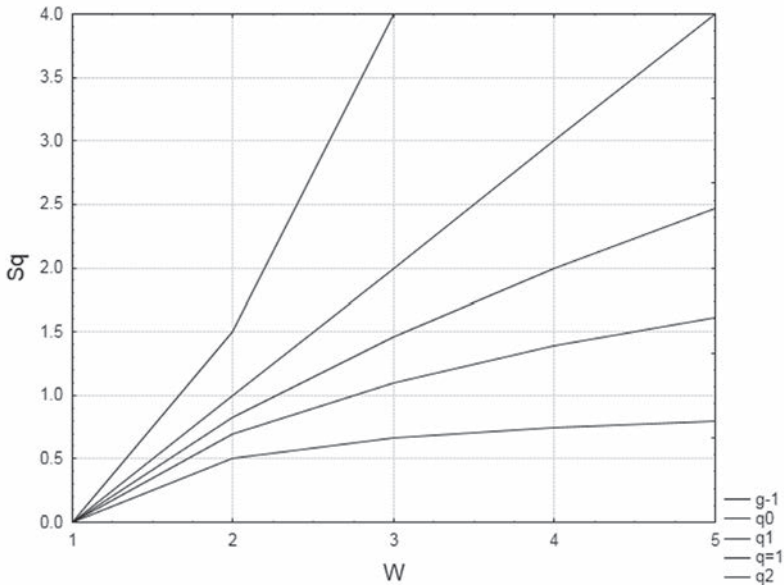


Рис. 1. Энтропия равных вероятностей, S_q – функция числа состояний W для типичных значений q . Для $q > 1$, S_q сходится к $1/(q - 1)$ если $W \rightarrow \infty$; для $q \leq 1$ ряд расходится.

Fig. 1. Entropy of equal probabilities, S_q is function of number of states of W for typical q values. For $q > 1$, S_q converges to $1/(q - 1)$ if $W \rightarrow \infty$; for $q \leq 1$, the row diverges.

максимуму при $p \rightarrow 0$, вогнута и не имеет предела. При $q > 0$ энтропия выпукла, но при $q \rightarrow 1$ приращение энтропии по мере приближения к максимуму тем меньше, чем больше q отлична от 1. Максимум энтропии Реньи совпадает с максимумом энтропии Больцмана–Гиббса, но при $q > 1$ приращение энтропии Реньи больше. Величина максимума энтропии Тсаллиса тем больше, чем меньше q .

Совместная энтропия объединённой неэкстенсивной системы будет $S_q(A, B) = S_q(B) - (1 - q)S_q(A)S_q(B)$. В отличие от энтропии Тсаллиса, энтропии Реньи двух независимых систем аддитивна.

Если $q = 1$, то система соответствует известному утверждению модели БГШ, что совместная энтропия двух независимых систем равна сумме их энтропий. В

модели Тсаллиса энтропии независимых систем неаддитивны. Если $q > 1$, систему называют субаддитивной, если $q < 1$ — супераддитивной. Соответственно, подразумевается, что между системами всегда есть взаимодействие (Beck, 2009).

Для неэкстенсивной энтропии информация Кульбака

$$I_q(A/B) = \sum_{i=1}^w p_i^r \frac{[p_i^r / p_i^{ecv}]^{q-1} - 1}{q-1}$$

при $q = 1$ тождественна информации в термостатике БГШ.

Информация и энтропия в системе Тсаллиса неаддитивны, но общая схема взаимодействия систем в принципе остаётся той же.

Наиболее полной формой рангового распределения Тсаллиса для наиболее

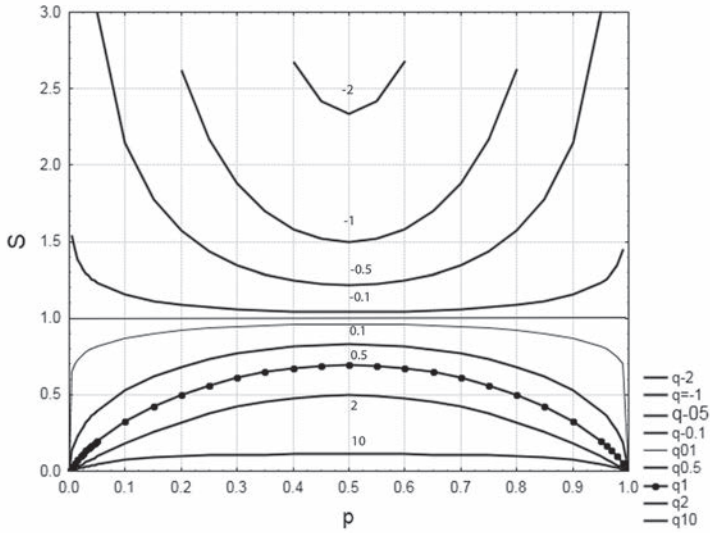


Рис. 2. Зависимость энтропии $S_q = [1 - pq - (1 - p)q] / (q - 1)$ от вероятности p при $W = 2$ для типичных значений q .
Fig. 2. Dependence of entropy $S_q = [1 - pq - (1 - p)q] / (q - 1)$ on probability p with $W = 2$ for typical q values.

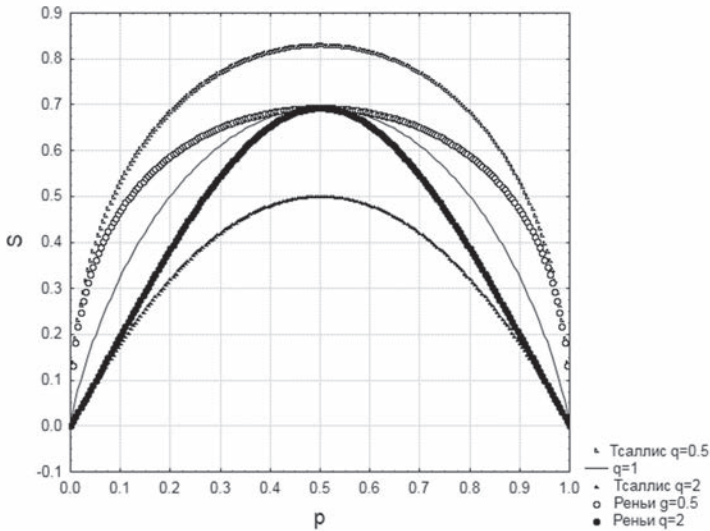


Рис. 3. Сравнение энтропий Тсаллиса и Реньи систем из двух классов. $q = 1$ — общая для энтропий Больцмана–Гиббса, Тсаллиса и Реньи.
Fig. 3. Comparison of Tsallis and Renyi entropies for systems of two classes. $q = 1$ is common for all Boltzman–Gibbs, Tsallis, and Renyi entropies.

общей формы действия на микроскопическом уровне будет

$$P_i^T = \frac{[1 - (1 - q)\beta_q(\varepsilon_i - E_q)]^{\frac{1}{1-q}}}{Z_q^*},$$

$$E_q = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i \frac{p_i^q}{\sum_{i=1}^n p_i^q}$$

есть средняя энергия системы на класс (в нашем случае вид),

$\beta = \beta_q$ — температура рангового распределения Гиббса, статистическая сумма

$$Z_q^* = \sum_i e_q^{-\beta_q(\varepsilon_i - E)} = \left(\sum_{i=1}^w p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}, \text{ где}$$

$$e_q^{-\beta_q(\varepsilon_i - E)} = [1 + (1 - q)(-\beta_q(\varepsilon_i - E))]^{\frac{1}{1-q}} \text{ и}$$

$\sum_{i=1}^w p_i^q = 1 + (1 - q)S_q^T / k$, где k — аналог постоянной Больцмана.

Ранговое распределение Реньи имеет очень близкую форму

$$P_i^R = \frac{1}{Z_q^R} \left(1 - \frac{q-1}{q} \beta \varepsilon_i \right)^{\frac{1}{q-1}}.$$

Статистическая сумма

$$Z_q^R = \sum_{i=1}^w \left(1 - \beta \frac{q-1}{q} \varepsilon_i \right)^{\frac{q}{q-1}} = \left(\sum_{i=1}^w \varepsilon_i p_i^q \right)^{\frac{q}{q-1}}.$$

Как и в случае модели Больцмана—Гиббса, имеем следующее соотношение основных термодинамических переменных

$$Z_q^R = \sum_{i=1}^w \left(1 - \beta \frac{q-1}{q} \varepsilon_i \right)^{\frac{q}{q-1}} = \left(\sum_{i=1}^w \varepsilon_i p_i^q \right)^{\frac{q}{q-1}},$$

где $\ln_q Z_q = \ln_q Z_q^* - \beta E_q$ и E_q — энергия термостата или поглощённая энергия из среды.

Для неэкстенсивной (неаддитивной) энтропии Тсаллиса сохраняется второе начало термодинамики, приращение эн-

тропии $q \frac{dS_q}{dt} \geq 0$, ноль достигается в ус-

ловиях равновесия при максимуме энтропии и минимуме информации Кульбака.

Таким образом, в рамках термостатики, имея эмпирические ранговые распределения, мы можем определить все фундаментальные переменные термодинамической системы, получить экстремальное равновесное или стационарное распределение и оценить через информацию Кульбака близость реального распределения к равновесному. Параметр q содержит важную информацию о системе. Если $q > 0$, то в системе существуют корреляции (ρ) и она является самоорганизующейся ($q = 1/(1 - \rho)$). При $q < 0$ в системе уменьшается информация и увеличивается энтропия, уменьшается статистическая упорядоченность и увеличивается разупорядоченность в микросостояниях системы. Такой процесс приводит к деградации системы до установления другого стационарного состояния (Зарипов, 2002). Если рассматривать динамику системы, то переход системы от $q = 1$ к $q > 1$ можно трактовать как изменение фазового состояния системы и переход её к самоорганизации (Башкиров, 2006).

Также содержательной является информация Кульбака, позволяющая оценить расстояние реальной системы от гипотетического равновесного или стационарного состояния. Можно ожидать, что чем дальше система от равновесия, тем больше скорость преобразования её структуры. Формально, системы далёкие от равновесия, должны производить больше полезной работы, например, биомассы, однако в общем случае это необязательно. Система может быть выведена из равновесного состояния в результате разрушения, а не организо-

ванного изменения структуры, и в этом случае её функционирование может быть существенно ухудшено. Полезным дополнением к рассмотренным выше термодинамическим переменным можно отнести меру организации $R = 1 - S_f/S_{\max}$, (где S_f — измеренная энтропия), предложенную в шестидесятых годах прошлого века (Фёрстер, 1964). Так, система является самоорганизующейся, если $dR/dt > 0$. Самоорганизация может идти как за счёт уменьшения энтропии ($S_f/dt < 0$), так и за счёт появления новых видов ($dS_{\max}/dt > 0$) при неизменной энтропии S_f , а также в результате совместного протекания этих процессов. Отсюда в частности следует, что система с более выраженным видом-доминантом более высоко организована, а эволюция с возникновением новых видов, скорее всего, идёт по пути увеличения организации. Аналогично процесс организации можно рассматривать и в связи с внедрением в сообщество новых видов. В рамках неравновесной термодинамики организация должна быть каким-то образом связана с функционированием системы. В экологии аналогичный индекс ($EVEN = 1 - R$) обычно называется выравниваемостью. Он появился в литературе существенно позже меры организации и в основном оценивает именно степень выравниваемости распределения вероятностей участия видов в сообществе (Lloyd, Ghelardi, 1964). Очевидно, что содержание меры организации существенно богаче и следовательно её использование в экологии предпочтительней.

В ходе реальных исследований мы можем искать биологическую интерпретацию термодинамических переменных, сравнивая их, например, с фитомассой, листовым индексом, биологической продуктивностью, приходом солнечной радиации и т. п. В целом же можно полагать,

что подход к экологической системе с позиции статистической механики вкладывает в ранговое распределение физический (биологический) смысл и позволяет сформулировать гипотезы, опирающиеся на фундаментальные законы физики, которые могут быть верифицированы в ходе конкретного экологического исследования.

Отметим, что индексы разнообразия на основе q -энтропии достаточно давно используются в экологии. М. Хилл (Hill, 1973) предложил индекс разнообразия

$$D_H = \left(\sum_{i=1}^w p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}},$$

являющийся фактически

редуцированной энтропией Тсаллиса. Он отметил теоретическую связь разнообразия в экологии с термодинамикой и энтропией Шеннона, обобщаемой на основе энтропии Реньи, но считал сравнимость разнообразий на основе предложенного им индекса для экологии более важной. В последующих исследованиях, направленных на повышение информативности и экологического содержания индексов, используется и энтропия Тсаллиса. Собственно, энтропия Тсаллиса и Реньи в экологии последнее время рассматриваются как более общие индексы разнообразия (Renio et al., 2008). В основном авторы отмечают информативность параметра q , однако отказываются интерпретировать полученные результаты измерений с термодинамических позиций.

В последнем обзоре этого направления Чао с соавт. (Chao et al., 2014) дают достаточно полный анализ развития мер разнообразия в значительной степени на основе q -алгебры. Анализ ранговых распределений они относят к параметрическим методам оценки разнообразия, а меры, подобные энтропии, — к непараметрическим, не устанавливая при этом

связи между ними. Они отмечают, что сравнение сообществ с разными ранговыми распределениями по их параметрам затруднительно, в то время как непараметрические меры свободны от этого ограничения. Они рассматривают энтропию Тсаллиса как обобщающую меру энтропии с параметром q , который управляет чувствительностью меры к относительным распространениям видов и отмечают большую эффективность метрик для выявления различий между сообществами, построенных на этой основе. В целом же можно констатировать, что в экологии при использовании термостатистических в своей основе мер разнообразия не обсуждаются их физические основания и не используются содержательные основания общей теории сложных систем.

Вместе с тем эта связь прямо продемонстрирована в теоретических основаниях А.П. Левича и интуитивно ясна из возможных отношений на микроуровне, положенных в основу неэкстенсивной (неаддитивной) термодинамики Тсаллиса. Она даёт основания для развития общего термодинамического подхода при исследовании экологических систем на различных уровнях их организации. Продемонстрируем эти возможности на основе конкретного примера.

4. Население птиц среднегорной тайги

В настоящем разделе рассмотрена термостатистическая характеристика населения птиц среднегорной тайги северо-восточного Алтая (по материалам Равкина, 1973).

Определять параметры рангового распределения будем методом нелинейной оценки в программе Statistics. Для этого перепишем основное ранговое распределение в удобную форму. Обозначим его

как $w = 1/(1 - q)$ и статистическую сумму Z_q запишем как $b_0 = 1/Z_q$. Тогда можно записать полную модель Тсаллиса T

$$p_i^T = \frac{[1 - (1 - q)\beta_q(\varepsilon_i - E)]^{\frac{1}{1-q}}}{Z_q^*} \quad \text{как}$$

$$\begin{aligned} p_i^T &= b_0(1 - w\beta_q(\varepsilon_i - E))^w = b_0(1 - w\beta_q\varepsilon_i + w\beta_qE)^w \\ &= b_0(-b_1\varepsilon_i + b_2)^w = b_0b_1^w(\varepsilon_i - D)^w = a(\varepsilon_i - D)^w \end{aligned}$$

где $b_1 = \beta_q w$, $b_2 = 1 + w\beta_q E$, $D = b_2/b_1$ и $a = b_0b_1^w$.

Очевидно, что приведенные преобразования привели к модели Ципфа–Мандельброта (ЦМ).

Качество оценок параметров рангового распределения при прочих равных условиях тем выше, чем меньше число оцениваемых параметров. Этим требованиям в полной мере отвечает запись рангового распределения в форме ЦМ. На основе этой модели можно надёжно определить параметр w и, соответственно, q . Статистическую сумму и среднюю энергию, зная q , можно непосредственно определить на основе модельного рангового распределения.

Подставив в полную модель оценённое значение w , $1/Z_q$ и Eq , используя метод нелинейного оценивания, получаем значение температуры β_q и, соответственно, температуры T . Формально все параметры модели имеют физическую трактовку.

Методы нелинейного оценивания осуществляют оценку параметров в первую очередь по наибольшим величинам вероятности. Редкие события вносят в оценку очень малый вклад. Для того, чтобы исключить эти искажения, оправдано строить модель по логарифмической форме: $\ln(p_i) = \ln(a) + w\ln(i - D)$ и $\ln(p_i) = \ln b_0 + w\ln(1 - (\beta_q/w)(i - Eq))$. После того как получены параметры w и q и, соответственно, модельное ранговое распределение, по

Табл. 2. Оценка параметров модели Ципфа–Мандельброта методом нелинейного оценивания. Коэффициент детерминации R^2 (%) = 97.181.

Table 2. Estimation of parameters of Zipf–Mandelbrot model by nonlinear estimating method. Determination coefficient R^2 (%) = 97.181.

Параметр	$\ln(b)$	w	D
Оценка	19.26188	-6.4727	-24.7860
Среднеквадратичное отклонение	0.60108	0.1591	1.4179
Критерий Стьюдента t	32.04551	-40.6825	-17.4802
Уровень значимости p	0.00000	0.0000	0.0000

последнему определяем статистическую сумму и среднюю энергию и при подстановке их значений в $\ln(p_i) = \ln b_0 + w \ln(1 - (\beta_q/w)(i - E_q))$ оцениваем важный термодинамический параметр β_q (темпера).

Продемонстрируем последовательность действий оценки параметров ранговых распределений и термостатистических параметров на примере рангового распределения населения птиц в осиново-березовом лесу во второй половине лета 1962 г. в таёжном поясе северо-восточного Алтая (Равкин, 1973, табл. 29).

Шаг 1. Оцениваем параметры рангового распределения ЦМ в логарифмической форме $\ln(p_i) = \ln a + w \ln(i - D)$ (табл. 2). Очевидно, что модель соответствует реальности, т. к. параметр w в модели ЦМ определён с очень небольшой ошибкой.

Шаг 2. Рассчитаем собственно модельное ранговое распределение и, используя информацию Кульбака, энтропию Гиббса–Шеннона для исходного и модельного распределений и критерий χ^2 , оценим его соответствие реальности. Получаем

$$I = \sum_{i=1}^{55} p_i^r \ln(p_i^r / p_i^{cv}) = 0.0463nit,$$

$$S_{mod} = 2.701nit \text{ и } S_r = 2.496nit.$$

Можем констатировать, что информация Кульбака положительна, а энтропия

равновесной модели больше энтропии реального распределения. Возможность признания реального распределения равновесным определяем по критерию χ^2 , сравнивая численности в реальном и ранговом распределениях. В результате получаем $\chi^2 = 108.2578$, число степеней свободы $df = 54$ и $p = 0.000017$, так что реальное распределение должно быть признано с высокой вероятностью неравновесным.

Шаг 3. Оценка термодинамических параметров. По распределению ЦМ надёжно оценивается параметр $w = 1/(1 - q) = -6.4727$. Соответственно, $q = 1.154$ и в системе существенен вклад положительных корреляций.

Определим статистическую сумму Z_q из модельного распределения при определён-

$$\text{ном выше } q = 1.154 \text{ как } Z_q = \left(\sum_{i=1}^w p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}} = 0.669 - 6.4727 = 13.488 \text{ и } \ln q Z_q = (13.488 - 0.154 - 1) / -0.154 = 2.1437.$$

Среднюю энергию в системе оценим также на основе модельного рангового распределения

$$E_q = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i (p_i^q / \sum_{i=1}^n p_i^q) = 5.111.$$

Подставим вычисленные параметры во вторую логарифмическую форму $\ln(p_i)$

$= b + w \ln(1 - (\beta q/w)(i - Eq))$. Получаем $\ln(-p_i) = -2.602 - 6.47271 \ln(1 - (\beta q/w)(i - Eq))$ ($i = 1, \dots, n$), $b = \ln(1/Z_q) = -2.602$. Методом нелинейного оценивания по этому уравнению рассчитываем температуру βq . Получаем оценку 0.22532 со среднеквадратической ошибкой 0.00393. Соответственно, температура в термодинамической модели

$$\beta = \beta_q \sum_{i=1}^n p_i^q = 0.225 * 0.669 = 0.1563$$

и температура $T = 6.410$.

Этропия Тсаллиса для модельного распределения $S_q^{ecv} = \frac{1 - 0,669}{1,154 - 1} = 2.149$, энтропия реального распределения

$$S_q^r = \frac{1 - 0.694}{1.154 - 1} = 1.987,$$

максимальная энтропия

$$S_T^{\max} = \frac{55^{-0.154} - 1}{-0.154} = 2.99$$

и информация Кульбака $I_q = 0.0542$. Таким образом, связанная энергия в системе $T_q(S_q^{ecv} - I_q) = 6.41(2.149 - 0.0542) = 13.42$ и свободная энергия

$$F_q = U_q - TS_q = -T \frac{\sum_{i=1}^m \mathcal{E}_i p_i^q}{1 - q} = -6.41 \frac{3.419}{-0,154} = 100.7.$$

Сумма свободной и связанной энергий даёт полную энергию на входе в систему и $U_q = 114.12$.

Таким образом, можем констатировать, что в системе 88% приходится на свободную энергию. Система формально неравновесна и не существует нелинейной модели, описывающей её стационарное состояние. Однако небольшое количество информации показывает, что она относительно близка к области равновесия, а относительно высокая температура определяет большую долю участия обычных видов и невысокое доминирование. Организация сообщества невысокая

$$R_q = 1 - \frac{S_q^r}{S_q^{\max}} = 1 - \frac{1.987}{2.990} = 0.335.$$

Эта величина организации теоретически оптимальна для сложных систем (статья А. Пузаченко в настоящем сборнике).

Конечно, оценки термодинамических переменных относительно и их физический смысл в рамках экологии может быть определён только при анализе большого объёма сопоставимых данных. Ниже в качестве примера приведены оценки параметров ранговых распределений и термодинамических переменных для населения птиц шести местообитаний.

В табл. 3 приведены значения параметров для распределения ЦМ. Как видно, все распределения удовлетворяют критериям качества. Ранговые распределения населения птиц лиственных и тёмнохвойных лесов существенно неравновесны и для них не удастся построить нелинейные ранговые распределения, отражающие стационарное состояние системы. Остальные распределения по информационному критерию близки к равновесию, но по критерию χ^2 строго равновесное распределение отмечено только в кедровой тайге. По параметру q распределение населения птиц тёмнохвойной тайги очень близко к распределению Гиббса, что указывает на низкие положительные корреляции в системе. В целом же в лиственных лесах положительные корреляции меньше, чем в лесах с господством кедра. Положительные корреляции, по-видимому, определяются стайным поведением гаички, пухляка, поползня и москочки.

В табл. 4 приведены термодинамические переменные сообществ птиц; рассмотрим через них отображение структуры сообществ птиц. На рис. 4–6 приведены распределения для каждого сообщества. В первую очередь обратим внимание на

Табл. 3. Параметры ранговых распределений логарифмической формы модели Ципфа–Мандельброта и оценки качества моделей.

Table 3. Parameters of rank distributions of logarithmic form of Zipf–Mandelbrot model and estimations of model quality.

Местообитания	R^2 (%)	$\ln(1/Z)$	$(\bar{b}-1)/1 = M$	b	D	$m/(-1) = \bar{b}$	$Sm(nit)$	$Srel(nit)$	$K(nit)$	df	χ^2
Лиственные леса	97.181	-2.721	-6.470	0.217	5.068	1.154	2.701	2.496	0.0463	54	108.2
Лиственно-слоновые леса	98.415	13.61	-6.546	2.170	-28.92	1.152	2.929	2.597	0.1169	63	245.5
Тёмнохвойная тайга	86.158	11.059	-10.17	1.111	-22.24	1.098	2.194	1.759	0.1339	29	91.23
Пихтово-кедровые леса	95.642	0.8994	-2.857	1.282	-1.564	1.349	2.291	2.019	0.0566	39	45.77
Елово-кедровые леса	94.834	2.4625	-3.855	1.374	-3.765	1.259	2.220	1.908	0.0654	34	54.47
Кедровые леса	98.286	2.6797	-4.457	1.328	-3.449	1.224	2.013	1.929	0.0115	26	6.206

то, что термостатистические параметры надёжно описывают весьма тонкие различия в структуре ранговых распределений. Так, информация Кульбака хорошо отражает масштаб отклонения реального распределения от модельного и является хорошей мерой неравновесности. Температура системы хорошо отражает общий наклон рангового распределения: чем выше температура, тем больше участие в сообществе обычных и редких видов. В рассматриваемом примере температура в сообществах лиственных лесов примерно в два раза выше, чем в хвойных, что при внимательном рассмотрении видно и на соответствующих графиках. Точно так же в лиственных лесах выше энтропия модельного рангового распределения и реального распределения. Свободная и полная энергии максимальны у населения птиц елово-мелколиственных лесов. Эти же переменные практически одинаковы в сообществах лиственных и тёмнохвойных лесов, но существенно меньше в кедровых. По температуре тёмнохвойные леса, в которых значительно участие осины, ближе к хвойным и относительно высокое значение свободной и полной энергии и энтропии определяется близостью их к распределению Гиббса с $q \approx 1$ и высокой неравновесностью (напомним, что при прочих равных условиях энтропия тем ниже, чем больше q). Доля свободной энергии максимальна в наиболее неравновесных системах, однако она практически линейно связана с параметром экспоненты q : чем больше q , тем меньше доля свободной энергии. В пихтово-кедровых лесах с максимальным q и, соответственно, с максимальными внутренними корреляциями полная энергия и доля свободной энергии минимальны. Формально это означает, что значительные затраты энергии расходуется на поддержание структуры.

Организация в рассматриваемых примерах варьирует в ограниченных пределах с максимумом в тёмнохвойных лесах и минимумом в мелколиственных. Отметим, что число видов и плотность населения практически линейно положительно связаны с температурой и полной энергией системы, однако утверждать общность такого соотношения на основе столь ограниченных данных нет оснований.

Рассматриваемые леса расположены в одном высотном поясе и можно полагать, что их биологическая продукция отличается не столь значительно, как полная энергия населения птиц. В лиственных лесах полная энергия более чем в два раза выше в сравнении с хвойными. Соответственно, рассчитанная по ранговым распределениям полная энергия населения птиц не пропорциональна энергии, аккумулируемой в фитомассе, доступность последней для птиц определяется структурой экосистем и особенностями организации самого сообщества птиц, отражаемых термодинамическими параметрами. Демонстрационные возможности этого небольшого примера, конечно, ограничены, но вместе с тем представляется очевидным, что анализ экологических систем на основе неэкстенсивной статистической механики даёт тонкие количественные оценки структуры сообществ и создаёт основу для более глубокого понимания механизмов формирования их структуры.

5. Обсуждение

Рассмотренные три подхода к анализу ранговых распределений безусловно взаимодополняющие. Моделирование ранговых распределений на основе концепции экологических ниш можно отнести к мезоскопическому подходу, а подходы на основе теории категорий и термостатики — как макроскопические с формулиров-

Табл. 4. Термодинамические параметры сообществ птиц среднегорья северо-восточного Алтая во второй половине лета.
Table 4. Thermodynamic parameters of bird communities in the middle elevation NE Altai Mts in the second half of summer.

Наименование переменной	Индекс	Формула	БО	БЕ	Т	ПК	ЕК	К
Плотность населения на кв км	N		1041	899	356	434	450	286
Число видов	n		55	64	30	40	35	27
Коэффициент детерминации	$R^2(\%)$	модель	97.18	98.415	86.292	95.642	94.834	98.286
w			-6.473	-6.546	-10.179	-2.857	-3.855	-4.457
Параметр экспоненты	q	модель	1.154	1.152	1.098	1.349	1.259	1.224
Темпера	β_q		0.225	0.181	0.329	0.466	0.438	0.482
	β	$\beta_q \sum_{i=1}^n p_i^q$	0.156	0.125	0.279	0.255	0.282	0.323
Температура	T	$1/\beta$	6.397	7.993	3.572	3.912	3.538	3.091
q – средняя энергия	E_q	$\sum_{i=1}^n \epsilon_i \frac{p_i^q}{\sum_{i=1}^n p_i^q}$	5.111	6.316	3.480	2.814	2.987	2.641
q – энтропия модели	S_q	$1 - \frac{\sum_{i=1}^n p_i^q}{q-1}$	2.149	2.298	1.926	1.461	1.592	1.532
q – энтропия по данным	S_q^r	$\frac{n^{1-q} - 1}{1 - q}$	1.981	2.037	1.535	1.291	1.370	1.467
q – максимальная энтропия	$S_{\max} = \ln n_q$	$\sum_{i=1}^n p_i \frac{(p_i / p_{\max})^{q-1} - 1}{q-1}$	2.987	3.079	2.891	2.072	2.322	2.329

Табл. 4. Окончание.
Table 4. Ending.

Наименование переменной	Индекс	Формула	БО	БЕ	Т	ПК	ЕК	К
q – информация Кульбака	I_q	$\sum_{i=1}^n p_i \frac{(p_i / p_{\max})^{q-1} - 1}{q-1}$	0.524	0.136	0.1452	0.0744	0.080	0.014
Статистическая сумма	Z_q^*	$\frac{1}{(\sum_{i=1}^n p_i^q)^{1/q}}$	13.637	16.901	8.4624	7.7189	7.790	6.531
Связанная энергия	B_q	$T(S_q - I_q)$	13.358	17.272	6.363	5.422	5.349	4.692
Свободная энергия	F_q	$\sum_{i=1}^n \frac{1}{p_i}$	100.7	214.6	102.6	15.390	23.930	23.907
Полная энергия	U_q	$F_q + B_q$	114.058	231.872	108.963	20.812	29.279	28.599
Доля свободной энергии	$F_q \%$	F_q / U_q	88	92	94	74	82	83
Организация	R_q	$I - S_q / S_{\max}$	0.336	0.338	0.468	0.376	0.409	0.370

Обозначения. БО – берёзово-осиновый лес, БЕ – берёзово-еловый, Т – тёмнохвойный, ПК – пихтово-кедровый, ЕК – елово-кедровый, К – кедровый.

Abbreviations. БО – birch and spruce forest, БЕ – birch and spruce forest, Т – dark coniferous taiga, ПК – fir and Siberian pine forest, ЕК – spruce and Siberian pine forest, К – Siberian pine forest.

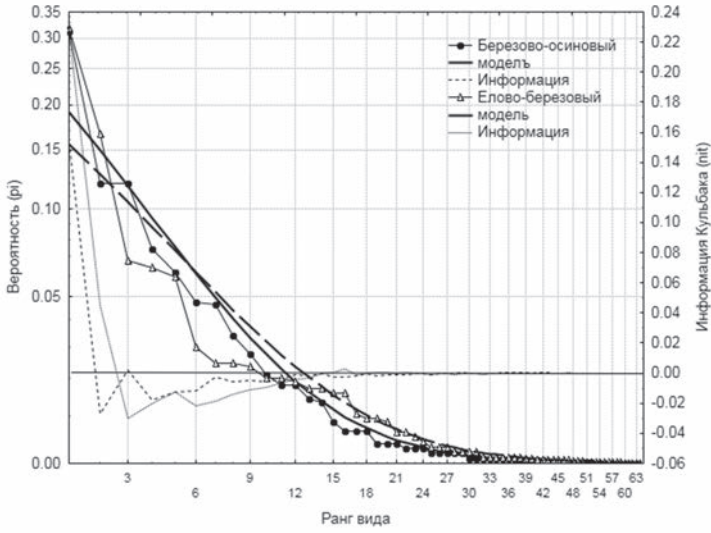


Рис. 4. Ранговые распределения населения птиц берёзово-осиновых и елово-берёзовых лесов.

Fig. 4. Rank distributions for bird population in birch and aspen and in birch and spruce forest.

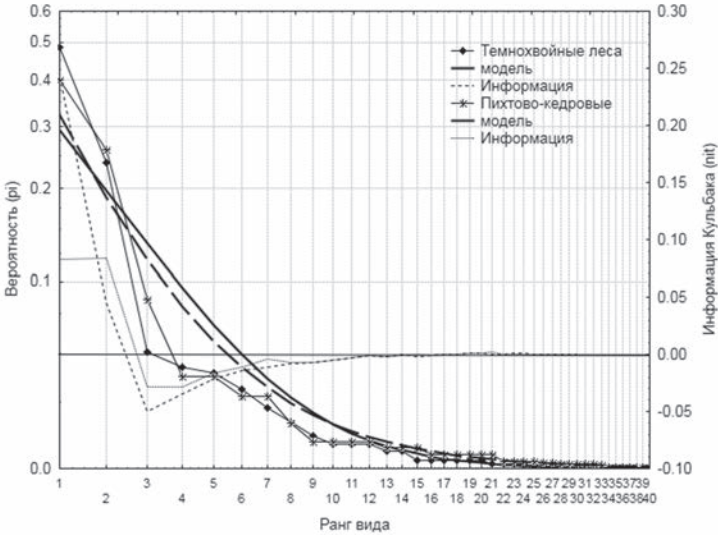


Рис. 5. Ранговые распределения населения птиц тёмнохвойных и пихтово-кедровых лесов.

Fig. 5. Rank distributions for bird population in dark coniferous taiga and in fir and Siberian pine forest.

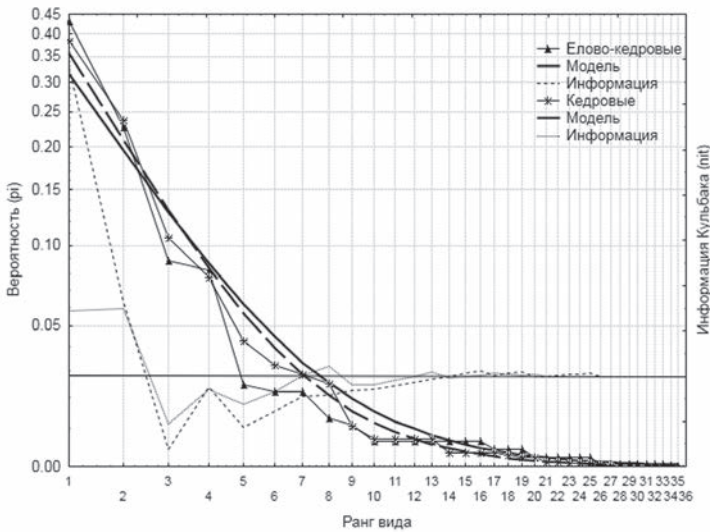


Рис. 6. Ранговые распределения населения птиц елово-кедровых и кедровых лесов.

Fig. 6. Rank distributions for bird population in spruce and Siberian pine forest and in Siberian pine forest.

кой гипотезы системных отношений на микроскопическом уровне. Модель на основе теории категорий постулирует отношения с ресурсами, а на основе статистической механики — формы отношений между элементами. Хотя предложенная Тсаллисом модель обладает высокой универсальностью, она всё-таки не охватывает всех возможных форм отношений, при иных вариантах взаимодействия элементов существуют и другие модели энтропии (Тсаллис, 2009). Термостатистический подход даёт описание системы как целого. Однако от него естественен переход к мезо- и микроскопическому уровням исследования системы.

В принципе может быть определена программа исследований, использующая все три отображения следующим образом.

Для каждого сообщества из множества наблюдений, рассматриваемых как состояния большой системы, определяем термодинамические параметры и исследуем

их соотношения и связи со средой, формулируя гипотезы о возможной природе получаемых отношений (макроскопический подход).

Используя методы многомерного анализа, исследуем взаимное размещение видов в многомерном экологическом пространстве с вычислением виртуальных внешних факторов, выделяем группы положительно коррелирующих и независимых видов, выделяем наиболее далёкие от равновесия состояния и классы состояний сообществ. Ищем связи виртуальных факторов с независимо измеренными свойствами среды и на этой основе интерпретируем их содержание. Описываем экологические ниши видов от виртуальных факторов в непрерывной и дискретной форме.

Решаем обратную задачу построения ранговых распределений в ресурсной модели Левича, строя ранговые распределения как функции численности видов

от состояний факторов с допущением положительных и отрицательных связей между ними. При этом имеем ввиду, что термостатика отражает систему как целое, которое не обязано точно соответствовать его воспроизведению через модель, опирающуюся на логику редукционизма (мезоскопический подход).

Для исследования механизмов, порождающих мезо- и макроскопические отношения, проводим исследования взаимодействий на уровне отношений особой разных видов, т. е. на микроуровне.

Сложным местом остаётся выбор размера пробной площади, которая рассматривается как состояние метасообщества. Здесь можно наметить лишь некоторые общие принципы. Так как подразумевается, что элементы системы взаимодействуют друг с другом, то пробная площадь должна быть соизмерима с потенциальным расстоянием этих взаимодействий, превышая их не более чем в два–три раза. При этом, очевидно, расстояние взаимодействия связано с рассматриваемым масштабом времени. Так, если для растительных сообществ рассматриваются суточные взаимодействия, то размер пробной площади может быть принят удвоенной высоте растений видов-доминантов. Для масштаба времени сукцессионных смен эти площади должны быть соизмеримы с расстояниями возможного переноса семян и косвенных взаимодействий, например, через влияние на микро- и мезоклимат. Такой подход требует выделения в экосистеме множества подсистем с собственными пространственно-временными масштабами.

В рассмотренном примере все термодинамические переменные оценены в безразмерных единицах. Формально единицу измерения энергии здесь можно определить как среднее число видов на единицу

площади, что может быть ассоциировано с массой. В отличие от классической термодинамики, в нашей системе не определена скорость взаимодействия, хотя она, конечно, существует. Аналог постоянной Больцмана, определяющей связь между температурой и энергией, в рассматриваемой системе равен единице. Соотношение между условной энергией, рассчитанной на основе рангового распределения и классической энергией, возможно можно получить на основе сравнения условной энергии с метаболизмом. Однако доказательство такой возможности требует обширных исследований для всех функционально-трофических и размерных групп всех организмов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского Научного Фонда, грант 14-27-00065.

Литература

- Бауэр Э.С. 1935. Теоретическая биология. Москва–Ленинград: Изд-во ВИЭМ. 206 с.
- Башкиров А.Г. 2006. Энтропия Реньи как статистическая энтропия для сложных систем. — Теоретическая и математическая физика, 149 (2): 299–317.
- Вернадский. В.И. 1989. Биосфера и ноосфера. Москва: Наука. 265 с.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. 2013. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородск. госуд. универ. 370 с
- Голицын Г.А., А.П. Левич. 2004. Вариационные принципы в научном знании. — Философские науки, 1: 105–136.
- Голицын Г.А., Левич А.П. 2006. Принцип максимума информации и вариационные принципы в научном знании. http://www.chronos.msu.ru/old/RREPORTS/golitsyn_princip.htm
- Зарипов Р.Г. 2002. Самоорганизация и необратимость в неэкстенсивных системах. Казань: Изд-во «Фэн». 251 с.

- Левич А.П. 1978. Информация как структура систем. — Семиотика и информатика, 10: 116–132.
- Левич А.П. 1980. Структура экологических сообществ. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 181 с.
- Левич А.П. 2012. Искусство и методы моделирования систем: вариационные методы в экологии сообществ, структурные и экстремальные принципы, категории и функторы. Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований. 728 с.
- Пузаченко Ю.Г. 2013. Термодинамическая основа учения о биосфере и ноосфере В.И. Вернадского (к 150-летию академика В.И. Вернадского). — Известия РАН, Сер. Географич., 4: 5–20.
- Пузаченко Ю. Г., Дроздов Н.Н. 1986. Площадь охраняемых территорий. — Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. Москва: Наука. С. 72–109.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. 1996. Семантические аспекты биоразнообразия. — Журнал общей биологии, 57 (1): 5–43.
- Пузаченко Ю.Г., Тихонова Е.В., Солнцева О.Н., Носова Л.М. 2010. Мониторинг видового разнообразия травяного яруса смешанных лесов центра Русской равнины. — Экология, 2: 83–91.
- Равкин Ю.С. 1973. Птицы северо-восточного Алтая. Новосибирск: Наука (Сибирское отд.). 375 с.
- Стратонович Р.Л. 1985. Нелинейная неравновесная термодинамика. Москва: Наука. 478 с.
- Трайбус М. 1970. Термостатика и термодинамика. Москва: Энергия. 504 с.
- Фёрстер Г. 1964. О самоорганизующихся системах и их окружении. — Самоорганизующиеся системы. Москва: Мир. С. 113–139.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Инст. экологии Волжского бассейна РАН. 463 с.
- Шредингер Е. 1999. Статистическая термодинамика. Ижевск: Изд. дом «Удмурдский университет». 96 с.
- Beck C. 2009. Recent developments in superstatistics. — Brazilian Journal of Physics, 39 (2A): 357–363.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S. et al. 2007. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. — Ecology Letters, 10: 995–1015.
- Gleason H.A. 1925. Species and area. — Ecology, 6 (3): 66–74.
- Gleason H.A. 1929. The significance of Raunkiaer's Law of frequency. — Ecology, 10 (4): 406–408.
- Chao A., Chiu Ch.-H., Jost L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity differentiation measures through Hill numbers. — Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 45: 297–324.
- Harte J. 2011. Maximum entropy and ecology. A theory of abundance, distribution, and energetics. Oxford: Oxford Univ. Press. 257 p.
- Hill M.O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. — Ecology, 54 (2): 427–432.
- Hubbell S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 375p.
- Jaynes E.T. 1957. Information theory and statistical mechanics. — Physical Review, 106 (4): 620–630.
- Jaynes E.T., Bretthorst G.L. 2003. Probability theory: The logic of science. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 727 p.
- Jorgensen S.E, Svirezhev Y.M. 2004. Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Elsevier: Sinauer Assoc. 380 p.
- Magurran A. E. 2004. Measuring biological diversity. 215 p.
- MacArthur R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. — Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 43 (3): 293–295.
- Mandelbrot B. 1966. Information theory and psycholinguistics: A theory of word frequencies. — Lazarsfeld P.F., Henry N.W. (eds). Readings in mathematical social sciences. Cambridge: MIT Press. P. 350–368.
- Marquet P.A., Quiñones R.A., Abades S. et al. 2005. Scaling and power-laws in ecological systems. — The Journal of Experimental Biology, 208: 1749–1769.

- Monte L., Ghelardi R.J. 1964. A table for calculating the "equitability" component of species diversity. — *Journal of Animal Ecology*, 33 (2): 217–225.
- Renio S.M., Evangelista L.R., Thomas S.M. et al. 2008. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. — *Ecography*, 31 (4): 450–456.
- Shannon C. 1949. Communication in the presence of noise. — *Proceedings of the Electrical and Electronics Engineers*, 37 (1): 10–21.
- Thomas J.M., Whittaker R.J. 2014. Fitting and comparing competing models of the species abundance distribution: assessment and prospect. — *Frontiers of Biogeography*, 6 (2): 67–82.
- Tokeshi M. 1993. Species abundance patterns and community structure. — *Advances in Ecological Research*, 24. P 111–187.
- Tsallis C. 2009. Introduction to nonextensive statistical mechanics. Rio de Janeiro: Springer Science. 382 p.
- Watterson G.A. 1974. Models for the logarithmic species abundance distributions. — *Theoretical population biology*, 6 (2): 217–250.

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

В.Н. Якимов^{1,3}, Д.Б. Гелашвили¹, Г.С. Розенберг¹, Д.М. Кривоногов²

¹*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,*

²*Институт экологии Волжского бассейна РАН;*

³контактная персона: *damsel^{fly}@yandex.ru*

В статье рассмотрены количественные подходы к анализу филогенетического разнообразия экологических сообществ, которое рассматривается как один из аспектов общего биоразнообразия (наряду с таксономическим и функциональным). В основе оценки филогенетического разнообразия лежат традиционные данные об относительных представленностях видов в пробе, а также информация, содержащаяся в филогенетическом древе, описывающем генеалогические отношения между видами. Помимо обобщённого семейства индексов филогенетического разнообразия, рассмотрены различные аспекты их применения, в частности иерархическая декомпозиция, измерение сходства и мультифрактальный анализ скейлинга. Рассмотрены также вопросы анализа филогенетической структуры сообществ с использованием метрик, основанных на филогенетических расстояниях между видами.

MODERN METHODS OF THE NUMERICAL ANALYSIS OF PHYLOGENETIC DIVERSITY OF ECOLOGICAL COMMUNITIES

V.N. Yakimov^{1,3}, D.B. Gelashvili¹, G.S. Rozenberg¹, D.M. Krivonogov²

¹*Lobachevsky Nizhny Novgorod State University;*

²*Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences;*

³contact person: *damsel^{fly}@yandex.ru*

Phylogenetic diversity is one of the biodiversity aspects that takes into account system of kinship relationships between species. Exploring this aspect of diversity in ecological communities implies presence of two

blocks of data. One of them is the traditional matrix of species abundances \times samples (the data may be qualitative containing information only about the presence / absence of species) and the other block is a phylogenetic tree which includes all species in the analysis.

Phylogenetic data are applied in the community ecology for the two purposes.

Firstly, they allow to analyze the so-called phylogenetic structure of communities, which is understood as the existence of non-random kinship relationships between species in a community. Revealing of either phylogenetic clustering or phylogenetic overdispersion is considered as evidence for either environmental filtering or competitive exclusion, respectively, acting as main mechanisms of community assembly. To recognize phylogenetic structure, metrics based on cophenetic distances between species are employed, namely the mean phylogenetic distance between all species and the mean distance to the nearest taxon. Statistical analysis of phylogenetic structure is based on the null models generating null distribution of metrics for randomly assembled communities.

Secondly, they allow to analyze phylogenetic aspect of diversity. The simplest measure of this aspect is the length of the evolutionary history (the sum of all branch lengths in a tree) called the Faith's index. Quantitative indices of phylogenetic diversity form a parametric family similar to a family of Hill numbers applied in the analysis of taxonomic diversity. They represent the normalized sums of phylogenetic tree branch lengths weighted according to their abundance. Indices of the phylogenetic diversity can be used in the schemes of decomposition into α -, β -, and γ -diversity. Besides multiscale diversity analysis, such a decomposition provides a family of similarity indices, which can be used in various types of community structure analysis.

Data on the kinship relationships between species can be integrated into more complex methods of community structure analysis. In particular, we applied the moments of phylogenetic diversity in the multifractal analysis of scale-dependence of biodiversity.

We applied all the above methods to analyze the structure of several communities of small mammals in Nizhny Novgorod Region. The results showed that these communities are characterized by phylogenetic clustering indicating predominance of abiotic factors in the formation of their structure. When comparing two groups of communities, incorporation of phylogenetic data altered drastically the diversity ratio at all levels, and also made certain adjustments to the results of cluster analysis. Multifractal analysis of phylogenetic diversity scaling showed high consistency with the results of analysis of taxonomic diversity scaling, but revealed also a number of new phenomena (reduction of diversity in the group of rare species).

Thus, the use of phylogenetic data is one of the most promising directions in the development of community ecology. The data on kinship relationships improves significantly the estimates of biodiversity, and also allows to obtain a new information about the community structure.

1. Разнообразие и его аспекты

Концепция биологического разнообразия является одной из ключевых в современной биологии. Оно изучается на разных уровнях организации от молекулярного до биосферного, является объектом международного права, к нему приковано внимание широкой общественности ввиду текущего кризиса вымирания видов (Barnosky et al., 2011; Dirzo et al., 2014; Pimm et al., 2014). В биоценологии разнообразие является одной из важнейших характеристик экологического сообщества, определяющей его функциональные свойства, в том числе продуктивность (Гиляров, 2001; Cardinale et al., 2006; Duffy et al., 2007; Naeem et al., 2009).

Традиционный подход к изучению структуры сообществ и их разнообразия заключается в анализе видового состава и представленностей видов в пробах, на основе которых рассчитываются различные индексы разнообразия, среди которых наибольшее распространение получили индексы Шеннона, Симпсона, Животовского, Бергера–Паркера (Песенко, 1982; Magurran, McGill, 2011). Все перечисленные индексы являются частными случаями обобщенной формулировки разнообразия — семейства индексов разнообразия, которые называются числами Хилла, числовыми эквивалентами энтропий Реньи или эффективным числом видов (Hill, 1973; Песенко, 1982; Jost, 2006). Пусть мы имеем дело с пробой, в которой присутствует S видов, которые характеризуются набором относительных представленностей $p_i = n_i/N$, где n_i — число особей i -го вида, N — общее число особей в пробе. Тогда число Хилла порядка q определяется следующим образом:

$${}^qD = \left[\sum_{i=1}^S p_i^q \right]^{1/(1-q)}.$$

Порядок q является параметром, определяющим чувствительность индекса к видам с высокой либо низкой представленностью: при $q = 1$ вклад видов пропорционален их представленностям, при $q < 1$ возрастает вклад редких видов, а при $q > 1$ возрастает вклад доминирующих видов.

Числа Хилла связаны с обобщенным семейством энтропий Реньи H_q потенцированием: ${}^qD = \exp(H_q)$. Числа Хилла имеют очень удобную экологическую интерпретацию: qD представляет собой «эффективное число видов» для соответствующей энтропии H_q , т. е. такое число видов, которое давало бы то же значение обобщенной энтропии Реньи, как в случае равнопредставленности. Известно, что разнообразие максимизируется, когда все виды имеют одинаковую представленность $1/S$, именно поэтому числа Хилла называют эффективным числом видов: это такое число видов, которое при наиболее эффективном распределении представленностей даёт значение разнообразия анализируемой пробы.

Числа Хилла разных порядков связаны с видовым богатством и традиционными индексами разнообразия. Действительно, ${}^0D = S$; ${}^1D = e^H$, где $H = -\sum p_i \log p_i$ — индекс Шеннона; ${}^2D = 1 / \sum p_i^2$ — индекс разнообразия Симпсона, ${}^\infty D = 1 / p_{\max}$ — индекс Бергера–Паркера, где p_{\max} — относительная представленность доминирующего вида. В то время как традиционные индексы разнообразия предоставляют точечные описания структуры сообщества, семейство чисел Хилла даёт целый континуум индексов разнообразия, различающихся своей чувствительностью к обильным и редким видам, что позволяет

получить наиболее полное представление о структуре сообщества.

Описанный традиционный подход к изучению разнообразия полагает виды, составляющие сообщество, независимыми и равноудалёнными структурными единицами. С биологической точки зрения такой подход представляет собой существенное упрощение реальности. Виды обладают эволюционной историей и системой родственных отношений, а также определёнными характеристиками, в той или иной мере выраженными в их признаках.

В последние годы в экологической литературе начал развиваться новый обобщающий подход, который рассматривает три аспекта биоразнообразия и структуры сообществ: таксономический, филогенетический и функциональный (Cadotte et al., 2009; Devictor et al., 2010; Микрюков и др., 2014; Swenson, 2014). Таксономический аспект является базовым, он соответствует исторически сложившемуся традиционному подходу. Два других аспекта учитывают взаимосвязи между видами. Филогенетический аспект использует данные о структуре родственных отношений между видами, представленные в виде филогенетического древа (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009). Благодаря развитию молекулярных методов филогенетики такие данные становятся всё более доступными для самых разных систематических групп (Bininda-Emonds et al., 2007; Durka, Michalski, 2012; Jetz et al., 2012). Функциональный аспект использует данные о так называемых функциональных признаках, под которыми обычно понимаются видовые признаки, прямо или опосредованно определяющие приспособленность особей (Petchey, Gaston, 2002; McGill et al., 2006). Такого рода данные также активно собираются

исследователями по всему миру и концентрируются в специализированных «признаковых» базах данных (Jones et al., 2009; Kattge et al., 2011; Kissling et al., 2014; Wilman et al., 2014).

В современной англоязычной литературе экологического профиля таксономическим аспектом разнообразия чаще всего называют традиционное видовое разнообразие, не учитывающее взаимоотношения между видами (напр., Devictor et al., 2010; Monnet et al., 2014; Dainese et al., 2015). Однако термин «таксономическое разнообразие» впервые был применен в середине 1990-х гг. Кларком и Уорвиком (Warwick, Clarke, 1995, 1998; Clarke, Warwick, 1998), которые предложили несколько индексов, учитывающих родственные отношения между видами в форме дерева иерархической таксономической классификации. В современной форме для учёта родственных отношений между видами вместо таксономической классификации используются датированные филогенетические деревья, получаемые методами молекулярной филогенетики, а соответствующий аспект разнообразия называется филогенетическим.

В русскоязычной литературе экологического профиля таксономическое разнообразие обычно противопоставляется видовому, когда анализируются надвидовые таксономические категории (Гелашвили и др., 2010; Жуйкова и др., 2015), либо когда иерархическая классификация используется для расчёта расстояний между видами (Шитиков, Зинченко, 2013а–с; Микрюков и др., 2014). Последний подход к анализу таксономического разнообразия берёт начало от работ Уорвика и Кларка и концептуально соответствует современному обобщающему подходу, но противоречит ему терминологически. Такая же

терминология встречается и в некоторых англоязычных работах (например, Chao et al., 2010).

Чтобы избежать терминологических неточностей, в настоящей работе мы будем придерживаться современной англоязычной традиции. Базовый аспект разнообразия, не учитывающий взаимоотношения между видами, мы будем называть таксономическим разнообразием. Аспект разнообразия, использующий данные о родственных отношениях между видами в любой форме, мы будем называть филогенетическим.

В настоящей работе рассмотрены современные подходы к количественному анализу филогенетического разнообразия в экологических исследованиях структуры сообществ, основанные на использовании относительных представленностей видов и датированного филогенетического древа, отражающего систему родственных отношений между видами. Работа состоит из трёх основных блоков. Будут рассмотрены методические аспекты анализа филогенетической структуры сообществ, обобщённое семейство индексов филогенетического разнообразия, схема иерархической декомпозиции разнообразия, основанные на ней индексы для измерения сходства, а также мультифрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия. Во всех случаях описанные методы будут проиллюстрированы на примере анализа структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

2. Материалы: сообщества мелких млекопитающих Нижегородской области

При изучении населения наземных позвоночных мелкие млекопитающие являются одним из наиболее часто исполь-

зуемых объектов (Конева, 1983; Ивантер и др., 1985). Мелкие млекопитающие, благодаря высокой численности, видовому разнообразию и экологической лабильности, проявляют чёткие реакции на естественные и антропогенные изменения (Ивантер, 1975), поэтому вполне резонно использовать их при определении и оценке изменений, протекающих в природных сообществах естественным путём.

Специфика природных условий Нижегородской области заключается в своеобразии её ландшафтного облика. Здесь есть типично таёжные массивы в северо-восточной части с преобладанием елово-пихтовых формаций, смешанные и мелколиственные леса, ещё сохранившиеся дубравы, лесостепь и даже степные участки на юге области. В пределах области выделяют лесное Заволжье и лесостепное Предволжье (Природа..., 1978).

Исследования проводили в разных биотопах Заволжья и Предволжья для составления кадастра мелких млекопитающих на протяжении 1995–2005 гг. Систематические исследования проводили в восьми выделенных пространственно разобщённых сообществах, принадлежащих к различным природным зонам: в Заволжье — Пижемское (елово-пихтовые леса), Керженское (сосновые леса) и Узольское (смешанные леса), в Предволжье — лесные Пошатовское и Бочишское, лесостепные Михайловское, Александровское и Кутузовское. Кроме того, на остальной части территории области осуществлялись разовые рекогносцировочные обследования как в Заволжье, так и в Предволжье. Относительный учёт грызунов и насекомоядных проводился с использованием общепринятых методов (Карасёва, Телицына, 1998). Суммарные данные по 8 сообществам представлены в табл. 1. Помимо относительных пред-

Табл. 1. Относительные представленности (%) мелких млекопитающих в суммарных пробах из 8 сообществ Нижегородской области и соответствующие показатели разнообразия.

Table 1. Relative abundances (%) of small mammals in the lumped samples from 8 communities in Nizhni Novgorod Region, and corresponding diversity measures.

Виды	Сообщества Заволжья				Сообщества Предволжья					
	Нижемское	Керженское	Узольское	Итого	Попатовское	Бочинское	Михайловское	Александровское	Кузузовское	Итого
<i>Neomys fodiens</i>				0	0.05	0.38				0.09
<i>Sorex minutus</i>		0.41		0.14	0.69	0.51		0.28		0.29
<i>Sorex caecutiens</i>		1.84		0.61	0.69	1.40				0.42
<i>Sorex araneus</i>	8	23.16	3.64	11.60	25.52	14.59		1.67	3.52	9.06
<i>Crocidura suaveolens</i>				0		0.13				0.03
<i>Eliomys quercinus</i>		4.10		1.37						0
<i>Microtus oeconomus</i>				0	1.38	0.89				0.45
<i>Microtus arvalis</i>	1.33	1.43		0.92	25.22	15.23	19.81			12.05
<i>Microtus agrestis</i>				0	2.02	3.43				1.09
<i>Arvicola terrestris</i>	2.67			0.89						0
<i>Myodes rufocanus</i>	1.33		1.82	1.05						0
<i>Myodes glareolus</i>	17.33	34.84	54.55	35.57	23.80	30.96	74.92	64.90	53.27	49.57
<i>Cricetus cricetus</i>		0.20	3.64	1.28						0
<i>Rattus norvegicus</i>				0	0.05	0.89				0.19
<i>Mus musculus</i>				0	0.59	0.63		1.39		0.52
<i>Micromys minutus</i>		0.20		0.07	0.10	0.25				0.07
<i>Apodemus uralensis</i>	66.67	21.52	34.55	40.91	18.29	23.10	2.48	17.27	21.11	16.45
<i>Apodemus flavicollis</i>		10.86		3.62	1.43	3.68	1.24	6.41	4.52	3.45
<i>Apodemus agrarius</i>	1.33	1.43	1.82	1.53	0.20	3.93	1.55	8.08	17.59	6.27
<i>Sicista betulina</i>	1.33			0.44						0
Ловушко-сутки	1340	12575	645	14560	9700	4900	600	1050	1250	17500
S	8	11	6	14	14	15	5	7	5	15
$\exp(-\sum p_i \cdot \log p)$	3.01	5.22	2.96	4.41	5.32	6.56	2.11	3.03	3.41	4.82
$1/\sum p_i^2$	2.07	4.25	2.38	3.23	4.55	5.04	1.66	2.16	2.76	3.32

ставленностей всех видов в таблице для каждого сообщества приведены: видовое богатство, числовой эквивалент энтропии Шеннона и индекс разнообразия Симпсона

(соответствуют числам Хилла нулевого, первого и второго порядков). За весь период обследований в заволжской части было отловлено 618 зверьков, относя-

щихся к 14 видам, в Предволжье — 3703 зверьков 15 видов. Видовое богатство в выловах представлено 20 видами мелких млекопитающих. Полная база данных насчитывает 67 исходных проб.

Под пробой мы понимаем минимальную единицу учётного материала, собранную по единой методике. Проба характеризуется списком видов и их численностями. В исследовании обычно оперируют единым перечнем видов, полное число которых мы будем обозначать как S . При описании методов, подразумевающих работу с несколькими пробами, мы будем использовать следующую систему обозначений: $p_{ij} = n_{ij} / N_j$, где n_{ij} — число особей i -го вида в j -ой пробе, N_j — общее число особей в j -той пробе, а i принимает значения от единицы до полного числа видов, обнаруженных в пробе. В целях анализа пробы могут объединяться в выборки, при объединении представленности видов во всех объединяемых пробах суммируются. Выборки, как и исходные пробы, характеризуются вектором относительных представленностей видов. При описании методов анализа, касающихся единичной пробы или выборки, индекс номера пробы мы будем опускать.

Основой для анализа филогенетического разнообразия служит датированное филогенетическое древо, которое объединяет все виды, присутствующие в анализируемом сообществе. В идеальном случае это древо является датированным и дихотомическим, т. е. длина ветвей измеряется в миллионах лет с момента дивергенции (либо в числе замен оснований в локусах), а в самом древе отсутствуют политомии (ситуации, когда из одного внутреннего узла ведут происхождение более двух дочерних линий). Тем не менее, в практике экологического анализа зачастую используются деревья разной

степени разрешения от неполностью разрешённых датированных вплоть до недатированных таксономических деревьев, в которых узлами служат конкретные таксоны разного ранга. В последнем случае расстояние между рангами таксонов просто полагается единичным, а сам анализ остаётся неизменным.

В качестве источника филогенетических данных при анализе сообществ мелких млекопитающих мы использовали объединённое филогенетическое древо (supertree), охватывающее 4510 видов класса Mammalia, которое было построено и опубликовано в 2007 году международной группой исследователей (Bininda-Emonds et al., 2007) и с тех пор используется в большом количестве работ, связанных с филогенетикой млекопитающих. В пробах, описывающих сообщества мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья Нижегородской области, обнаружено 20 видов, которые относятся к насекомоядным и грызунам. Все эти виды присутствуют в доступном для анализа филогенетическом древе млекопитающих. В целях упрощения анализа было построено филогенетическое древо, в котором присутствует только 20 интересующих нас видов (рис. 1). Это древо содержит 5 политомий.

Древо состоит из узлов, соединённых ветвями. Особыми типами узлов являются вершины (виды; иногда их также называют листьями) и корень (узел, в котором объединяются все линии), все остальные узлы считаются внутренними, многие из них соответствуют таксонам (роды, семейства и т. п.). Полное число ветвей в филогенетическом древе мы будем обозначать B . Общей характеристикой дерева является его глубина T — расстояние от корня до вершин. Ветви характеризуются длиной L_j , а для расчёта различных индек-

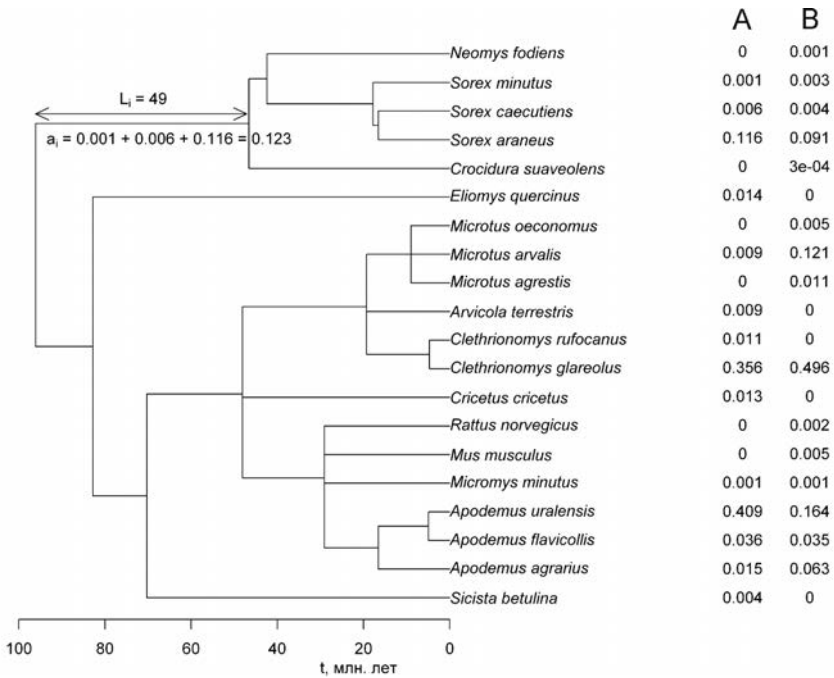


Рис. 1. Филогенетическое дерево, объединяющее 20 видов мелких млекопитающих, присутствующих в сообществах Нижегородской области. Цифры справа показывают относительные представленности видов в пробах Заволжья (А) и Предволжья (В). Для ветви дерева, объединяющей виды Insectivora, указаны её длина и расчёт представленности для общей выборки сообществ Заволжья.

Fig. 1. Phylogenetic tree for 20 small mammal species found in communities in Nizhni Novgorod Region. Figures in the right-hand columns show species relative abundances in the lumped samples of left-bank (A) and right-bank (B) areas. Length and abundance calculation for the combined sample of the left-bank area are shown for tree branch including all Insectivora species.

сов им сопоставляются представленности a_i , которые интерпретируются как суммы относительных представленностей всех видов, ведущих происхождение от данной ветви.

Мерой родства между видами i и j является филогенетическое расстояние d_{ij} , которое представляет собой кофенетическое расстояние по дендрограмме филогенетического дерева — сумму длин ветвей, соединяющих два вида. Филогенетические расстояния обычно хранят

в виде симметричной матрицы, главная диагональ которой представлена нулями (т. е. $d_{ii} = 0$, расстояние от вида до самого себя равно нулю).

3. Индексы, основанные на кофенетических расстояниях, и филогенетическая структура сообществ

История применения филогенетических данных для описания структуры сообществ восходит к первым попыткам

анализа соотношения числа видов и родов (Elton, 1946; Simberloff, 1970). В 1990-х гг. несколько индексов разнообразия, основанных на числе таксономических категорий, разделяющих виды, были предложены Уорвиком и Кларком (Warwick, Clarke, 1995, 1998; Clarke, Warwick, 1998; см. также Шитиков, Зинченко, 2013а). Однако настоящий всплеск интереса к изучению филогенетического аспекта разнообразия последовал после работ К. Уэбба (Webb, 2000; Webb et al., 2002), который предложил использовать филогенетические данные для выявления механизмов, определяющих структуру сообщества. Уэбб разработал два индекса, которые до сих пор остаются наиболее популярными мерами, используемыми для анализа филогенетической структуры сообщества.

Под филогенетической структурой понимается наличие неслучайных (по сравнению с нуль-моделью, см. ниже) родственных отношений между видами, составляющими данное сообщество. Важной предпосылкой такого анализа являются представления о *филогенетическом консерватизме ниш* (phylogenetic niche conservatism), под которым понимается тенденция к сохранению предковых признаков; в результате близкородственные виды оказываются функционально и экологически сходными (Losos, 2008; Wiens et al., 2010). При *формировании структуры сообщества* (community assembly) определяющую роль могут играть абиотические либо биотические факторы. В первом случае говорят о преобладании *средовых ограничений* (environmental filtering), т. е. факторы среды определяют требования к видам, которые могут войти в состав данного сообщества, и отфильтровывают несоответствующие этим требованиям виды. Тогда филогенетический консерватизм ниш приведет

к тому, что степень родства видов в сообществе будет выше по сравнению со случайным набором видов: этот эффект называется *филогенетической кластеризацией* (phylogenetic clustering). Во втором случае ключевую роль играют процессы *конкурентного исключения* (competitive exclusion), ведущие к тому, что степень родства видов в сообществе будет ниже по сравнению со случайным набором видов, поскольку в соответствии с принципом филогенетического консерватизма ниш близкородственные виды будут сильнее конкурировать между собой. Этот эффект называется *филогенетическим расщеплением* (phylogenetic overdispersion).

Для выявления филогенетической структуры сообществ К. Уэбб предложил использовать две метрики (Webb, 2000; Webb et al., 2002). Первая представляет собой *среднее расстояние* (mean pairwise distance, *MPD*) между видами:

$$MPD = \frac{\sum_{i \neq j}^S d_{ij}}{s},$$

где d_{ij} — филогенетическое расстояние между видами i и j , S — число видов в данной пробе, суммирование ведется по всем парам видов, присутствующих в пробе, а $s = S \cdot (S - 1)$ — число таких пар. Эта метрика предназначена для измерения общего уровня филогенетической кластеризации в пробе.

Вторая метрика предназначена для измерения кластеризации на уровне терминальных ветвей без учёта взаимоотношений с «дальними родственниками». Она представляет собой *среднее расстояние до ближайшего вида* (mean nearest taxon distance, *MNTD*):

$$MNTD = \frac{\sum_{i=1}^S \min_j d_j}{S},$$

где суммирование ведется по всем видам, присутствующим в пробе, для каждого вычисляется минимальное расстояние до любого другого вида из присутствующих в данной пробе.

Чтобы выяснить, отличается ли филогенетическая структура данного сообщества от структуры случайного сообщества того же размера (точнее, от видового богатства), проводится сопоставление рассчитанных для данной выборки метрик с их распределением в нуль-модели. Наиболее распространённой нуль-моделью является простая случайная перестановка видов: генерируется псевдовыборка путём случайного независимого выбора (без возвращения) из совокупности видов, которые потенциально могут входить в данное сообщество (региональный пул видов либо просто совокупность всех видов в данном исследовании). Видовое богатство исходной выборки обязательно сохраняется. Для каждой псевдовыборки (обычно их генерируется не менее 1000) рассчитываются значения метрик филогенетической структуры, а их распределение используется для расчёта итоговых показателей и анализа их статистической значимости.

Индекс общего родства (net relatedness index, *NRI*) рассчитывается на основе средних расстояний *MPD*:

$$NRI = - \frac{MPD_{obs} - \overline{MPD}_{null}}{sd(MPD_{null})},$$

где MPD_{obs} — значение метрики для эмпирических данных, \overline{MPD}_{null} — среднее значение метрики в нуль-модели, $sd(MPD_{null})$ — стандартное отклонение в нуль-модели. Обратите внимание на знак минус, устанавливающий обратную зависимость между индексами *MPD* и *NRI*: чем больше среднее расстояние, тем меньше родство, и наоборот.

Аналогичным образом, индекс ближайшего таксона строится на основе среднего расстояния до ближайшего вида *MNTD*:

$$NTI = - \frac{MNTD_{obs} - \overline{MNTD}_{null}}{sd(MNTD_{null})}.$$

Положительные значения индексов *NRI* и *NTI* свидетельствуют в пользу наличия филогенетической кластеризации, т. е. виды в данном сообществе более родственны по сравнению со случайным распределением. Отрицательные значения свидетельствуют о филогенетическом рассредоточении. Каждому значению индексов может быть сопоставлено *p*-значение, свидетельствующее о статистической значимости либо незначимости филогенетической структуры. Оно рассчитывается как доля значений соответствующей метрики (*MPD* или *MNTD*) в нуль-модели, которые больше (при проверке альтернативной гипотезы о кластеризации) или меньше (при проверке альтернативной гипотезы о рассредоточении) эмпирического значения метрики.

Описанные метрики являются качественными, т. е. они не принимают во внимание представленности видов, а только сам факт их наличия в выборке. Количественным вариантом метрики *MPD* является квадратичная энтропия *Q* Rao (Rao, 1982), предложенная как универсальный индекс разнообразия, учитывающий расстояния между видами:

$$Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j = MPD_a,$$

где p_i и p_j — относительные представленности видов *i* и *j* в данной пробе. Квадратичная энтропия *Q* измеряет расстояние между двумя случайно выбранными из пробы особями и является взвешенной версией *MPD*, весами служат относитель-

Табл. 2. Расчёт метрики $MNTD_a$ для Кутузовского сообщества.**Table 2.** Calculation of $MNTD_a$ metric for Kutuzov community.

Вид	n_i	p_i	Ближайший таксон	$\min_j d_j$	$p_i \times \min_j d_j$
<i>Sorex araneus</i>	7	0.0351	Rodentia	192.2	6.7608
<i>Myodes glareolus</i>	106	0.5327	<i>Apodemus sp.</i>	96.2	51.2422
<i>Apodemus uralensis</i>	42	0.2111	<i>A. flavicollis</i>	9.8	2.0683
<i>Apodemus flavicollis</i>	9	0.0452	<i>A. uralensis</i>	9.8	0.4432
<i>Apodemus agrarius</i>	35	0.1759	<i>A. uralensis</i> / <i>A. flavicollis</i>	33.2	5.8392
Сумма	199	1			$MNTD_a = 66.3538$

ные представленности видов. С другой стороны, Q можно считать обобщением индекса видового разнообразия Джини—Симпсона, в который она обращается, если считать все виды равноудалёнными, то есть $d_{ij} = 1$, если $i \neq j$.

Количественная версия метрики $MNTD$ также получается путём расчёта взвешенного среднего с относительными представленностями в качестве весов:

$$MNTD_a = \sum_{i=1}^S p_i \times \min_j d_j.$$

При использовании количественных метрик MPD_a или $MNTD_a$ применяется та же методика анализа. Рассчитывается значение метрики для эмпирических данных, генерируется множество псевдовыборок, а нуль-распределение значений метрики используется для расчёта индексов NRI и NTI и оценки их значимости. Однако в этом случае нуль-модель заключается в сохранении имеющихся в выборке значений представленности, но случайном сопоставлении им видовых идентификаторов. Технически это достигается случайной перестановкой строк в матрице расстояний между видами, либо пере-

становкой видовых идентификаторов в исходном филогенетическом древе.

Рассмотрим анализ филогенетической структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области. Подробный расчёт метрики $MNTD_a$ для Кутузовского сообщества представлен в табл. 2. Само по себе это значение ничего не говорит о филогенетической структуре сообщества. Его нужно сравнить с нуль-распределением $MNTD_a$ в случайно собранных сообществах с сохранением представленностей видов. Выберем случайным образом пять видов и поставим им в соответствие представленности. Технически это проще всего сделать путём случайной перестановки идентификаторов видов (первый столбец табл. 1) и повторения процедуры расчёта метрики. Предположим, что мы получили псевдопробу, в которую попали *M. minutus*, *M. oeconomus*, *C. suaveolens*, *N. fodiens* и *A. flavicollis* с представленностями в 7, 106, 42, 9 и 35 особей, соответственно. Для этой псевдопробы значение метрики $MNTD_a$ составляет 87.411. Мы повторили процедуру генерации псевдопроб и

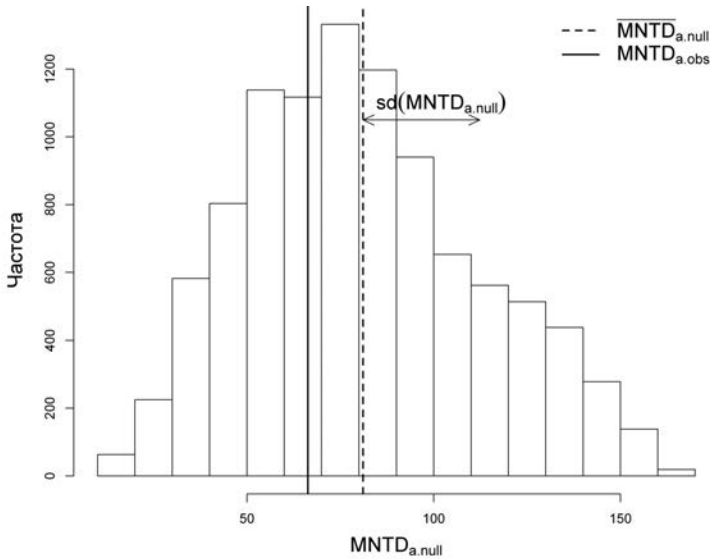


Рис. 2. Нуль-распределение метрики $MNTD_a$ при расчёте индекса ближайшего таксона для Кутузовского сообщества.

Fig. 2. $MNTD_a$ metric null distribution in calculation of nearest taxon index for Kutuzov community.

расчёта метрики 10,000 раз. Гистограмма нуль-распределения значений $MNTD_a$ представлена на рис. 2. Среднее и стандартное отклонения этого распределения составляют 81.1139 и 31.2261 (представлены на рис. 2 штриховой вертикальной линией и стрелкой, соответственно). Сплошная вертикальная линия на рис. 2 обозначает положение наблюдаемого значения $MNTD_a$ для эмпирической пробы. Это значение лежит левее среднего нуль-распределения, т. е. взвешенное среднее филогенетическое расстояние до ближайшего таксона меньше ожидаемого в нуль-модели, что свидетельствует в пользу гипотезы о филогенетической кластеризации. Итоговое значение индекса ближайшего таксона составляет $[(66.3538 - 81.1139) / 31.2261] = 0.47$. Однако это значение статистически значимо не отличается от нуля, поскольку в сгенерированном нуль-распределении оказалось

3472 значения, меньших наблюдаемого, что соответствует $p = 0.3472 > 0.05$.

В табл. 3 представлены результаты анализа филогенетической структуры всех восьми сообществ с применением четырёх метрик. Рядом со значениями индекса отражены соответствующие p -значения (исходя из альтернативной гипотезы о филогенетической кластеризации). Индекс общего родства положителен во всех сообществах за исключением Керженского. Статистически значимая филогенетическая кластеризация по индексу общего родства выявлена только для Михайловского сообщества, причём этот результат прослеживается как для качественной, так и для количественной версии индекса общего родства.

Индекс ближайшего таксона положителен во всех сообществах за исключением случая его количественной версии в Александровском сообществе. Статистически

Табл. 3. Результаты анализа филогенетической структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

Table 3. Results of analysis of phylogenetic structure of small mammals communities in Nizhni Novgorod Region.

Сообщества	<i>NRI</i>	<i>p</i>	<i>NRI_a</i>	<i>p</i>	<i>NTI</i>	<i>p</i>	<i>NTI_a</i>	<i>p</i>
Пижемское	1.2307	0.116	0.3121	0.389	0.2538	0.404	0.7290	0.248
Керженское	-0.3076	0.559	-0.3382	0.536	0.7436	0.2335	1.2038	0.101
Узольское	0.7147	0.2315	0.6617	0.325	0.6649	0.25	1.4082	0.049
Пошатовское	1.0022	0.137	0.0075	0.384	2.3929	0.01	1.5029	0.056
Бочишское	0.3795	0.254	0.7197	0.222	2.0464	0.023	1.5178	0.039
Михайловское	2.5556	0.0125	1.6946	0.048	2.4803	0.003	1.0813	0.119
Александровское	0.5400	0.2335	1.1061	0.178	1.7800	0.037	-0.0131	0.577
Кутузовское	0.7911	0.174	1.1081	0.184	0.603	0.2605	0.47	0.3472

Примечания. Выделены статистически значимые показатели.

Comments. Statistically significant values are bolded.

значимая филогенетическая кластеризация выявляется для Пошатовского, Бочишского, Михайловского и Александровского сообществ при использовании качественной версии метрики *MNTD*, и для Узольского и Бочишского сообществ при использовании количественной версии.

Статистическую значимость филогенетической кластеризации в одних сообществах по сравнению с другими мы не склонны связывать со структурными особенностями этих сообществ. Отсутствие статистической значимости скорее всего связано с малой мощностью анализа, поскольку изучаются выборки с относительно небольшим видовым богатством. Важнее отметить два факта.

Во-первых, несомненным является эффект филогенетической кластеризации в сообществах мелких млекопитающих Нижегородской области. Если рассматривать совокупность восьми сообществ как выборку из генеральной совокупности всех аналогичных сообществ Нижегородской области, то в случае отсутствия в них филогенетической структуры значения индексов общего родства и ближайшего таксона должны иметь распределение с

нулевым средним. Тогда для выявления филогенетической структуры в совокупности сообществ можно использовать статистические критерии для сравнения среднего с нулем. Мы использовали непараметрический критерий знаков Уилкоксона, который выявил статистически значимые отклонения от нуля для всех четырёх вариантов индексов.

Во-вторых, статистическая значимость чаще выявляется при использовании индекса ближайшего таксона по сравнению с индексом общего родства. Это свидетельствует о том, что в рассматриваемых сообществах более ярко выражена филогенетическая кластеризация на терминальном уровне. Таким образом, для этих сообществ характерно присутствие близкородственных пар видов, чаще всего видов одного рода. В первую очередь это определяется высокой совместной встречаемостью видов родов *Sorex* и *Apodemus*.

4. Индексы, основанные на филогенетическом древе, и их декомпозиция

Рассмотренные в предыдущем разделе метрики были предложены для выявления

филогенетической структуры и измеряют среднее родство видов в сообществе. Эти индексы не предназначены для измерения разнообразия как такового. Предположим, что мы сравниваем две пробы, содержащие 3 и 6 видов одного рода. Будем при этом полагать, что этот род дивергировал путём взрывной радиации, соответственно, все виды можно рассматривать как близкородственные, а на филогенетическом древе такой род будет выглядеть как политомия. Значения *MPD* и *MNTD* будут одинаковыми для двух таких проб, поскольку они представляют собой средние расстояния и не зависят от видового богатства. Но при этом очевидно, что разнообразие второй пробы существенно выше.

Аналогами метрик *MPD* и *MNTD*, которые чувствительны к видовому богатству и пригодны для измерения филогенетического разнообразия будут не средние, а суммарные расстояния между всеми парами видов и до ближайшего таксона, соответственно. Такой подход применяется при анализе функционального разнообразия (где используются не филогенетические, а функциональные расстояния между видами, рассчитываемые на основе видовых признаков), но для измерения филогенетического разнообразия чаще применяется другой подход. Индексы филогенетического разнообразия рассчитываются на основе структуры исходного филогенетического древа и длины его ветвей.

Одним из первых предложенных индексов филогенетического разнообразия был индекс Фэйта (Faith, 1992), представляющий собой сумму длин ветвей дерева, содержащего все виды данной пробы:

$$PD = \sum_i L_i .$$

Этот индекс часто рассматривается как аналог видового богатства. Он измеряет

длину эволюционной истории видов данной пробы с момента появления последнего общего предка. Индекс Фэйта является качественным в том смысле, что не учитывает информацию о представленностях видов, а только об их присутствии в пробе.

Количественная версия индекса Фэйта определяется следующим образом (Varker, 2002):

$$PD_a = B \frac{\sum_{i=1}^B L_i n_i}{\sum_{i=1}^B n_i} ,$$

где B — число ветвей филогенетического древа, L_i — длина i -й ветви, n_i — средняя представленность видов, ведущих происхождение от данной ветви. Этот индекс представляет собой число ветвей, помноженное на взвешенное среднее длин, где весами служат средние представленности видов.

Еще один количественный индекс филогенетического разнообразия представляет собой обобщение энтропии Шеннона (Allen et al., 2009):

$$H_p = - \sum_{i=1}^B L_i a_i \log a_i ,$$

где a_i — сумма относительных представленностей видов, ведущих происхождение от данной ветви.

Для описания филогенетического разнообразия предложено также параметрическое семейство индексов, аналогичное семейству чисел Хилла, которое определяется следующим образом (Chao et al., 2010, 2014):

$${}^q PD = \left[\sum_{i=1}^B L_i \left(\frac{a_i}{T} \right)^q \right]^{\frac{1}{1-q}} ,$$

где T — глубина дерева (расстояние от вершин до корня), а q — порядок раз-

нообразия, определяющий чувствительность индекса к элементам (в данном случае — ветвям) высокой либо низкой представленности. Чем больше q , тем больший вклад дают элементы высокой представленности.

Филогенетическое разнообразие нулевого порядка равно индексу Фэйта:

$${}^0PD = \left[\sum_{i=1}^B L_i \times \left(\frac{a_i}{T} \right)^0 \right]^{-1} = \sum_{i=1}^B L_i = PD.$$

Для случая $q = 1$ этот индекс определяется следующим образом:

$${}^1PD = \lim_{q \rightarrow 1} {}^qPD = -\exp \left[\sum_{i=1}^B L_i \times \frac{a_i}{T} \times \log \frac{a_i}{T} \right].$$

Филогенетическое разнообразие первого порядка связано с энтропийным индексом Аллена следующим соотношением: ${}^1PD = T \exp(H_p / T)$.

Можно показать, что филогенетическое разнообразие второго порядка связано с квадратичной энтропией Рао Q (Chao et al., 2010):

$$\begin{aligned} {}^2PD &= \left[\sum_{i=1}^B L_i \left(\frac{a_i}{T} \right)^2 \right]^{-\frac{1}{2}} = \\ &= \left[\sum_{i=1}^B L_i \left(\frac{a_i}{T} \right)^2 \right]^{-1} = \frac{T}{1 - Q/T}. \end{aligned}$$

Индексы филогенетического разнообразия qPD интерпретируются как средние значения числовых эквивалентов энтропий Реньи (эффективное число видов), помноженные на длину эволюционной истории T , то есть они имеют размерность видо-лет (виды \times годы) или эффективной суммарной длины ветвей. Такая размерность делает возможным прямое сопоставление филогенетического разнообразия разных порядков.

Ключевое преимущество семейства индексов филогенетического разнообра-

зия qPD заключается в том, что для них выполняется так называемый принцип репликации: при объединении двух проб, которые обладают одинаковым разнообразием, но состоят из непересекающихся наборов видов, разнообразие объединённой пробы должно удвоиться (Hill, 1973; Jost, 2007). При анализе филогенетического аспекта для удвоения разнообразия требуется также, чтобы объединяемые наборы видов были неродственными, то есть в общем филогенетическом древе они объединялись только на уровне корня (примером могут служить пробы, состоящие из представителей грызунов и насекомоядных).

Выполнение принципа репликации для семейства индексов qPD позволяет использовать их для иерархической декомпозиции разнообразия на α -, β - и γ -компоненты. Рассмотрим совокупность из K проб, принадлежащих одной совокупности (пробы внутри местообитания, сообщества внутри региона и т. п.), для которых известны относительные представленности видов p_{ij} , а также имеется датированное филогенетическое древо, объединяющее все S видов, обнаруженных в этих пробах. Введём следующие обозначения: $w_i = \sum_{j=1}^K p_{ij} / K$ есть относительная представленность вида i в совокупности проб, z_i — соответствующие представленности ветвей филогенетического древа (суммы w_i всех видов, ведущих происхождение от данной ветви). Тогда филогенетическое γ -разнообразие порядка q определяется следующим образом (Chiu et al., 2014):

$${}^qPD_\gamma = \left[\sum_{i=1}^B L_i \left(\frac{z_i}{T} \right)^q \right]^{-\frac{1}{1-q}}.$$

Технически γ -разнообразие эквивалентно обычному qPD , рассчитанному для объединённой выборки проб. Филогенетическое разнообразие ${}^qPD_\gamma$ определяется следующим образом:

генетическое α -разнообразие порядка q определяется как

$${}^q PD_\alpha = \frac{1}{K} \left[\sum_{i=1}^B L_i \sum_{j=1}^K \left(\frac{a_{ij}/K}{T} \right)^q \right]^{1/(1-q)}$$

α -разнообразие всегда меньше γ -разнообразия (точнее, не больше, поскольку в случае объединения совершенно одинаковых проб они будут равны). Для декомпозиции используется мультипликативная схема (Whittaker, 1972):

$${}^q PD_\beta = \frac{{}^q PD_\gamma}{{}^q PD_\alpha}$$

Полученное таким образом филогенетическое β -разнообразие отражает разнообразие между пробами в рамках рассматриваемой совокупности и имеет размерность эффективного числа одинаково разнообразных и совершенно непересекающихся неродственных сообществ. Оно варьирует от единицы (в случае объединения идентичных проб) до K независимо от порядка q .

Помимо измерения разнообразия между пробами как такового, индексы филогенетического β -разнообразия используются для конструирования семейств обобщённых индексов сходства (Chiu et al., 2014). Первое семейство измеряет среднюю долю филогенетического разнообразия отдельной пробы, общего для всех проб:

$$C_{qK} = \frac{K^{1-q} {}^q PD_\beta^{1-q}}{K^{1-q} - 1}$$

Если каждая из K объединяемых проб содержит ровно B независимых и равнопредставленных эволюционных линий, при этом A линий общие для всех проб, а все остальные линии уникальны для каждой пробы, то индекс сходства C_{qK} будет равен A/B для всех порядков q . При $q = 0$ индекс C_{qK} является обобщением индекса

сходства Сёренсена для нескольких сообществ. При декомпозиции разнообразия двух проб индекс C_{02} эквивалентен филогенетическому аналогу индексу Сёренсена PhyloSor (Bryant et al., 2008). При $q = 1$ индекс C_{qK} является обобщением индекса сходства Хорна, а при $q = 2$ — обобщением индекса Мориситы–Хорна.

Второе семейство индексов филогенетического сходства измеряет долю суммарного филогенетического разнообразия объединённой пробы, которая присутствует во всех локальных пробах.

$$U_{qK} = \frac{[1/{}^q PD_\beta]^{1-q} - [1/K]^{1-q}}{1 - [1/K]^{1-q}}$$

Если каждая из K объединяемых проб содержит исключительно независимые и равнопредставленные эволюционные линии, при этом в объединённом сообществе содержится B линий, из которых R линий присутствуют во всех K локальных пробах, а остальные $(B - R)$ равномерно распределены между локальными пробами, то индекс сходства U_{qK} будет равен R/B для всех порядков q . При $q = 0$ индекс U_{qK} является филогенетическим обобщением индекса сходства Жаккара для нескольких сообществ, которое при декомпозиции двух проб эквивалентно широко применяемой мере UniFrac (Lozupone, Knight, 2005). При $q = 1$ индексы C_{qK} и U_{qK} равны друг другу.

Рассмотрим анализ филогенетического разнообразия сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области. В целях сопоставления мы проведём анализ отдельно для трёх сообществ Заволжья и пяти сообществ Предволжья, применив декомпозицию филогенетического разнообразия порядков q от 0 до 5. На рис. 3а представлены профили α - и γ -разнообразия. Профили выглядят как невозрастающие кривые, стремящиеся

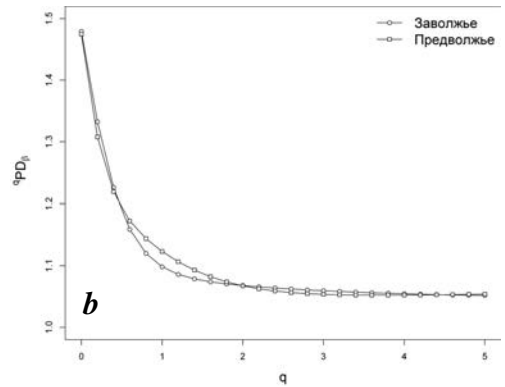
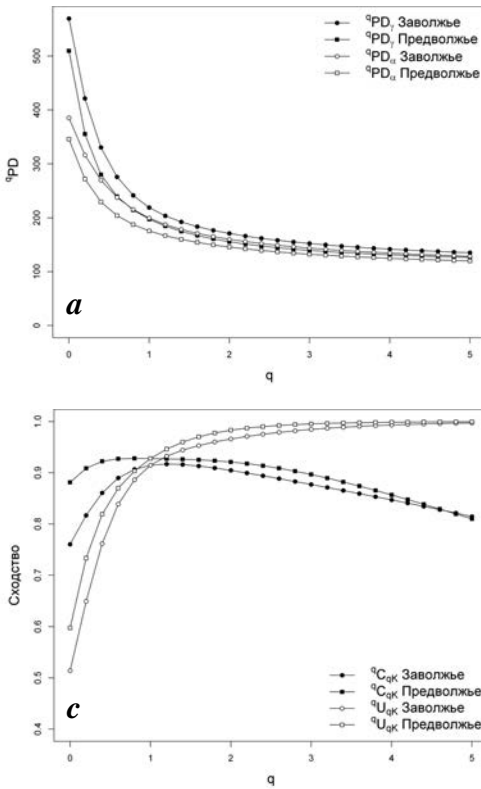


Рис. 3. Деконпозиция филогенетического разнообразия сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Заволжья и Предволжья: а) профили филогенетического α - и γ -разнообразия, б) профили филогенетического β -разнообразия, в) профили филогенетического сходства.

Fig. 3. Phylogenetic diversity decomposition in small mammals communities of Nizhni Novgorod Region: a) phylogenetic α - and γ -diversity profiles, b) phylogenetic β -diversity profiles, c) phylogenetic similarity profiles.

к горизонтальной асимптоте при росте порядка q . Такая же структура типична для профилей обычного таксономического разнообразия, измеренного в виде числовых эквивалентов. γ -разнообразие превышает α -разнообразие для всех порядков, причём вместе со снижением разнообразия уменьшается и разница между α - и γ -разнообразием. В целом, филогенетическое разнообразие в сообществах Заволжья выше по сравнению с сообществами Предволжья на всех порядках и на обоих уровнях. Такое соотношение может показаться удивительным на фоне того, что таксономическое разнообразие выше в сообществах Предволжья (сравните значения видового богатства, числового эквивалента индекса Шеннона и индекса разнообразия Симпсона для итоговых выборок в табл. 1).

Рассмотрим подробнее соотношение филогенетического γ -разнообразия нулевого порядка, которое представляет собой простую сумму длин ветвей филогенетического древа, объединяющего все виды выборки (см. рис. 1). Видовой состав двух выборок значительно пересекается, ключевое значение при сопоставлении филогенетического разнообразия будут иметь виды, отсутствующие в одной выборке, но присутствующие в другой. Для сообществ Заволжья такими видами являются *E. quercinus*, *A. terrestris*, *M. rufocanus*, *C. cricetus* и *S. betulina*, а для сообществ Предволжья — *N. fodiens*, *C. suaveolens*, *M. oeconomus*, *M. agrestis*, *R. norvegicus* и *M. musculus*. Обратите внимание на длину терминальных ветвей видов *E. quercinus* и *S. betulina*. Именно присутствие этих двух видов в пробах определяет более

высокое филогенетическое разнообразие сообществ Заволжья по сравнению с Предволжьем несмотря на более высокое видовое богатство последнего. Виды, «уникальные» для Заволжья либо Предволжья, имеют низкую представленность и их вклад при расчёте индексов разнообразия высоких порядков относительно невелик, однако этот эффект проявляется плавно при росте q , при этом соотношение разнообразия определяется распределением относительных представленностей по ветвям древа.

На рис. 3б представлены профили β -разнообразия в сообществах Заволжья и Предволжья. ${}^qPD_\beta$ имеет размерность числа уникальных непересекающихся сообществ. Легко видеть, что это разнообразие невелико и составляет около 1.5 сообществ без учёта представленностей ($q = 0$) и снижается примерно до 1.05 при росте q . Обращает на себя внимание практически полное численное совпадение ${}^qPD_\beta$ несмотря на то, что Заволжье представлено в анализе тремя сообществами, а Предволжье — пятью. Следствием этого должен быть более высокий уровень сходства в сообществах Предволжья: их здесь больше, а β -разнообразие такое же, как в Заволжье, соответственно, сходство между сообществами Предволжья должно быть выше. Именно такую картину мы и наблюдаем на профилях филогенетического сходства, представленных на рис. 3с.

Индексы C_{qK} отражают сходство в расчёте на одну пробу, а индексы U_{qK} — в расчёте на объединённую выборку. При росте q всё больший вес придаётся доминирующим эволюционным линиям вплоть до того, что в предельном случае ($q \rightarrow \infty$) можно пренебречь всеми линиями за исключением наиболее представленной. В этом предельном случае индекс U_{qK} в рассматриваемых сообществах стремится к

единице, поскольку и в Предволжье, и в Заволжье самой представленной линией будет ветвь, объединяющая всех представителей отряда Rodentia, а эта ветвь присутствует во всех без исключения пробах (пренебрегаем всеми остальными ветвями и рассчитываем долю общих для всех сообществ линий в объединённом дереве, получаем единицу). Индексы C_{qK} проявляют две противоположные тенденции при изменении q . Сначала они растут примерно до $q = 1$, а при дальнейшем увеличении порядка q начинают снижаться. Таким образом, максимальное сходство в расчёте на одно сообщество достигается для филогенетического разнообразия первого порядка, когда вклад эволюционных линий пропорционален их представленности.

Индексы C_{qK} и U_{qK} отражают общий уровень сходства, наблюдающийся в совокупности из K сообществ, однако ничто не мешает использовать их как обычные индексы сходства, если схему декомпозиции разнообразия применить к паре сообществ. В частности, любой из индексов C_{q2} или U_{q2} может служить основой для методов анализа структуры сообществ, использующих матрицу расстояний между пробами, например кластерного анализа, неметрического многомерного шкалирования, анализа главных координат. В качестве примера проведем кластерный анализ 8 сообществ мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья на основе индексов филогенетического сходства $C_{12} = U_{12}$. Для каждой пары сообществ была проведена декомпозиция филогенетического разнообразия по описанной выше схеме, рассчитаны индексы сходства C_{12} , дополнения которых до единицы сформировали матрицу расстояний между сообществами. Объединение проб в кластеры проведено с использованием

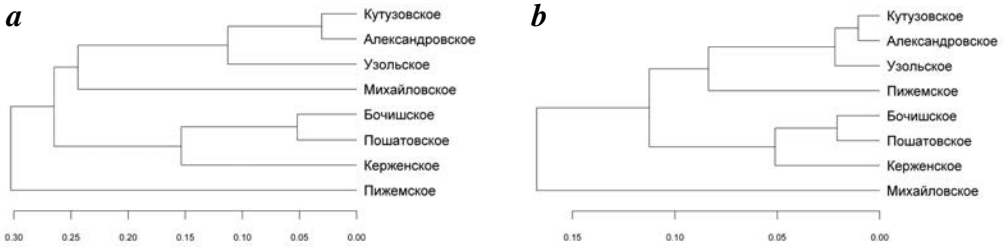


Рис. 4. Дендрограммы сходства сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Заволжья и Предволжья, рассчитанные по методу средней связи на основе: а) индекса сходства Хорна, б) индекса филогенетического сходства C_{12} .

Fig. 4. Similarity dendrograms of small mammals communities of Nizhni Novgorod Region computed with the average linkage method on the basis of: а) Horn similarity index, б) phylogenetic similarity index C_{12} .

алгоритма на основе среднего сходства, поскольку именно этот метод меньше всего искажает структуру расстояний между объектами (Vogcard et al., 2012; Якимов и др., 2016).

На рис. 4 представлены две дендрограммы. При построении первой (рис. 4а) использованы обычные индексы сходства Хорна (Horn, 1966), а при построении второй (рис. 4б) — их филогенетические аналоги C_{12} . Легко видеть, что группировка сообществ отражает не их географическое положение, а тип фитоценоза. На обеих дендрограммах присутствует кластер, объединяющий предволжские Бочишское и Пошатовское, а также заволжское Керженское сообщества: это сообщества мелких млекопитающих, обитающие в хвойных лесах. Также на обеих дендрограммах присутствует кластер, объединяющий предволжские Кутузовское и Александровское (лесостепь), а также заволжское Узольское сообщество (смешанный лес). Отличия между дендрограммами заключаются в положении Михайловского и Пижемского сообществ. В дендрограмме, построенной без учета филогенетических данных, Михайловское сообщество группируется вместе с двумя

другими лесостепными сообществами. Однако это единственное сообщество, в котором не обнаружены представители насекомоядных, поэтому в дендрограмме на основе филогенетического сходства это сообщество отделено от всех остальных.

5. Мультифрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия

Практически любые параметры популяций, сообществ и экосистем зависят от масштаба, в котором они измеряются. Проблема *скейлинга*, т. е. изучения зависимости от масштаба, находится в центре внимания экологов на протяжении последних десятилетий (Levin, 1992; Азовский, 2001; Chave, 2013). Положительная зависимость разнообразия от масштаба является хорошо изученным явлением. Прямым способом изучения скейлинга разнообразия является анализ кривых накопления видов и зависимостей видового богатства от площади. В обоих случаях классической математической моделью зависимости числа видов от масштаба является степенной закон, что позволило поставить вопрос о фрактальности структуры сообщества (Маргалев, 1992;

Harte et al., 1999; Гелашвили и др., 2013). На основе представлений о самоподобии сообщества был разработан метод описания его структуры с применением мультифрактального анализа (Borda-de-Agua et al., 2002; Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2008a, 2013).

В противоположность зависимости видового разнообразия от масштаба, история изучения которой насчитывает более полутора столетий, зависимость филогенетического разнообразия от масштаба изучена крайне мало, причём в имеющихся работах используются только качественные индексы (Morlon et al., 2011; Helmus, Ives, 2012; Swenson et al., 2013; Wang et al., 2013).

Фрактальный анализ скейлинга разнообразия основывается на изучении зависимостей моментов разнообразия от масштаба. *Моментом таксономического разнообразия* порядка q называется сумма относительных представленностей в степени q :

$$M_q = \sum_{i=1}^S p_i^q.$$

Для анализа скейлинга филогенетического разнообразия мы предлагаем использовать *моменты филогенетического разнообразия*, определяемые следующим образом:

$$PM_q = \sum_{i=1}^B L_i \times \left[\frac{a_i}{T} \right]^q.$$

Введённые таким образом моменты филогенетического разнообразия связаны с числовыми эквивалентами филогенетического разнообразия qPD , рассмотренными в предыдущем разделе, следующим соотношением:

$${}^qPD = PM_q^{1/(1-q)}.$$

Аналогичным образом связаны моменты таксономического разнообразия и числовые эквиваленты энтропий Реньи.

Мультифрактальным объектом мы будем считать такое сообщество, в котором для всех порядков соблюдается степенной скейлинг моментов филогенетического разнообразия:

$$PM_q(\eta) \propto \eta^{\tau(q)}, \quad (1)$$

где η — это мера масштаба, $\tau(q)$ — показатели массы. Мерой масштаба могут служить различные величины: площадь, выборочное усилие, суммарное число особей. Степенной закон (1) в билогарифмических координатах соответствует линейной зависимости. Поэтому для анализа соответствия эмпирического скейлинга моментов степенному закону используются критерий криволинейности и информационный критерий Акаике (Гелашвили и др., 2013).

Если скейлинг моментов описывается степенным законом и, следовательно, сообщество проявляет свойство самоподобия, для его описания можно применять мультифрактальный спектр, который получают преобразованием Лежандра спектра показателей массы $\tau(q)$:

$$\begin{cases} a(q) = -\frac{d}{dq} \tau(q) \\ f(a(q)) = qa(q) + \tau(q) \end{cases}. \quad (2)$$

Сами показатели массы оцениваются эмпирически по зависимостям (1), а для оценки индексов сингулярности $a(q)$ в первом равенстве (2) используются методы численного дифференцирования.

Интерпретация мультифрактального спектра скейлинга филогенетического разнообразия в целом соответствует интерпретации мультифрактального спектра скейлинга обычного таксономического разнообразия. При использовании мульт-

тифрактального анализа для описания структуры сообщества мы рассматриваем его как множество, состоящее из подмножеств видов разной степени представленности: от доминантов до редких видов. Индекс сингулярности a (абсцисса точек спектра) характеризует степень редкости видов: чем больше индекс, тем больше редкость. «Естественной» мерой видового разнообразия в подмножествах видов является видовое богатство, а соответствующей мерой филогенетического разнообразия — длина эволюционной истории PD . Фрактальные размерности f (ордината точек спектра) в обычном спектре характеризуют скорость роста видового богатства в группах видов разной представленности. Соответственно, интерпретацией размерностей при анализе филогенетического разнообразия будет скорость роста суммы длин ветвей дерева (длины эволюционной истории), которое объединяет все виды в группах той или иной представленности), при увеличении масштаба. Таким образом, спектр даёт представление структуры сообщества в осях «редкость» / «скорость изменения разнообразия». Вершина спектра характеризует скейлинг полной эволюционной истории данного сообщества, а левая и правая ветви — скейлинг эволюционной истории для групп видов высокой либо малой представленности.

При исследовании сообществ мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья Нижегородской области мы использовали в качестве меры масштаба суммарное число отработанных ловушко-суток при отборе проб. Для формирования зависимостей $PM_q(\eta)$ можно применять различные схемы объединения проб в выборки. В частности, при анализе сообществ мелких млекопитающих мы использовали иерархическую схему: отдельные пробы

→ кластеры (сообщества), выделенные по географической близости → общая выборка, объединяющая все пробы (подробнее см.: Гелашвили и др., 2008б).

Мы провели анализ скейлинга филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих отдельно для Заволжья и Предволжья, рассматривая эти зоны как отдельные экспериментальные единицы. Для каждой выборки проб (включая исходные пробы) были рассчитаны моменты филогенетического разнообразия PM_q для порядков моментов от -3 до 3 с шагом 0.1 . На рис. 5 представлены графики зависимости моментов PM_{-3} и PM_3 в сообществах Заволжья. Моменты филогенетического разнообразия порядков $q < 1$ увеличиваются с ростом масштаба, а моменты порядков $q > 1$ наоборот уменьшаются. Графики имеют вид облака точек, причём разброс вокруг линии тренда увеличивается с ростом порядка момента. Точно такие же тенденции характерны для скейлинга моментов таксономического разнообразия (Гелашвили и др., 2013).

Анализ соответствия скейлинга моментов степенному закону (1) в Заволжье и Предволжье отклонений не выявил: для моментов всех порядков q критерий криволинейности не обнаружил значимого отличия от нуля коэффициента при квадратичном члене, а значение информационного критерия Акаике оказалось минимальным для линейной аппроксимации в билогарифмических координатах. Таким образом, исследованные сообщества мелких млекопитающих можно считать самоподобными в отношении скейлинга филогенетического разнообразия. Самоподобие сообществ позволяет провести их мультифрактальный анализ.

Для оценки спектра показателей массы $\tau(q)$ использованы наклоны линейной

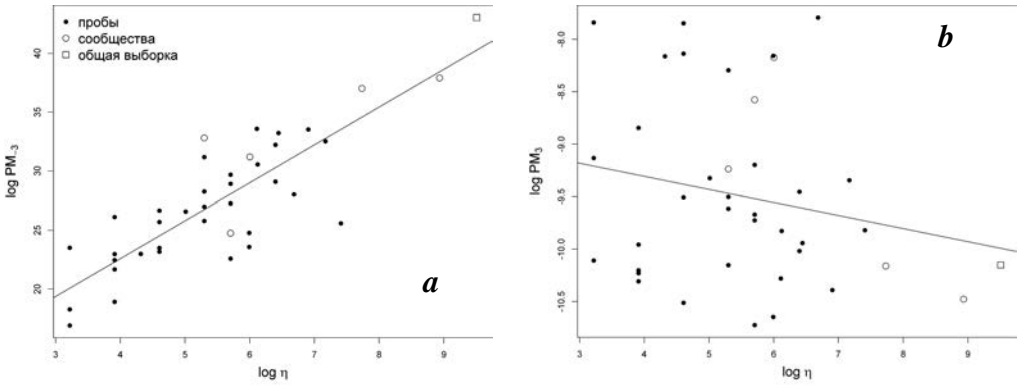


Рис. 5. Графики скейлинга моментов филогенетического разнообразия PM_{-3} (a) и PM_3 (b) в сообществах мелких млекопитающих Нижегородского Предволжья в билогарифмических координатах.

Fig. 5. Plots of phylogenetic diversity moments PM_{-3} (a) and PM_3 (b) scaling in small mammals communities in right-bank part of Nizhni Novgorod Region in bi-logarithmic coordinates.

регрессии зависимостей моментов от масштаба в билогарифмических координатах. Линии регрессии представлены на рис. 5 наряду с облаком точек, соответствующих эмпирическим данным. Мультифрактальные спектры, описывающие скейлинг филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Заволжья и Предволжья, представлены на рис. 6. Для сравнения на этом же рисунке изображены мультифрактальные спектры скейлинга таксономического разнообразия, полученные нами ранее (Гелашвили и др., 2008б).

Скорость роста индекса Фэйта, отражающего общую длину эволюционной истории, выше в сообществах Заволжья: вершина его спектра лежит выше вершины спектра Предволжья. В сообществах Заволжья ниже уровень доминирования, а скорость роста длины эволюционной истории в группе представленных видов наоборот выше по сравнению с сообществами Предволжья: левая восходящая ветвь спектра Предволжья находится ниже

и правее соответствующей ветви спектра Заволжья. В области же редких видов ситуация обратная и скорость роста длины эволюционной истории выше в сообществах Предволжья: правые нисходящие ветви спектров пересекаются и крайняя правая часть спектра Предволжья лежит выше.

Таким образом, сравнительный анализ мультифрактальных спектров скейлинга филогенетического разнообразия в сообществах мелких млекопитающих Нижегородской области в целом соответствует результатам анализа с помощью мультифрактальных спектров, полученных без учёта филогенетических данных (Гелашвили и др., 2008б). При этом все тенденции, отмеченные в предыдущем абзаце, выражены более чётко. Новое явление, которое не характерно для обычных мультифрактальных спектров анализируемых сообществ, — это уход правых нисходящих ветвей спектров за «единичную» линию по абсциссе и в отрицательную область по ординате. Отрицательные раз-

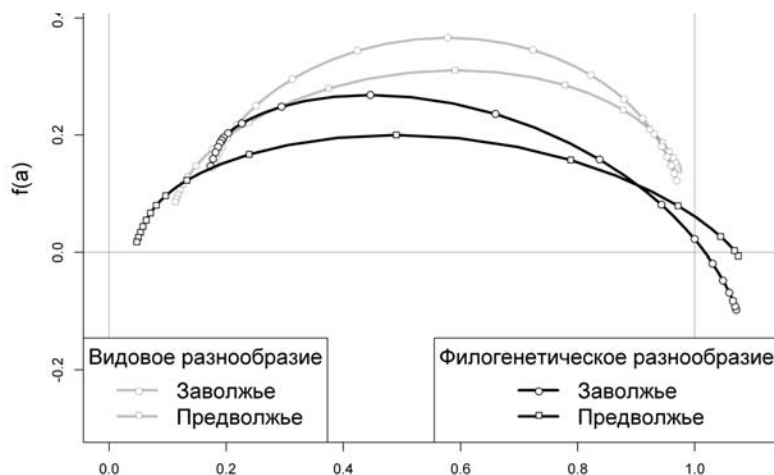


Рис. 6. Мультифрактальные спектры скейлинга таксономического и филогенетического разнообразия для сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

Fig. 6. Multifractal spectra of taxonomic and phylogenetic diversity scaling for small mammals communities in Nizhni Novgorod Region.

мерности означают (Yakimov et al., 2014), что разнообразие (длина эволюционной истории) в группе наиболее редких видов не растёт, а падает. Без учета филогенетических данных этот эффект выявлен не был. Превышение индексом сингулярности единицы является свидетельством того, что минимальная представленность, ассоциированная с ветвями филогенетического дерева, уменьшается с ростом масштаба быстрее, чем обратная пропорциональность. Это явление не характерно для мультифрактальных спектров видового разнообразия и требует более пристального изучения.

6. Заключение

Филогенетическое разнообразие — один из аспектов биоразнообразия, который учитывает систему родственных отношений между видами. Работа с филогенетическим аспектом разнообразия экологических сообществ подразумевает

наличие двух блоков данных: традиционной матрицы представлений видов в пробах (это могут быть и качественные пробы, содержащие сведения только о присутствии/отсутствии видов) и филогенетического дерева, объединяющего все виды в анализе.

Филогенетические данные используются в экологии сообществ в двух целях.

Во-первых, для анализа так называемой филогенетической структуры сообществ, под которой понимается наличие неслучайных родственных отношений между видами, составляющими сообщество. Филогенетическая кластеризация либо рассредоточение рассматриваются как свидетельства в пользу того, что основным механизмом, формирующим структуру сообщества, является соответственно, средовое ограничение либо конкурентное исключение. Для выявления филогенетической структуры используются метрики, основанные на ко-

фенетических расстояниях между видами, — среднее расстояние между видами и среднее расстояние до ближайшего таксона. Статистический анализ филогенетической структуры основан на использовании нуль-моделей, генерирующих нуль-распределение метрик при случайном формировании сообществ.

Во-вторых, для анализа собственно филогенетического разнообразия. Простейшей мерой последнего является длина эволюционной истории (сумма длин ветвей древа) или индекс Фэйта. Количественные индексы филогенетического разнообразия формируют параметрическое семейство, аналогичное семейству числовых эквивалентов энтропий Реньи, используемых при анализе таксономического разнообразия. Они представляют собой нормированные суммы длин ветвей филогенетического древа, взвешенные по их представленностям. Индексы филогенетического разнообразия могут быть использованы в схемах декомпозиции на α -, β - и γ -разнообразии. Помимо собственно разномасштабного анализа такая декомпозиция позволяет получить семейства индексов сходства, которые могут быть использованы в различных видах анализа структуры сообществ.

Данные о родственных отношениях между видами могут быть интегрированы в более сложные методы анализа структуры сообществ. В частности, мы использовали моменты филогенетического разнообразия в мультифрактальном анализе зависимости разнообразия от масштаба.

Мы применили все описанные методы для анализа структуры нескольких сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области. Результаты показали, что эти сообщества характеризуются филогенетической кластеризацией, что указывает на преобладание абиотических

факторов при формировании их структуры. При сопоставлении двух групп сообществ учёт филогенетических данных кардинальным образом изменил соотношение разнообразия на всех уровнях, а также внёс некоторые коррективы в результаты кластерного анализа. Мультифрактальный анализ скейлинга филогенетического разнообразия показал высокую согласованность с результатами анализа скейлинга таксономического разнообразия, но при этом выявил ряд новых явлений (снижение разнообразия в группе редких видов).

Таким образом, использование филогенетических данных является одним из перспективных направлений развития экологии сообществ. Данные о родственных отношениях позволяют не только существенным образом уточнить оценки биоразнообразия, но и получить новую информацию о структуре сообществ.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 14-04-01548 А, 15-44-02219 р_поволжье_a, 16-54-53037 ГФЕН_a).

Литература

- Азовский А.И. 2001. Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы. — Журнал общей биологии, 62 (6): 451–459.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. 2008а. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества. — Успехи современной биологии, 128 (1): 21–34.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. 2008б. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ мелких млекопитающих Нижегородского Поволжья. — Экология, 6: 456–461.

- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И. и др. 2010. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия. — Журнал общей биологии, 71 (2): 115–130.
- Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Иудин Д.И. и др. 2013. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородск. госуд. унив. 370 с.
- Гиляров А.М. 2001. Связь биоразнообразия с продуктивностью — наука и политика. — Природа, (2): 20–24.
- Жуйкова Т.В., Мелинг Э.В., Кайгородова С.Ю. и др. 2015. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале. — Экология, (3): 163–172.
- Ивантер Э.В. 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Ленинград: Наука. 246 с.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Ленинград: Наука. 318 с.
- Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С. 2003. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ. — Доклады Академии наук. 389 (2): 279–282.
- Карасёва Е.В., Телицина А.Ю. 1998. Методы изучения грызунов в полевых условиях. Москва: Наука, 227 с.
- Конева И.В. 1983. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока (пространственная структура населения). Новосибирск: Наука. 215 с.
- Маргалев Р. 1992. Облик биосферы. Москва: Наука. 254 с.
- Микроков В.С., Воробейчик Е.Л., Михайлова И.Н. 2014. Изменение разнообразия эпифитных лишайников в градиенте атмосферного загрязнения: что добавляет учёт таксономических, генетических и функциональных дистанций между видами? — Доклады Академии наук, 454 (1): 115–118.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука. 286 с.
- Природа Горьковской области. 1978. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во. 416 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2013а. Изменение индексов таксономического разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек. — Принципы экологии, 2 (6): 46–56.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2013б. Изменение таксономического и функционального разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек. — Успехи современной биологии, 133 (6): 575–587.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2013с. Использование чисел Хилла для оценки видового и таксономического разнообразия в группах местообитаний. — Принципы экологии, 3 (7): 23–36.
- Якимов В.Н., Шурганова Г.В., Черепенников В.В. и др. 2016. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области). — Биология внутренних вод (в печати).
- Allen B., Kon M., Bar-Yam Y. 2009. A new phylogenetic diversity measure generalizing the Shannon index and its application to phyllostomid bats. — The American Naturalist, 174 (2): 236–243.
- Barker G.M. 2002. Phylogenetic diversity: a quantitative framework for measurement of priority and achievement in biodiversity conservation. — Biological Journal of the Linnean Society, 76 (2): 165–194.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S. et al. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? — Nature, 471 (7336): 51–57.
- Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Jones K.E. et al. 2007. The delayed rise of present-day mammals. — Nature, 446 (7135): 507–512.
- Borda-de-Água L., Hubbell S.P., McAllister M. 2002. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: A multifractal analysis. — The American Naturalist, 159 (2): 138–155.
- Bryant J.A., Lamanna C., Morlon H. et al. 2008. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105 (S1): 11505–11511.

- Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. — *PLoS ONE*, 4 (5): e5695.
- Cardinale B.J., Srivastava D.S., Emmett Duffy J. et al. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. — *Nature*, 443 (7114): 989–992.
- Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. — *Ecology Letters*, 12 (7): 693–715.
- Chao A., Chiu C.-H., Jost L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45 (1): 297–324.
- Chao A., Chiu C.-H., Jost L. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 365 (1558): 3599–3609.
- Chave J. 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? — *Ecology Letters*, 16 (S1): 4–16.
- Chiu C.-H., Jost L., Chao A. 2014. Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. — *Ecological Monographs*, 84 (1): 21–44.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. — *Journal of Applied Ecology*, 35 (4): 523–531.
- Dainese M., Lepš J., de Bello F. 2015. Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. — *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17 (1): 44–53.
- Devictor V., Mouillot D., Meynard C. et al. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. — *Ecology Letters*, 13 (8): 1030–1040.
- Dirzo R., Young H.S., Galetti M. et al. 2014. Defaunation in the Anthropocene. — *Science*, 345 (6195): 401–406.
- Duffy J.E., Cardinale B.J., France K.E. et al. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. — *Ecology Letters*, 10 (6): 522–538.
- Durka W., Michalski S.G. 2012. Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. — *Ecology*, 93 (10): 2297–2297.
- Elton C. 1946. Competition and the structure of ecological communities. — *Journal of Animal Ecology*, 15 (1): 54–68.
- Faith D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. — *Biological Conservation*, 61 (1): 1–10.
- Harte J., Kinzig A., Green J. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. — *Science*, 284 (5412): 334–336.
- Helmus M.R., Ives A.R. 2012. Phylogenetic diversity–area curves. — *Ecology*, 93 (sp8): S31–S43.
- Hill M.O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. — *Ecology*, 54 (2): 427–432.
- Horn H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. — *The American Naturalist*, 100 (914): 419–424.
- Jetz W., Thomas G.H., Joy J.B. et al. 2012. The global diversity of birds in space and time. — *Nature*, 491 (7424): 444–448.
- Jones K.E., Bielby J., Cardillo M. et al. 2009. PanTHERIA: A species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. — *Ecology*, 90 (9): 2648–2648.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. — *Oikos*, 113 (2): 363–375.
- Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. — *Ecology*, 88 (10): 2427–2439.
- Kattge J., Diaz S., Lavorel S. et al. 2011. TRY — a global database of plant traits. — *Global Change Biology*, 17 (9): 2905–2935.
- Kissling W.D., Dalby L., Fløjgaard C. et al. 2014. Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. — *Ecology & Evolution*, 4 (14): 2913–2930.

- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. — *Ecology*, 73 (6): 1943–1967.
- Losos J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. — *Ecology Letters*, 11 (10): 995–1003.
- Lozupone C., Knight R. 2005. UniFrac: A new phylogenetic method for comparing microbial communities. — *Applied Environmental Microbiology*, 71 (12): 8228–8235.
- Magurran A.E., McGill B.J. (Eds.) 2010. *Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press. 368 p.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. — *Trends in Ecology & Evolution*, 21 (4): 178–185.
- Monnet A.-C., Jiguet F., Meynard C.N. et al. 2014. Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. — *Global Ecology and Biogeography*, 23 (7): 780–788.
- Morlon H., Schilck D.W., Bryant J.A. et al. 2011. Spatial patterns of phylogenetic diversity. — *Ecology Letters*, 14 (2): 141–149.
- Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. (Eds.) 2009. *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: An ecological and economic perspective*. Oxford: Oxford University Press. 368 p.
- Petchey O.L., Gaston K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. — *Ecology Letters*, 5 (3): 402–411.
- Pimm S.L., Jenkins C.N., Abell R. et al. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. — *Science*, 344 (6187): 1246752.
- Rao C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. — *Theoretical Population Biology*, 21 (1): 24–43.
- Simberloff D.S. 1970. Taxonomic diversity of island biotas. — *Evolution*, 24 (1): 23–47.
- Swenson N.G. 2014. *Functional and phylogenetic ecology in R*. New York: Springer. 212 p.
- Swenson N.G., Mi X., Kress W.J. et al. 2013. Species-time-area and phylogenetic-time-area relationships in tropical tree communities. — *Ecology & Evolution*, 3 (5): 1173–1183.
- Wang X., Swenson N.G., Wiegand T. et al. 2013. Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. — *Ecography*, 36 (8): 883–893.
- Warwick R.M., Clarke K.R. 1995. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. — *Marine Ecology Progress Series*, 129: 301–305.
- Warwick R.M., Clarke K.R. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. — *Journal of Applied Ecology*, 35 (4): 532–543.
- Webb C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. — *The American Naturalist*, 156 (2): 145–155.
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 (1): 475–505.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. — *Taxon*, 21 (2/3): 213.
- Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P. et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. — *Ecology Letters*, 13 (10): 1310–1324.
- Wilman H., Belmaker J., Simpson J. et al. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world’s birds and mammals. — *Ecology*, 95 (7): 2027–2027.
- Yakimov B.N., Iudin D.I., Solntsev L.A., Gelashvili D.B. 2014. Multifractal analysis of neutral community spatial structure. — *Journal of Theoretical Biology*, 343: 44–53.

COMPUTATIONAL ASPECTS OF THE PHYLOGENETIC ANALYSIS OF COMPARATIVE SEQUENCE DATA

Ward C. Wheeler

Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History; wheeler@amnh.org

The construction of phylogenetic trees based on sequence data presents interesting computational challenges usually not encountered in the analysis of anatomical or other qualitative data. In addition to the more familiar problems inherent in tree searching, comparative sequence data require the additional step of alignment. Each of these procedures is computationally “hard”. When these two operations are coupled, the joint activity is referred to as the General Tree Alignment Problem (GTAP), perhaps the most appropriate form of analysis for comparative sequence data. Since this optimization is also NP-hard, heuristic techniques have been brought to bear to allow researchers to identify useful solutions to empirical problems. Various exact and heuristic approaches are discussed here with reference to their computational burden. Advances in sequencing technology are greatly increasing the quantity of sequence data requiring analysis. Increasing time complexity in this light of new data streams is discussed.

ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА СРАВНИТЕЛЬНЫХ ДАННЫХ ПО СИКВЕНСАМ

Уорд К. Уилер

Построения филогенетических деревьев, основанные на сиквенсах, представляют интересные вычислительные проблемы, которые, как правило, не встречаются при анализе анатомических или других качественных данных. Сравнительные данные по сиквенсам, в дополнение к стандартным проблемам поиска деревьев, требуют специфического этапа выравнивания. Каждая из этих процедур является вычислительно «трудной». Объединение этих двух операций известно как General Tree Alignment Problem (GTAP): возможно, это наиболее подходящая форма анализа сравнительных данных по сиквенсам. Так как эта оптимизация также является NP-трудной, в неё задействованы эвристические методы, позволяющие выявлять практические

решения эмпирических проблем. В статье обсуждаются различные точные и эвристические подходы с указанием их вычислительных нагрузок. Достижения в области технологии секвенирования резко увеличивают количество сиквенсов, включаемых в анализ. В этом контексте обсуждается увеличение времени вычислений при включении новых потоков данных.

1. Introduction

As evolutionary biologists, we seek to accommodate and explain the broadest possible sample of comparative information including both phenotypic and genomic information. The construction of phylogenetic trees based on sequence data presents interesting computational challenges usually not encountered in the analysis of anatomical or other qualitative data. Although both types of information rely on tree-searching procedures, sequence data do not present themselves with pre-ordained correspondences. This adds to the process an additional computational challenge usually referred to as alignment.

Unfortunately, as is well-known, both of these operations (tree-searching and alignment) are NP-hard optimizations (Foulds, Graham, 1982; Day, 1987; Wang, Jiang, 1994; Roch, 2006), hence exact solutions for non-trivial data sets will not only be unfindable (at least with guarantee), but potentially exponential in number. This creates challenges in the definition of time-efficient and effective heuristic procedures. An additional factor lies within the specification of types of analysis based on different types of alignment, tree-searching and their interaction.

Here, I will discuss alternate methods of multiple sequence alignment (MSA) and their interaction with tree searching procedures. Several existing tools and oncoming empirical challenges will also be presented. The overall objective being to identify effective (in terms of optimality score) and efficient (in terms of time effort) analytical

procedures as we encounter mounting availability of sequence data.

2. Types of alignment

The core operation of all multiple alignment procedures (MSA) is pairwise alignment. Whether a pairwise alignment is to minimize dissimilarity, maximize similarity, and whatever method used to score the quality of the alignment (e.g. edit costs, probabilistic models), the time-complexity of the operation is proportional to the product of the lengths of the two input sequences ($O(n_1 n_2)$) or more simply the square of the length of the longest sequence in an analysis ($O(n^2)$). This string-match procedure is often referred to as the Needleman–Wunsch (Needleman, Wunsch, 1970) algorithm and is based on dynamic programming. The quadratic complexity means that if the sequences are doubled in length, the operation will take four times as long and so forth (reviewed in Wheeler, 2012).

This level of time complexity is actually more than just a worst-case scenario. Given that biological sequences are highly related and non-random (at least in the phylogenetic case), the algorithm of Ukkonen (1985) (or variants included in implementations such as Wheeler et al., 2013, 2015) can be used and time-complexity reduced to an average case of $O(n \log n)$ (Fig. 1). Storage (memory requirements) can also follow the time complexity.

The Needleman–Wunsch and Ukkonen procedures (as originally published) only align pairs of sequences. For phylogeneti-

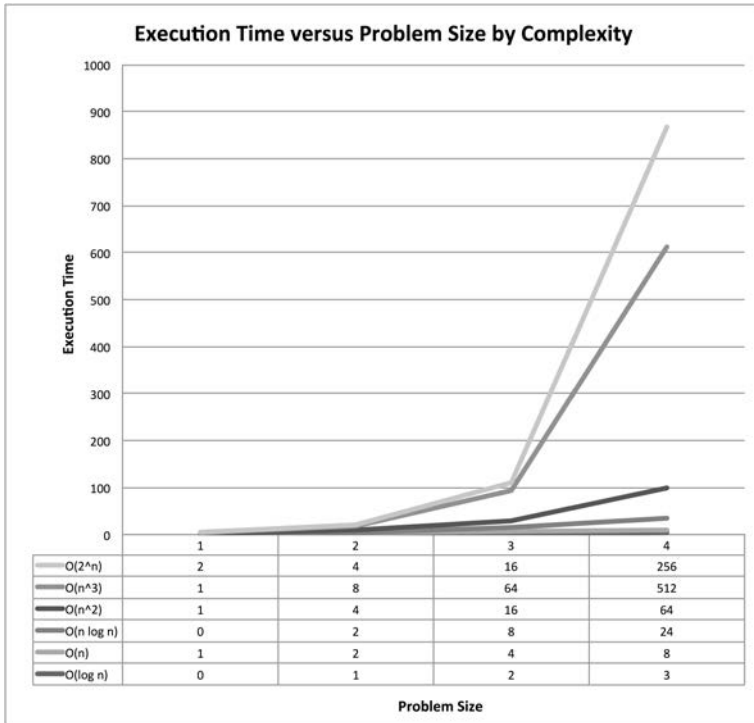


Fig. 1. The increase in execution time (by problem size) for several complexities for logarithmic $O(\log n)$, $O(n \log n)$, linear $O(n)$, quadratic $O(n^2)$, cubic $O(n^3)$, and exponential $O(2^n)$.

cally meaningful data sets, alignments of large numbers of sequences are required. Pairwise algorithms can be naively extended beyond two, but rapidly become unmanageable. For three sequences a cube with n^3 elements would be required, and for each element, 7 evaluations would have to take place as opposed to the 3 for pairwise. In the general case for m sequences of length n , n^m elements would need to be stored and $(2^m - 1)$ operations required at each element, for a time complexity of $O((2^m - 1)n^m)$. Even the smallest data sets would be beyond our analytical capabilities. This issue has led to the development of lower time and space complexity “progressive” alignment procedures (Feng, Doolittle, 1987). Progressive alignment, in essence, breaks down the ex-

ponential (in the number of sequences) to a series of pairwise alignments performed in an order determined in a variety of ways, most usually by a “guide-tree” (Fig. 2). A guide tree is not a phylogenetic tree, but simply a way to order pairwise alignments and their amalgamation into a single MSA. Progressive alignment reduce the exponential time complexity down to one linear in the number of sequences and quadratic in their length, $O((m - 1)n^2)$.

This reduction in complexity is welcome and makes many large data sets tractable. It does not, however, solve the entire problem. A key question remains of what determines a “good” alignment versus a “bad” one, or more precisely, how do we attach an optimality value (or score) to an MSA.

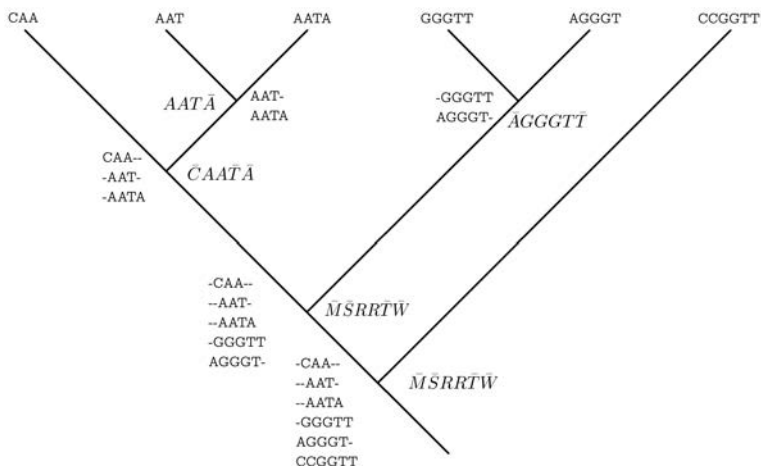


Fig. 2. Progressive alignment of Feng, Doolittle (1987). Pairwise alignments are performed in post-order tree traversal to create partial MSAs following once a gap, always a gap (left of vertices) or profile sequences (right of vertices) of IUPAC symbols for each column with a bar if a gap is also present in that aligned column. Redrawn after Wheeler (2012).

For pairwise alignment, scoring is straight forward, the distance between two sequences. We might do this in a variety of ways (see optimality criteria below), but once we have a distance between base pairs, or amino acids, we can apply this without fuss to a pair of sequences. However, once we move to three sequences, the process becomes more complicated. Two common approaches would be the sum of the (three) pairwise distances among the three aligned sequences. A second would be to sum the distance between each aligned sequence and a common or “centroidal” sequence that represents the center, or average of the three. The first approach is referred to as “Sum-of-Pairs”, or SP alignment (Carrillo, Lipman, 1988) and the second “Consensus” alignment (Gusfield, 1997). Furthermore, with four sequence a third approach is possible, that of “Tree” alignment (Sankoff, 1975), where alignments are created such that an overall evolutionary tree cost (in terms of summed

edge costs) is minimized. Each of these methods can result in different MSAs even though basic cost parameters (such as substitution and indel costs) are the same. An important question is which method is most appropriate, or best in a phylogenetic context.

3. Alignment in the context of phylogeny

Once we have dispensed with the historical atrocity of “by-eye” alignment (e. g. Kjer, 2004), we are left with three common approaches to automated MSA generation when we analyze comparative sequence data — SP, Consensus, and Tree. There are two general approaches to discussing this choice — those based on first principles of historical homology and those based on efficacy and time complexity, often of implementations.

On the theoretical side, the argument has been made recently (Padiál et al., 2014) and not so recently (e. g. Giribet et al., 2002; Faivovich et al., 2004; Prendini et al., 2005)

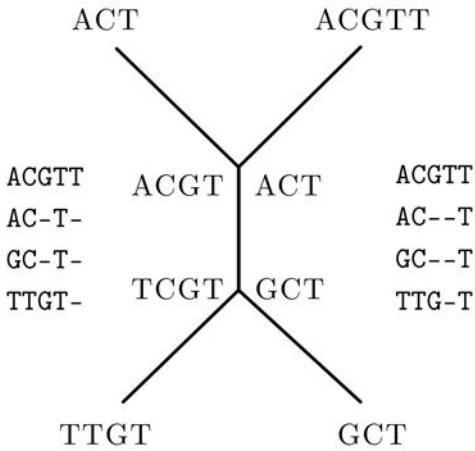


Fig. 3. “Tree” alignment showing median sequences (at internal vertices) and MSAs (multiple) on left and right. Note that there are two equally costly vertex assignments and derived alignments for this simple case. Redrawn after Wheeler (2012).

that since it is phylogenetic trees we are interested in, an alignment method based on trees is the only appropriate approach. Padiál et al. (2014) in their forceful analysis also adduce empirical data as to the efficacy (in terms of tree optimality) of the tree alignment approach at least as embodied in the program POY (Wheeler et al., 2013, 2015). They explore and criticize what they have named “similarity alignment” (i. e. SP) on the grounds that similarity as a means of reconstructing phylogeny (as with UPGMA) has been long rejected in favor of homology (and synapomorphy) based schemes. The homology implications of a potentially unique scheme for each possible phylogenetic scenario, termed “dynamic” homology (Wheeler, 2001), as opposed to the universal “static” homology statements produced by SP and consensus similarity alignments are argued to be vastly superior in explanatory power and more firmly rooted in the historical notions of derived homology (Fig. 3).

In addition to the theoretical and epistemological rationales for favoring tree alignment, heuristic efficacy is also an important factor. Since the original description of Direct Optimization (DO) (Wheeler, 1996; Varón, Wheeler, 2012) as an approach to the analysis of sequence data, many empirical analyses have shown substantial improvement in tree optimality (discussed more below) over other MSA methods. (e. g. Whiting et al., 2006; Lindgren, Daly, 2007; Giribet, Edgecombe, 2013). Ford and Wheeler (2016) in analyzing data sets from 62–1766 rDNA sequences (Giribet, Wheeler, 1999, 2001; Wheeler, 2007; Benson et al., 2013) as well as simulated data showed optimality improvements of up to 50% over SP and Consensus alignment implementations (Katoh et al., 2002a; Edgar, 2004; Larkin et al., 2007; Sievers et al., 2011). These analyses compared MSAs (implied alignments [Wheeler, 2003a] in the case of POY5) when subsequently analyzed by TNT (Goloboff et al., 2003) the preeminent parsimony tree search program. These results confirmed those of (Wheeler, Giribet, 2009) where in the case of over 5000 simulated data sets of Ogden and Rosenberg (2007) (also reanalyzed by Lehtonen, 2008), similarity MSAs *always* underperformed with respect to DO-based analysis.

To my knowledge, no analysis has ever been published where tree-alignment (at least as far as implemented by POY) has resulted in phylogenetic trees of inferior optimality value (i. e. parsimony score) to those based on any other MSA method.

4. Complexity of alignment

Commonly used MSA implementations — e. g. CLUSTALW (Higgins and Sharp, 1988), MAFFT (Katoh et al., 2002b, MUSCLE (Edgar, 2004) — are based around progressive alignment after pairwise align-

ments of input sequences, hence have a time complexity that is quadratic in both sequence length (n) and number (m), hence $O(m^2n^2)$. This may seem rather efficient, but the general MSA optimization problem itself, no matter whether SP, Consensus, or Tree is NP-hard (Wang, Jiang, 1994). As mentioned above, this implies both that optimal solutions (nor non-trivial data sets) will not be found, and that there are a potentially exponential numbers of such solutions. Basically, there is likely no identifiable, single “optimal” MSA (Wheeler, 1994).

Polynomial time approximations schemes (PTAS) have been developed for SP alignment with guaranteed bounds (Wang et al., 2000) employing a mix of exhaustive and lifted alignment (Wang, Gusfield, 1997; Wheeler, 1999). Mainly of analytical interest, a 1.47 bound can be ensured with a time complexity of $O(m^2n^9)$. This is clearly well beyond empirical utility (and for not such a great bound), but underscores the difficulty in determining high quality solutions.

The conditions of guarantee are rather loose, including all possible scenarios, and the reality of historical biological sequences is that they are much more “well-behaved” than the most general case would allow. There are no known guaranteed bounds for the DO algorithm (Wheeler, 1996), but performance in comparison with exact solutions in the three-sequence case has been examined (Varón, Wheeler, 2012). Depending on the rates of sequence (evolutionary) change, the DO algorithm has been shown to yield solutions within 3% to 10% of the optimal solution in biological realistic conditions. An $O(n^3)$ version of DO (Wheeler, 2003b) can perform better (exactly, unsurprisingly, in the three sequence case), but with an additional cost factor of the length of the sequences, n . When employed in empirical cases (with comparable time complexity tree

searches i. e. m^2 to m^3 for overall complexity of $O(m^{2-3}n^2)$, this still rather loose bound has been shown to be effective and more than competitive with other heuristics (Ford, Wheeler, 2016).

5. Complexity of tree searching

For most empirical systematists, the search for optimal (or at least optimal enough) trees occupies the greatest portion of their computational effort. For this reason, algorithmic efficiency and quality of implementation have been extremely important to practicing systematists since the first phylogenetic (i. e. non cluster-based) tree reconstruction software was produced in the 1980’s (Farris, 1978, 1988; Felsenstein, 1980; Mickevich, Farris, 1980; Swofford, 1990). Tree searching, as an operation, is not unique to sequence data, but its interaction with the dynamic homology concept yields a tight connection between the search for optimal homology schemes and optimal trees (General Tree Alignment Problem, GTAP, below).

The search for the optimal or “best” phylogenetic tree is well-known to be NP-hard. As for MSA, this implies that exact solutions for most datasets will be unavailable (time complexity $O(2^n)$) and potentially exponential in number. This is the case for all optimality criteria that have been examined including distances (Day, 1987), parsimony (Foulds, Graham, 1982), and likelihood (Roch, 2006). For smaller data sets (< 25 or so taxa), exact solutions can be found via Branch-and-Bound approaches (Land, Doig, 1960; Hendy, Penny, 1982). These methods rely on the examination of intermediate (partial) solutions and pruning large segments of the solution space. For this to perform well, the data need to be relatively clean and still may not yield much of an improved execution time — and may even be slower in

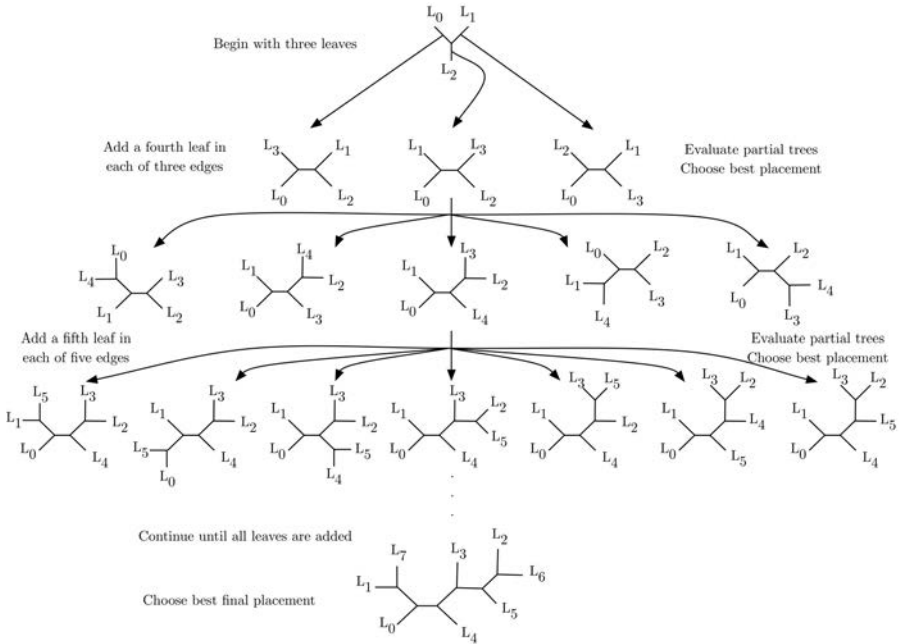


Fig. 4. Initial tree construction trajectory via the Wagner algorithm (Farris, 1970).

pathological cases. Modern empirical data sets are almost exclusively of the size that such an approach is impractical.

Again as with MSA, heuristic approaches are the main tool used to identify optimal trees. These can be organized into two sorts of approaches that are most frequently used in combination: trajectory and perturbation. Trajectory-based searches identify local neighborhoods of solutions, choose the best of them and advance to another neighborhood until no better solutions are found. Perturbation techniques, on the other hand, take a given solution and attempt to improve it by modifying the tree in ways which may not be immediately better, but may result in superior solutions at a later stage.

The nearly universally employed initial trajectory algorithm is the “Wagner” algorithm, named after a botanist (Wagner, 1961) but conceived by a computational systematist (Farris, 1970) constructs trees via sequential

addition of taxa to a growing tree. Initially, three taxa are chosen (either randomly or by distance), and each taxon added to the tree in each possible place. The optimality value is calculated for each of these candidate solutions and the tree with the best value chosen. This is continued until all taxa have been added to the tree (Fig. 4).

The time complexity of this operation is quadratic ($O(m^2)$), however, common practice is to perform a number of these, randomizing the addition order (this number can be thought to grow with the problem size adding an additional factor of m , see below).

These randomized Wagner build solutions are not, on their own, usually felt to be satisfactory and much improvement can be garnered by what is commonly referred to as branch-swapping, a form of tree refinement. There are two fundamental operations in branch-swapping: tree division and reattachment. In the first, the tree is divided

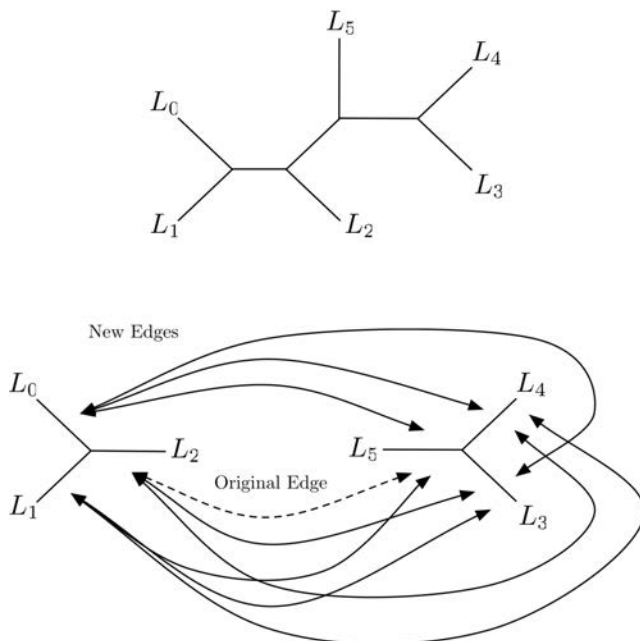


Fig. 5. Tree-Bisection and Regrafting (TBR) rearrangement neighborhood.

by removing an edge and in the second, re-attached in a new location via the creation of a new edge. The named forms of swapping differ in the set of new edges that can be created. In each case, a neighborhood of new tree solutions is identified and evaluated. The size of this neighborhood drives the time complexity of the operation.

Nearest-Neighbor-Interchange (NNI; Camin, Sokal, 1965; Robinson, 1971) generates the smallest neighborhood with the lowest time complexity ($O(m)$). In NNI, as with all swapping procedures, each internal edge is examined in turn. All edges are defined by two vertices, each of which is connected to two further edges. NNI deletes one of these connecting edges and creates two new trees by creating edges between the now unconnected vertex and the two remaining edges. Given that there are $(m - 3)$ edges in a tree with m taxa, the total number of tree rearrangements examined is $2(m - 3)$, hence the

linear time complexity (assuming tree optimality can be determined in constant time — a fallacy we will hold to for now).

Larger neighborhoods can be generated through the commonly referred to Subtree-Pruning-and-Regrafting (SPR) and Tree-Bisection-and-Regrafting (TBR) algorithms (initially undocumented and known under various names; Mickevich, Farris, 1980; Swofford, 1990; see Wheeler, 2012). SPR refinement involves breaking an edge and reattaching the unconnected vertex via new edges to each remaining edge (as opposed to only the proximate two of NNI). There are then $(2m - 7)$ reattachments for a total of $2(m - 3)(2m - 7)$ (Allen, Steel, 2001). Hence, SPR has quadratic time complexity in the number of taxa. TBR yields an additional factor of m by allowing edge connection not only to the root vertex of the disconnected tree, but to its internal edges as well. The exact neighborhood size depends

on the tree shape, but is cubic in the number of taxa (Fig. 5).

A typical trajectory search would involve a series of randomized Wagner builds followed by TBR branch-swapping refinement. This is often referred to as RAS+TBR (Goloboff, 1999) and given that the number of random additions usually scales with the number of terminals the overall strategy can be thought of as quartic, $O(m^4)$.

This rather daunting polynomial factor led Goloboff (1999) to search for methods with reduced time complexity based on the notion of “composite optima”. The RAS+TBR strategy just scales too poorly for large data sets over the entire tree. Yet, it may well arrange smaller components of the tree properly, at least for some subset of RAS+TBR runs. Goloboff reasoned that segments of the data set (perhaps 50 taxa or so; later named “sectors”) might well be in optimal or near optimal configuration, but the odds of getting a large number of sectors simultaneously well configured would be very small, hence requiring prohibitive RAS+TBR iterations. By combining this notion of sectors with breadth-first searching (Cormen et al., 2001), Goloboff (1999) proposed Sectorial-Searching (SS). In this branch-swapping refinement operation, the edge set available for initial deletion and reattachment is limited to those not in sectors (commonly, but not invariantly subtrees). The time complexity of this operation is still cubic, but with a reduction in constant factor of the cube of the number of sectors, k . If these sectors are roughly equal in size, time complexity can be reduced dramatically to $O((n/k)^3)$. Disc-Covering methods (Huson et al., 1999; Roshan et al., 2004) have many similarities with sectorial methods, but have several important differences in the way they define and resolve intermediate subproblems. This has been shown to

result generally inferior performance (Goloboff, Pol, 2007).

In apposition to trajectory heuristics, perturbation approaches accept immediately poorer solutions in hope of finding better ones further on down the search path. The motivation behind accepting sub-optimal solutions is that the optimality landscape has multiple “peaks” and that solutions between them are suboptimal. Perturbation methods are specifically designed to go from local to hopefully global solutions by traversing solution areas with reduced quality. The first use of this idea as an improvement on trajectory search came from Nixon (1999) in the form of the “parsimony ratchet.” The ratchet is a technique that begins with a local (i. e. trajectory) solution and strives to break through intermediate optimality barriers by reweighting subsets of characters and searching (via TBR) on the new (but related) data set. The reweighting scheme shifts the optimality landscape such that new optima may be reached via standard swapping. A second search, again typically via TBR, is then performed beginning with the reweighted result, but with weights returned to their original values. This is performed multiple times, each instance offering an opportunity to find a path from a local to a (more) global solution. The ratchet had an immediately salutary affect on analyses, first on the “Zilla” RBCL dataset (Chase et al., 1993; Nixon, 1999) and later on others (Giribet, Wheeler, 1999). The ratchet approach has had an enormous effect on tree searching not only by directly improving search results, but also by opening up thinking that lead to a number of other innovative approaches.

Following on the heels of Nixon’s ratchet, other perturbation techniques were developed, more directly adapted from simulated annealing. First developed for atomic bomb calculation in the 1950’s (Metropolis et al.,

1953; Kirkpatrick et al., 1983), simulated annealing mimics the process of the annealing of metals via stepped reductions in temperature. The key concepts are the analogues to temperature and energy state. When temperatures are relatively high, the probability of accepting a lower quality solution (higher energy, in this case inferior optimality score) increases, allowing the search to find global solutions through optimality valleys. Better (lower energy, superior optimality) solutions are always accepted. If the temperature is high enough, the search becomes a random walk with no influence of optimality score at all. As the temperature is gradually reduced, the probability of transitions to lower optimality is increasingly diminished, until they are forbidden entirely and the search becomes a standard trajectory. The trick to using the technique effectively is identifying the proper connections between the physical model of annealing and the optimization at hand, and the appropriate heating schedule. Goloboff's "Tree-Drifting" (Goloboff, 1999) uses elements of such a simulated annealing approach. In his method, the difference in tree scores between candidate trees is the analogue of energy difference with random factor moderating acceptance of sub-optimal tree solutions.

A method employing elements of both trajectory and perturbation actions, and employing populations of trees is referred to as Genetic Algorithm, or GA. The idea behind this optimization technique is to simulate the evolutionary process with mutation, recombination, and selection (Holland, 1975). As applied to tree searching (Moilanen, 1999, 2001), GA starts with a set of initial solutions (such as those from RAS+TBR) and mutates these via some type of perturbation. The pool of trees then undergoes a selection step, where the optimality value for the trees determines their continued presence in the

population. Those that survive selection then undergo recombination-corresponding components of trees (subtrees with the same leaf set) are exchanged. The order of these operations may vary, but these core operations are always components of GA optimization. Goloboff (1999) emphasized the recombination step in his "Tree-Fusing" method, which also adds in trajectory searches to improve solutions. At least in phylogenetic applications (including MSA; Notredame, Higgins, 1996), GA has not been shown to be very effective in generating solutions *de novo*, but has been extremely useful in improving existing solutions.

Each of the methods discussed above has found utility in empirical tree searching, and are nearly always used in combination. Implementations such as TNT (Goloboff et al., 2003; Goloboff, Pol, 2007) and POY (Wheeler et al., 2013, 2015) are explicit in their efforts to make these techniques available. Large analyses of up to thousands of unaligned (Ford, Wheeler, 2016) and tens of thousands of aligned (Goloboff et al., 2009) sequences demonstrate their combined effectiveness.

6. The GTAP and heuristic efficiency

The previous sections have described alignment and tree search as two separate operations. That is, in fact, how most phylogenetic analyses are performed, and how most systematists understand the problem of deriving phylogenetic trees from sequence data. This is, however, a limited and largely incorrect notion of the basic challenge. This does not mean that separate (i. e. 2-step) analyses do not have heuristic utility, merely that as a conceptualization and problem definition (with concomitant solution space and complexity) it is an erroneous path.

As discussed above, tree-alignment is the proper form of MSA in a phylogenetic

context, hence, the alignment be constructed to minimize the optimality score (originally parsimony) for a given tree. Known as the TAP (for Tree Alignment Problem), it is the “small” parsimony problem for a tree of unaligned sequence data and is NP-hard. If this tree is unknown, as is usually the case, then a tree search must also be performed with each tree evaluated in turn based on its tree alignment cost. This is the “large” parsimony problem for unaligned sequences and is referred to as the General Tree Alignment Problem or GTAP. Wrapping one NP-hard optimization inside of another makes this an exceptionally difficult, but empirically important, challenge.

Distinct alignment and tree searching operations can be thought of as one sort of GTAP heuristic. From the alignment perspective alone, there were only two efforts (of which I am aware) to construct alignments specifically with the objective of yielding optimal trees MALIGN (Wheeler, Gladstein, 1994, 1998) and TreeAlign (Hein, 1989a,b, 1990). These implementations would produce MSA results (one or more MSAs) that would then be fed into tree search programs to complete phylogenetic analysis. Although working towards tree-alignment, as with other MSA efforts the production of a single (or small number) of alignments used as a basis for the evaluations of a large number of trees (easily $> 10^9$) allows for a certain efficiency, but at a significant penalty in result quality.

The fundamental idea of the GTAP is that each tree, in essence, needs to be evaluated on the basis of its own alignment. That is, the alignment optimal (at least heuristically) for that tree. As tree space is searched, a potentially unique MSA would need to be generated for each candidate tree. Currently the most efficient heuristic procedure for this operation is Direct Optimization (DO; Wheeler, 1996; Varón, Wheeler, 2012) implemented

in successive versions of POY (Gladstein, Wheeler, 1997; Wheeler et al., 2005; Varón et al., 2008; Wheeler et al., 2013). DO creates a series of vertex sequences via tree traversal in acceptable time with worst case complexity $O(mn^2)$, but average case complexity on the order of $O(mn \log n)$. This has allowed analyses of sequences of length 2000 or more for more than 1000 sequences with unmatched optimality scores (Varón, Wheeler, 2013; Ford, Wheeler, 2016). Higher time complexity flavors of DO have been defined: e. g. “Iterative-Pass” optimization (Wheeler, 2003b) with the much greater time complexity of $O(n^3)$.

While DO constructs internal vertex sequences, other GTAP approaches have been based on using observed sequences as candidate vertex labels. These include “lifted” alignments (Wang et al., 1996; Wang, Gusfield, 1997), and the stronger “fixed-states” (Wheeler, 1999) and “Search-Based” optimization (Wheeler, 2003c). Each of these has complexities that are cubic in the number of taxa $O(m^3)$ after a quadratic setup phase $O(m^2n^2)$. In general, these methods do not yield results competitive with DO, but do have guaranteed bounds, hence are extremely useful for analytical purposes.

Direct GTAP solution attempts will likely always have a higher time complexity than tree searching on pre-aligned sequences, currently by a factor of n (all over factors being equal, which they are not). But two factors have to be noted on this front, first is the time expended in alignment part of the two-step approach, and second the quality of the resultant solution.

7. Optimality criteria and complexity

This discussion has so far been rooted in minimizing overall evolutionary score — parsimony. Each of the techniques discussed above (alignment, tree search, direct GTAP

optimization) can and often is accomplished within the framework of other optimality criteria, namely maximum likelihood and Bayesian posterior probability.

Sequence alignment in a maximum likelihood context was first proposed by Bishop and Thompson (1986) and later in successive efforts by Thorne and coworkers (Thorne et al., 1991, 1992; Thorne, Kishino, 1992). A tree alignment approach was proposed by Wheeler (2006) (reviewed in: Denton, Wheeler, 2012) implemented in POY3 and POY5.

Tree alignment in the general context of Bayesian analysis has produced a number of implementations including Profile-HMM (Krogh et al., 1994), HANDEL (Holmes, Bruno, 2001), SATCHMO (Edgar, Sjölander, 2003), ProAlign (Löytynoja, Milinkovitch, 2003), ALIFRITZ (Fleissner et al., 2005), BEAST (Lunter et al., 2005), and BaliPhy (Redelings, Suchard, 2005; Suchard, Redelings, 2006). Wheeler (2014) proposed a version of MAP based (as opposed to MC³) Bayesian tree alignment implemented in POY5.

The basic time complexity factors of statistical alignment, tree search and GTAP are still present as they are for parsimony, but usually have large additional constant factors resulting in vastly increased execution time. This is due to their need to evaluate statistical models of sequence evolution including a variety of parameters, most importantly branch/edge lengths. The most commonly used ML tree search tool in use today, RAxML (Stamatakis et al., 2005) as well as that for Bayesian, MrBayes (Huelsenbeck, Ronquist, 2003), consume many thousands of times more CPU cycles than that for parsimony, at least in the guise of TNT (Goloboff et al., 2003). Again, this is not due to any shortcoming in implementation, but the reality of parameter-rich model-based tree searching.

The same factors, yet increased again, affect Bayesian GTAP methods as well. In addition to even more enhanced parameters and prior distributions involved in Bayesian calculations, the reliance on MC³ methods adds enormous and problematic (in terms of stationarity requirements and their recognition) optimization factors (Mossel, Vigoda, 2005, 2006). In short, MSA, tree search, and GTAP can be approached in a variety of ways, and with a variety of tools, but all are burdened with the weight of NP-hard optimizations.

8. The coming deluge

In the past 10 years sequencing technology has rapidly advanced. This is largely due to the Human Genome Project and these technological fruits are now being reaped by systematic biology. Two important sources of comparative data are transcriptomic and whole genome sequencing. The first metazoan whole-genome phylogeny was only published in 2007 and then only for twelve species of very closely related *Drosophila* species (Clark et al., 2007). Even though whole genome costs are rapidly decreasing, faster even than Moore's Law, the large data sets produced now are based on the expressed portion of the genome, the transcriptome. Although the transcriptome represents less than 1% of the genome of most organisms, analyses based on these data have increased our available genomic information by three orders of magnitude in a short time. As an example, the metazoan analysis of Dunn et al. (2008) relied on 150 genes, followed the next year by Hejnöl et al. (2009) with nearly 1500. Riesgo et al. (2012) and Sharma et al. (2014) have produced data sets with greater than 20,000 genes. Concomitant with this, is an increase in the number of taxa from which these samples are derived. At present, transcriptomic analysis requires relatively freshly obtained specimens, and

this has limited the taxonomic expansion in some cases.

DNA-based techniques are now in development that will likely allow the determination of whole genomes from preserved museum specimens. This development will no doubt result in an explosion of taxonomic data that will threaten to overwhelm our current computational abilities. As we have seen, the general complexity of analysis of a genetic sequence is at worse quadratic in length, and linear in number of genes. This is a complexity we can handle at present. The taxon number factor is more daunting with a potentially quartic time complexity. Whole genomes will also provide a great deal more information than transcriptomes do presently and this will take effort to extract.

The challenges coming our way in the next few years are clear. We will have to identify computational methods that will produce, at least heuristically, optimal results. Furthermore, these methods will have to scale into the hundreds of thousands of terminals and potentially billions of base pairs. This will no doubt be assisted by the commodity parallelism now broadly available. Yet that will only generate a linear factor of improvement. To get to where we will need to be, only improved algorithms and potentially novel analytical approaches offer a path.

Acknowledgements

Thanks to Igor Pavlinov for the opportunity to review this topic.

References

Allen B., Steel M. 2001. Subtree transfer operations and their induced metrics on evolutionary trees. — *Annals of Combinatorics*, 5 (1): 1–13.

Benson D.A., Cavanaugh M., Clark K. et al. 2013. Genbank. — *Nucleic Acids Research*, 41 (D1): D36–D42.

Bishop M.J., Thompson E. A. 1986. Maximum likelihood alignment of DNA sequences. — *Journal of Molecular Biology*, 190 (2): 159–165.

Camin J.H., Sokal, R.R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. — *Evolution*, 19 (3): 311–326.

Carrillo H., Lipman D. 1988. The multiple sequence alignment problem in biology. — *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 48 (5): 1073–1082.

Chase M.W., Soltis D.E., Olmstead R.G., Morgan et al. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *RBCL*. — *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80 (3): 528–580.

Clark A.G., Eisen M.B., Smith D.R. et al. 2007. Evolution of genes and genomes on the *Drosophila* phylogeny. — *Nature*, 450: 203–218.

Cormen T.H., Leiserson C.E., Rivest R.L., Stein C. 2001. *Introduction to algorithms*. Cambridge (MA): The MIT Press, 2nd edition. 1180 p.

Day W.H.E. 1987. Computational complexity of inferring phylogenies from dissimilarity matrices. — *Bulletin of Mathematical Biology*, 49 (4): 461–467.

Denton J., Wheeler W.C. 2012. Trivial alignments in maximum likelihood analysis of nucleotide data. — *Cladistics*, 28 (5): 514–528.

Dunn C.W., Hejnól A., Matus D.Q. et al. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. — *Nature*, 452: 745–749.

Edgar R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. — *Nucleic Acids Research*, 32 (5): 1792–1797.

Edgar R.C., Sjölander K. 2003. SATCHMO: sequence alignment and tree construction using hidden Markov models. — *Bioinformatics*, 19 (11): 1404–1411.

Faivovich J., Garca P.C., Ananias F. et al. 2004. A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla pulchella* species group (Anura, Hylidae). — *Molecular phylogenetics and evolution*, 32 (3): 938–950.

Farris J.S. 1970. A method for computing Wagner trees. — *Systematic Zoology*, 19:83–92.

- Farris J.S. 1978. Wag78. Software and documentation. Publ. by author.
- Farris J.S. 1988. Hennig86. Version 1.5. Publ. by author.
- Felsenstein J. 1980. PHYLIP Version 1.0: Phylogeny Inference Package. <http://www0.nih.gov/jp/~jun/research/phylip/main.html?ref=herseybedava.info>
- Feng D.-F., Doolittle R.F. 1987. Progressive sequence alignment as a prerequisite to correct phylogenetic trees. — *Journal of Molecular Evolution*, 25 (4): 351–360.
- Fleissner R., Metzler D., von Haeseler R. 2005. Simultaneous statistical multiple alignment and phylogeny reconstruction. — *Systematic Biology*, 54 (4): 548–561.
- Ford E., Wheeler W. 2016. Comparison of heuristic approaches to the general-tree-alignment problem. — *Cladistics*, 32. in press. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/cla.12142/abstract?userIsAuthenticated=false&denied>.
- Foulds L.R., Graham R.L. 1982. The Steiner problem in phylogeny is NP-complete. — *Advances in Applied Mathematics*, 3 (1): 43–49.
- Giribet G., Edgecombe G.D. 2013. Stable phylogenetic patterns in scutigermorph centipedes (Myriapoda : Chilopoda : Scutigermorpha): dating the diversification of an ancient lineage of terrestrial arthropods. — *Invertebrate Systematics*, 27 (5): 485–501.
- Giribet G., Wheeler W.C. 1999. The position of arthropods in the animal kingdom: Ecdysozoa, islands, trees and the “parsimony ratchet”. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13 (3): 619–623.
- Giribet G., Wheeler W.C. 2001. Some unusual small-subunit ribosomal DNA sequences of metazoans. — *American Museum Novitates*, 3337: 1–14.
- Giribet G., Wheeler W.C., Muona J. 2002. DNA multiple sequence alignments. — DeSalle R., Giribet G., Wheeler W.C. (eds). *Molecular systematics and evolution: Theory and practice*. Basel: Birkhauser Verlag. P. 107–114.
- Gladstein D.S., Wheeler W.C. 1997. POY version 2.0. Program and documentation. New York: American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/scicomp/projects/poy.php>.
- Goloboff P. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. — *Cladistics*, 15 (4): 415–428.
- Goloboff P., Farris J.S., Nixon K. 2003. TNT (Tree analysis using New Technology) version 1.0. Program and documentation. Tucumán (Argentina). Published by the authors. <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt>.
- Goloboff P.A., Catalano S.A., Mirande J.M. et al. 2009. Phylogenetic analysis of 73 060 taxa corroborates major eukaryotic groups. — *Cladistics*, 25 (3): 211–230.
- Goloboff P.A., Pol D. 2007. On divide-and-conquer strategies for parsimony analysis of large data sets: Rec-I-DCM3 versus TNT. — *Systematic Biology*, 56 (3): 485–495.
- Gusfield D. 1997. Algorithms on strings, trees, and sequences: Computer science and computational biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 534 p.
- Hein J. 1989a. A new method that simultaneously aligns and reconstruct ancestral sequences for any number of homologous sequences, when the phylogeny is given. — *Molecular Biology and Evolution*, 6 (6): 649–668.
- Hein J. 1989b. A tree reconstruction method that is economical in the number of pairwise comparisons used. — *Molecular Biology and Evolution*, 6 (6): 669–684.
- Hein J. 1990. Unified approach to alignment and phylogenies. — *Methods in Enzymology*, 183: 626–645.
- Hejnól A., Obst M., Stamatakis A. et al. 2009. Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. — *Proceedings of the Royal Society, ser. B, Biological Sci.*, 276: 4261–4270.
- Hendy M.D., Penny D. 1982. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. — *Mathematical Biosciences*, 60: 133–142.
- Higgins D.G., Sharp P.M. 1988. Clustal: A package for performing multiple sequence alignment on a microcomputer. — *Gene*, 73 (1): 237–244.

- Holland J.H. (ed.). 1975. Adaptation in natural and artificial systems. Ann Arbor (MI): University of Michigan Press. 211 p.
- Holmes I., Bruno W.J. 2001. Evolutionary HMMs: a Bayesian approach to multiple alignment. — *Bioinformatics*, 17 (9): 803–820.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. 2003. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny, 3.1.2 edition. Program and documentation. at <http://morphbank.uuse/mrbayes/>.
- Huson D., Nettles S., Warnow T. 1999. Discovering, a fast converging method for phylogenetic tree reconstruction. — *Journal of Computational Biology*, 6 (3): 368–386.
- Katoh K., Misawa K., Kuma K., Miyata T. 2002a. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast fourier transform. — *Nucleic Acids Research*, 30 (14): 3059–3066.
- Katoh K., Misawa K., Kuma K., Miyata T. 2002b. MAFFT version 5.25: multiple sequence alignment program. — *Nucleic Acids Research*, 30 (14): 3059–3066.
- Kirkpatrick S., Gelatt C.D., Vecchi M.P. 1983. Optimization by simulated annealing. — *Science*, 220: 671–680.
- Kjer K. M. 2004. Aligned 18S and insect phylogeny. — *Systematic Biology*, 53 (3): 506–514.
- Krogh A., Brown M., Mian I.S. et al. 1994. Hidden Markov models in computational biology: applications to protein modeling. — *Journal of Molecular Biology*, 235 (5): 1501–1531.
- Land A.H. and Doig, A.G. 1960. An automatic method of solving discrete programming problems. *Econometrica*, 28 (3): 497–520.
- Larkin M.A., Blackshields G. et al. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. — *Bioinformatics*, 23 (21): 2947–2948.
- Lehtonen S. 2008. Phylogeny estimation and alignment via POY versus Clustal–PAUP: A response to Ogden and Rosenberg (2007). — *Systematic Biology*, 57 (4): 653–657.
- Lindgren A.R., Daly M. 2007. The impact of length-variable data and alignment criterion on the phylogeny of Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda). — *Cladistics*, 23 (4): 464–476.
- Löytynoja A., Milinkovitch M. C. 2003. ProAlign, a probabilistic multiple alignment program. — *Bioinformatics*, 19 (11): 1505–1513.
- Lunter G., Drummond A.J., Miklós I., Hein J. 2005. Statistical alignment: Recent progress, new applications, and challenges.— Nielsen R. (ed.). *Statistical methods in molecular evolution*. Springer. P. 375–406.
- Metropolis N.A., Rosenbluth A., Rosenbluth M. et al. 1953. Equation of state calculations by fast computing machine. — *J. Chem. Phys.*, 21 (6): 1087–1092.
- Mickevich M.F., Farris J.S. 1980. PHYSYS: Phylogenetic analysis system. Publ. by authors.
- Moilanen A. 1999. Searching for most parsimonious trees with simulated evolutionary optimization. — *Cladistics*, 15 (1): 39–50.
- Moilanen A. 2001. Simulated evolutionary optimization and local search: Introduction and application to tree search. — *Cladistics*, 17 (1): S12–S25.
- Mossel E., Vigoda E. 2005. Phylogenetic mcmc algorithms are misleading on mixtures of trees. — *Science*, 309: 2207–2209.
- Mossel E., Vigoda E. 2006. Limitations of markov chain monte carlo algorithms for bayesian inference of phylogeny. — *The Annals of Applied Probability*, 16 (4): 2215–2234.
- Needleman S.B., Wunsch C.D. 1970. A general method applicable to the search for similarities in the amino acid sequences of two proteins. — *Journal of Molecular Biology*, 48 (3): 443–453.
- Nixon K.C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. — *Cladistics*, 15 (4): 407–414.
- Notredame C., Higgins D.G. 1996. SAGA: sequence alignment by genetic algorithm. — *Nucleic Acids Research*, 24 (8): 1515–1524.
- Ogden T.H., Rosenberg M.S. 2007. Alignment and topological accuracy of the direct optimization approach via POY and traditional phylogenetics via ClustalW + PAUP*. — *Sys. Biol.*, 56:182–193.
- Padial J., Grant T., Frost D.R. 2014. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects

- of alignment and optimality criteria. — *Zootaxa*, 3825: 1–132.
- Prendini L., Weygoldt P., Wheeler W.C. 2005. Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA. — *Organisms Diversity and Evolution*, 5 (3): 203–236.
- Redelings B.D., Suchard M.A. 2005. Joint Bayesian estimation of alignment and phylogeny. — *Systematic Biology*, 54 (3): 401–418.
- Riesgo A., Andrade S.C., Sharma P.P. et al. 2012. Comparative description of ten transcriptomes of newly sequenced invertebrates and efficiency estimation of genomic sampling in non-model taxa. — *Frontiers in Zoology*, 9 (1): 1–24.
- Robinson D.F. 1971. Comparison of labelled trees with valency three. — *Journal of Combinatorial Theory*, 11 (2): 105–119.
- Roch S. 2006. A short proof that phylogenetic tree reconstruction by maximum likelihood is hard. — *IEEE/ACM Transactions on Computational Biology and Bioinformatics*, 3 (1): 92–94.
- Roshan U., Moret B., Williams T., Warnow T. 2004. Rec-I-DCM3: A fast algorithmic technique for reconstructing large phylogenetic tree. — *Proc. IEEE Computer Society Bioinformatics Conference CSB 2004*, Stanford (CA). P. 98–109.
- Sankoff D.M. 1975. Minimal mutation trees of sequences. — *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 28 (1): 35–42.
- Sharma P.P., Kaluziak S.T., Pérez-Porro A.R. et al. 2014. Phylogenomic interrogation of arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. — *Molecular Biology and Evolution*, 31 (11): 2963–2984.
- Sievers F., Dineen D., Gibson T.J. et al. 2011. Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega. — *Molecular Systems Biology*, 7 (1): 539.
- Stamatakis A., Ludwig T., Meier H. 2005. Raxml-iii: A fast program for maximum likelihood-based inference of large phylogenetic trees. — *Bioinformatics*, 21 (4): 456–463.
- Suchard M.A., Redelings B.D. 2006. Bali-Phy: Simultaneous Bayesian inference of alignment and phylogeny. — *Bioinformatics*, 22 (16): 2047–2048.
- Swofford D.L. 1990. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 2.4. Distributed by the Illinois Natural History Survey: Champaign, Illinois.
- Thorne J.L., Kishino H. 1992. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus datafreeing phylogenies from the artifacts of alignment. — *Molecular Biology and Evolution*, 9 (6): 1148–1162.
- Thorne J.L., Kishino H., Felsenstein J. 1991. An evolutionary model for maximum likelihood alignment of DNA sequences. — *Journal of Molecular Evolution*, 33 (2): 114–124.
- Thorne J.L., Kishino H., Felsenstein J. 1992. Inching toward reality: an improved likelihood model of sequence evolution. — *Journal of Molecular Evolution*, 34 (1): 3–16.
- Ukkonen E. 1985. Finding approximate patterns in strings. — *Journal of Algorithms*, 6 (1): 132–137.
- Varón A., Vinh, L.S., Bomash, I., and Wheeler, W.C. 2008. Poy 4.0. American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/scicomp/projects/poy.php>.
- Varón A., Wheeler W. C. 2012. The tree-alignment problem. — *BMC Bioinformatics*, 13: 293.
- Varón A., Wheeler W.C. 2013. Local search for the generalized tree alignment problem. — *BMC Bioinformatics*, 14: 66.
- Wagner W.H. 1961. Problems in the classification of ferns. — *Recent Advances in Botany*. Toronto: University of Toronto Press. P. 841–844.
- Wang L., Gusfield D. 1997. Improved approximation algorithms for tree alignment. — *Journal of Algorithms*, 25 (2): 255–273.
- Wang L., Jiang T. 1994. On the complexity of multiple sequence alignment. — *Journal of Computational Biology*, 1 (4): 337–348.
- Wang L., Jiang T., Gusfield D. 2000. A more efficient approximation scheme for tree alignment. — *SIAM J. Comput.*, 30 (1): 283–299.
- Wang L., Jiang T., Lawler E.L. 1996. Approximation algorithms for tree alignment with

- a given phylogeny. — *Algorithmica*, 16 (3): 302–315.
- Wheeler W.C. 1994. Sources of ambiguity in nucleic acid sequence alignment. — Schierwater B., Streit B., DeSalle R. (eds). *Molecular ecology and evolution: Approaches and applications*. Basel: Birkhäuser Verlag. P. 323–352.
- Wheeler W.C. 1996. Optimization alignment: The end of multiple sequence alignment in phylogenetics? — *Cladistics*, 12 (1): 1–9.
- Wheeler W.C. 1999. Fixed character states and the optimization of molecular sequence data. — *Cladistics*, 15 (4): 379–385.
- Wheeler W.C. 2001. Homology and the optimization of DNA sequence data. — *Cladistics*, 17 (1): S3–S11.
- Wheeler W.C. 2003a. Implied alignment. — *Cladistics*, 19 (3): 261–268.
- Wheeler W.C. 2003b. Iterative pass optimization. — *Cladistics*, 19 (3): 254–260.
- Wheeler W.C. 2003c. Search-based character optimization. — *Cladistics*, 19 (4): 348–355.
- Wheeler W.C. 2006. Dynamic homology and the likelihood criterion. — *Cladistics*, 22 (2): 157–170.
- Wheeler W.C. 2007. The analysis of molecular sequences in large data sets: where should we put our effort? — Hodkinson T.R., Parnell J.A.N. (eds). *Reconstructing the Tree of Life: Taxonomy and systematics of species rich taxa*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 113–128.
- Wheeler W.C. 2012. *Systematics: A course of lectures*. Wiley-Blackwell. 460 p.
- Wheeler W.C. 2014. Maximum a posteriori probability assignment (MAPA): An optimality criterion for phylogenetic trees via weighting and dynamic programming. — *Cladistics*, 30 (3): 282–290.
- Wheeler W.C., Giribet G. 2009. Phylogenetic hypotheses and the utility of multiple sequence alignment. — Rosenberg M.S. (ed.). *Perspectives on biological sequence alignment*. Berkeley (CA): University of California Press. P. 95–104.
- Wheeler W.C., Gladstein D.S. 1991–1998. *MALIGN*. Program and documentation. Documentation by Janies D., Wheeler W.C. New York. <http://research.amnh.org/scicomp/projects/malign.php>.
- Wheeler W.C., Gladstein D.S. 1994. *MALIGN*: A multiple sequence alignment program. — *Journal of Heredity*, 85 (5): 417–418.
- Wheeler W.C., Gladstein D.S., De Laet J. 1996–2005. *POY* version 3.0. Program and documentation. Documentation by Janies D., Wheeler W.C. Commandline documentation by De Laet J., Wheeler W.C. New York: American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/scicomp/projects/poy.php> (current version 3.0.11).
- Wheeler W.C., Lucaroni N., Hong L. et al. 2013. *POY* version 5.0. New York: American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/scicomp/projects/poy.php>.
- Wheeler W.C., Lucaroni N., Hong, L. et al. 2015. *POY* version 5: Phylogenetic analysis using dynamic homologies under multiple optimality criteria. — *Cladistics*, 31 (2): 189–196.
- Whiting A.S., Pellegrino K.C., Rodrigues M.T. 2006. Comparing alignment methods for inferring the history of the new world lizard genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38 (3): 719–730.

INTEGRATIVE TAXONOMY: TEN YEARS OF PRACTICE AND LOOKING INTO THE FUTURE

Tricia C. Goulding, Benoît Dayrat¹

Department of Biology, The Pennsylvania State University; ¹bdayrat@gmail.com

With a global crisis in species extinction, the field of taxonomy has been under pressure to speed-up the description and naming of new species before they disappear. This led to passionate debates in the early 2000's about the utility and limitations of DNA barcodes for taxonomy. In response to this debate, Integrative Taxonomy was developed as a way to incorporate DNA sequences into species discovery and species identifications, while maintaining that “traditional” taxonomic research is fundamental to delineating and understanding species. In the ten years since Integrative Taxonomy was proposed, DNA sequences have become prevalent in species description and have been widely used in biodiversity surveys. DNA sequences have become a valuable tool for species discovery but cannot greatly speed up species description which require careful work by trained experts. With the proliferation of DNA barcodes, there is increased need to link newly discovered species with proper names and describe their natural history. High-throughput sequencing has revolutionized many fields of biology, and will undoubtedly be incorporated into alpha-taxonomy in the future. However, in order to move forward with Integrative Taxonomy, it is fundamental that DNA sequences can be linked to individual specimens, and the use of multiplex identifiers with high-throughput sequencing has not yet matched the low cost of uni-directional Sanger sequencing. Only by linking DNA sequences to specimens can individual variation within species be described and can fundamental questions of “which species have been described?” and “which species are new for science?” be answered.

ИНТЕГРАТИВНАЯ СИСТЕМАТИКА: ДЕСЯТЬ ЛЕТ ПРИМЕНЕНИЯ И ВЗГЛЯД В БУДУЩЕЕ

Триша Гулдинг, Бенуа Дейра

В связи с глобальной угрозой вымирания видов систематика оказалась перед необходимостью ускорения описания и именованя новых видов прежде их исчезновения. В начале 2000-х гг. это привело

к горячим дебатам по поводу возможностей и ограничений использования ДНК-баркодинга в систематике. В качестве реакции на эти дебаты возникла интегративная систематика как способ, сочетающий использование ДНК-сиквенсов в выявлении и идентификации видов с признанием фундаментальности «традиционных» систематических исследований для понимания границ и природы видов. Спустя 10 лет после формулировки идей интегративной систематики использование ДНК стало превалировать в описании видов и получило широкое применение в изучении биоразнообразия. Секвенирование ДНК стало важным инструментом для выявления видов, но оно не может существенно ускорить описание видов, которое требует внимательного исследования квалифицированных специалистов. Широкое распространение ДНК-баркодинга приводит к необходимости «связывания» вновь открываемых видов с соответствующими названиями и описания их биологии. Высокопроизводительное секвенирование ДНК революционизировало многие разделы биологии и в будущем несомненно будет включено в альфа-систематику. Однако для развития интегративной систематики крайне важно, чтобы ДНК-сиквенсы могли быть «привязаны» к конкретным экземплярам, а использование множественных идентификаторов на основе высокопроизводительного секвенирования пока не сравнялось по доступности с простым секвенированием по Сэнгеру. Только «связывание» ДНК-сиквенсов с экземплярами может позволить описывать внутривидовую изменчивость и получать ответы на ключевые вопросы: «что за виды были описаны?» и «какие виды — новые для науки?».

1. Introduction

Taxonomy has deeply changed in the first decade of the 21st century. A major change is that DNA sequences are now routinely included in papers on species diversity, which was not the case ten years ago. This radical change cannot be understood out of a historical context which is worth briefly presenting here.

In a visionary paper entitled “The Biological Diversity Crisis” (the shorter “biodiversity” had not come yet to existence), Wilson (1985) expressed a series of ideas that laid the foundation for most of the discussions that were to come on species diversity and taxonomy. Those ideas include the urgent need to explore the earth’s species diversity so that attempts could be made to conserve it, the fact that millions of species are still undescribed and unknown, and, importantly,

the lack of taxonomists who could describe species. After the Convention on Biological Diversity, in 1992, by the United Nations, the interest and concern for biodiversity continued to grow internationally. For instance, the US National Science Foundation launched its PEET (Partnership for Enhancing Expertise in Taxonomy) program in 1995 (Rodman, 2007), as an attempt to support taxonomic studies of poorly known taxa and train a new generation of taxonomists.

Interestingly, in the exact same decade, i. e., the 1990s, Sanger sequencing became increasingly affordable. It is the second piece of that historical puzzle. In the early 1990s, getting DNA sequences was time-consuming and expensive, reserved to some rare labs of molecular systematics. By 2000, Sanger sequencing had become fast, common, and inexpensive.

Finally, one should not forget a third and essential piece of the puzzle, the conceptual development of phylogeography, which also took place during that same period (Avise et al., 1987; Avise, Ball, 1990; Avise, 2000). In the 1990s, DNA sequences (and, for the most part, mitochondrial COI sequences) were already part of phylogeographic studies in exploring intraspecific variation. In that regard, phylogeography played a critical pioneering role. Other important concepts emerged during the last decade of the 20th century as well, such as Moritz's (1994) Evolutionary Significant Unit (ESU), which also directly depends on the use of DNA sequences for delineating species-level units.

With the new century came new discussions around the general theme of "what taxonomy for the 21st century?" or "what future for taxonomy?". By 2000, the time was ripe to incorporate modern scientific advances into taxonomic practice. A conceptual framework was in place, which had already demonstrated that species-level units could be delineated and species variation explored using DNA sequences. A technique was routinely available and cheap. And, obviously, huge needs existed because most of the Earth's species diversity was — and still is — unknown and that we were — and still are — lacking the taxonomists to study it. As often in science, but most especially in taxonomy, discussions quickly became heated. Any new proposal was seen by taxonomists as a direct attack coming from outsiders who did not know the field of taxonomy. There were a few years (mostly from 2002 to 2005) during which the exchanges were quite lively, to say the least. That was the context in which Integrative Taxonomy was defined (Dayrat, 2005).

The idea of integrative taxonomy came up mostly as an attempt to provide a constructive response to the unfruitful debate

generated by the first publications on DNA barcoding and DNA taxonomy (e. g., Baker et al., 2003; Hebert et al., 2003; Tautz et al., 2003). Indeed, as soon as the use of short fragments of DNA sequences for identifying species was proposed, quarrels arose over taxonomy between — with only a slight exaggeration — those supporting molecules and those supporting morphology. A main issue in that debate was that the different tasks of taxonomy were not distinguished clearly enough. Taxonomists discover, describe, name, classify, and identify species. Those different tasks are all connected but they each present distinct challenges.

The fundamental idea on which Integrative Taxonomy is based is that, because species delineation is difficult, it should be based on as many tools available as possible. It is pointless to argue whether molecules or morphology should be used to delineate species. Instead, the variation of different kinds of data (DNA sequences, morphology, behavior, etc...) should be studied and integrated to obtain a broad view on species boundaries. Since 2005, many authors have adopted Integrative Taxonomy as a sound approach to species delineation — Dayrat's (2005) paper has been cited more than 400 times so far.

In the present contribution, we review the changes that took place in the last ten years and led to DNA sequences now playing a major role in alpha-taxonomy. We also discuss some challenges that remain regarding integrative taxonomy. Looking into the future, we discuss the use of high-throughput next-generation sequencing in alpha-taxonomy and the challenges associated with it.

2. The major role of DNA sequences in biodiversity research

DNA barcoding (Hebert et al., 2003) and DNA taxonomy (Tautz et al., 2003) claimed that short fragments of DNA had the prom-

ise to speed up taxonomy and help solve the biodiversity impediment. The idea behind was simple. There are not enough taxonomists given the huge diversity that remains to be discovered and traditional taxonomy is too slow. One of the strongest criticisms expressed about those DNA-based approaches was that they neglected the link with traditional species names and, through them, a goldmine of information accumulated over more than two centuries about species (Dayrat, 2005; Teletchea, 2010; and references therein). Species diversity could be explored, but the link with the past literature would be lacking. Obviously, DNA sequences would need taxonomists because only they could go through the taxonomic literature to find species names and retrieve valuable biological information.

However, the most important issue in the original papers on DNA barcoding and DNA taxonomy probably was that species delineation and species identification were confused. Differences between species identification and species delineation are deep and it is essential to understand them. Species identification should be as easy, fast, and as reliable as possible. A distinctive, external color trait may be enough or DNA sequences may be needed, as in the case of cryptic species. It should not matter which data are best or necessary for identification. Species identification is what comes at the very end, after the real hard work has been done. Indeed, species units should first be delineated before they can be identified, regardless of whether it is based on DNA sequences or morphology.

Species discovery starts in the field, when individuals are collected, but new species are not necessarily recognized as new in the field. Hypotheses are often formed in the field based on observations of morphology, habitat, and behavior. Evaluation of these hypotheses with taxonomic research is then

needed and often reveals some taxa with high morphological variation, as well as unseen cryptic diversity. Yet, field collecting may not be done by experts, which can make describing species more difficult if notes and photographs do not describe relevant natural history information. The core of taxonomic research is the delineation of species boundaries, which addresses the following question: given a number of specimens, what species are there? It seems simple, but in reality it is complicated because of individual and eventually other kinds of within-species variation. Everything in life varies and variation is the essence of biodiversity but it also is the reason why studying it is so difficult.

As the core of taxonomic research, delineating species boundaries should not be done as fast as possible, because fast research rarely rhymes with good research. It is unfortunate because the need for taxonomy is immense, i. e., considerable amounts of new species wait to be discovered and described. Anybody with any bit of taxonomic experience will agree that working on a taxon in which new species have been described (and new names created) recklessly and carelessly in the past is basically a taxonomic nightmare. So, poor-quality work is not an option. Some would argue that current species descriptions include character information that is not useful in diagnosing species, and that more concise species descriptions are needed. This has led to the recent creation of the term “turbo-taxonomy”, which has been applied to recent descriptions of species in hyper-diverse groups of invertebrates (Butcher et al., 2012; Riedel et al., 2013). As the expertise of taxonomists is greatly needed to address undescribed biodiversity, there is certainly a need to be efficient in producing species descriptions. At the same time, this methodology may be less applicable in less diverse groups or those with complicated tax-

onomic history. A lesson from the past tells us that the best service to future taxonomists and future users of taxonomic data is to produce good work, i. e., accurate species units. It may take time, which unfortunately we do not have a lot of given the multiple threats to biodiversity and a lack of experts, but there is no such thing as fast and good science, at least not in the realm of taxonomy.

When standardized DNA-based approaches to taxonomy were first proposed (Baker et al., 2003; Hebert et al., 2003; Tautz et al., 2003), they generated vigorous debate. While some were ardently opposed to using DNA sequences for taxonomy (Ebach, Holdrege, 2005) or believed it would be too inefficient (Holyński, 2010), others were enthusiastic about how it could revolutionize taxonomy (Miller, 2007) and the proposal gained many supporters (Blaxter et al., 2005; Valentini et al., 2009; Teletchea, 2010; Mitchell, 2011). For animals, a region of the mitochondrial cytochrome oxidase I gene (COI) was selected as a barcode region due to the ease of PCR amplification in a broad variety of taxa, and a mutation rate that enables many closely related species to be distinguished. In plants and other gross taxonomic groups it has been debated which locus should be used as a DNA barcode and in some cases multiple loci are used (Kress, Erickson, 2008; Zimmermann et al., 2014).

The choice of a mitochondrial marker for the animal DNA barcode was controversial because the mode of mitochondrial inheritance and the evolution of the mitochondrial genome differ from the nuclear genome and therefore the two genomes may differ in how they estimate evolutionary relationships (Rubinoff, 2006). Also, gene trees may not represent species trees and the analysis of a single molecular marker should be interpreted cautiously regarding the evolutionary history of a group (Degnan, Rosenberg, 2009). Others

have pointed out the potential difficulty in determining a “barcode gap”, or a universal threshold separating intraspecific and interspecific diversity (Meyer, Paulay, 2005; Hickerson et al., 2006). The potential limitations and debate about using a mitochondrial marker have been discussed in many reviews of DNA barcoding (Waugh, 2007; Frézal, Leblois, 2008; DeWalt, 2011) and do not need to be repeated here, but suffice it to say that the limitations have not prevented the adoption of DNA barcoding.

As the number of groups in which DNA barcoding has been applied has grown, it has become clear that levels of genetic divergence representative of multiple species will differ between taxonomic groups, and therefore a standard and universal threshold for delineating species is not practical. However, that does not interfere with the ability of individual studies to delineate species within their respective taxonomic groups. The identification of a “barcode gap” as a threshold for delineating species within a group has not been found in all taxonomic groups and may be complicated in species-poor data sets; in these cases, other loci and data are needed to delineate species (Meyer, Paulay, 2005; Meier et al., 2006; Boyer et al., 2007; Piganeau et al., 2011; Dellicour, Flot, 2015). There is also likely to be a few taxa in any group that present additional challenges for delineation (van Velzen et al., 2012). Yet in many taxa there is a barcode gap that enables reliable species-level delineation which can be tested using different analytical methods (Lefébure et al., 2006; Puillandre et al., 2012; Fujisawa, Barraclough, 2013).

DNA sequences are now frequently used to examine intraspecific genetic diversity within morphospecies, and this has resulted in many discoveries of morphologically cryptic lineages that need further study (Bickford et al., 2007). DNA sequences have

the additional benefit of standardizing biodiversity surveys of unknown groups across systems so that data can be compared, and the completeness of sampling can be analyzed with DNA sequence accumulation curves (Smith et al., 2009). While there will be a degree of error in initial estimations using mitochondrial DNA, DNA sequences have been undoubtedly useful in biodiversity surveys, especially in groups in which morphological identifications are difficult or time-consuming (Bhadury et al., 2006; Hajibabaei et al., 2011). DNA sequencing has also been invaluable in revealing cryptic microbial biodiversity from environmental samples via metagenomics, which is now being done with high-throughput sequencing (Roesch et al., 2007; Rajendhran, Gunasekaran, 2011). It has been more difficult to define “species” in many of the microbial taxa compared to metazoans due to frequent horizontal gene transfer. Thus, the taxonomic status of many molecular operational taxonomic units of microbes remains uncertain, although different strategies are being developed to produce molecular operational taxonomic units that approximate species (Caron et al., 2009; Bruno et al., 2015). Bibliographic searches reveal that DNA sequences are now pervasive in studies of biodiversity (Teletchea, 2010). Interestingly, many studies use *COI* sequences to estimate biodiversity or cryptic diversity without explicitly characterizing it as a barcoding approach (Faurby et al., 2011; O’Loughlin et al., 2011; Liu et al., 2013), and many others use the same locus (*COI*) to study phylogeography within species (Abellán et al., 2009; DeBoer et al., 2014; Einfeldt et al., 2014).

It is pertinent to point out here that there are fundamental differences in approaches between the use of *COI* sequences in biodiversity surveys (with a reference or not to DNA barcoding) and their use in phylogeographic studies or broader systematic studies.

While information about the origin of species is relevant to understanding species diversity, it is not strictly needed in order to delineate and describe species. It often requires research at the population level which is beyond the scope of biodiversity surveys. For phylogenetic studies, there is a clear need to utilize more than one marker in order to better reconstruct species relationships and resolve geographic or ecological patterns in speciation. Using both nuclear and mitochondrial DNA sequences enables taxa to be more confidently supported and more accurately represent species diversification. It has therefore become expected that phylogenetic studies should utilize multiple genetic loci to investigate the evolutionary history of a particular clade and this has become common practice (e. g., Frey, Vermeij, 2008; Leavitt et al., 2013; Tamar et al., 2015). Ideally, biodiversity surveys could also incorporate multilocus data to delineate species (Fujita et al., 2012), but large numbers of individuals are usually sequenced in order to get an estimate of species diversity, and there is often not enough time or resources to sequence multiple loci from a large number of samples in order to comprehensively investigate phylogenetic relationships at multiple levels. With many undescribed species needing the attention of taxonomists, obtaining multilocus data for each species description will often not be the best use of resources.

Efforts recently emerged to incorporate DNA barcoding into broader studies in biodiversity and ecology (Kerr et al., 2007; Janzen et al., 2009; Ward et al., 2009; Leray et al., 2012; Dincă et al., 2015) and a large amount of sequence data is continually being added to databases (e. g., Genbank, CBOL). A major challenge that we already face is the curation of those sequences, from the permanent storage of an actual specimen associated with a

particular sequence to the species binominal name attached to that sequence. In that regard, Integrative Taxonomy provides us with a framework for linking the new and massive acquisition of COI sequences with other data on species diversity, such as natural history, historical literature, past museum collections, etc... Needless to say, challenges remain. Some are discussed below.

3. Current challenges in Integrative Taxonomy

The past ten years have shown that the scientific community has broadly and enthusiastically adopted the use of DNA sequences in biodiversity studies. Regardless of the heated exchanges that took place in the early years after the emergence of DNA barcoding, DNA sequences are now routinely used in species diversity studies, often without any reference to barcodes or barcoding. However, important challenges remain with respect to the integration of the data from DNA sequences with all the rest of taxonomic information (Padial et al., 2010; Tan et al., 2010; Jörger et al., 2014).

Many DNA sequences are being accumulated, mostly because it is technically easy and fast — little training is required. There is no question that it is a great thing for biodiversity and taxonomy because molecular data are clearly invaluable. DNA sequences can provide quick and amazingly interesting biodiversity estimates. So, if nothing else, they say how many species there are within a particular region or taxon, given a number of individuals. For people interested in some biogeographic or ecological questions, a species count may be enough. However, trying to answer the question “what species are there?” is far more informative than the question “how many species are there?” Far more informative but far more complicated as well, because it requires to deal with taxonomic

data with which only well-trained experts are normally familiar, such as the taxonomic literature, nomenclatural history, natural history, behavior, anatomy, and within-species variation of traits. So, in other words, as insightful as getting DNA sequences is to answer the question “how many species are there”, it only is a beginning and not an end in itself. And it is the beginning of studies that can take a long time and sophisticated taxonomic training. DNA sequences will not speed-up taxonomic research because the core of Integrative Taxonomy means dealing with the question “what species are there?” which requires considerable training, additional data, and time.

How cryptic species have been dealt with in the recent years illustrates well the current reality of biodiversity studies. DNA sequence data has revealed the presence of morphologically cryptic species across the tree of life, but it often is unclear to the users of this sequence data whether species names already exist and could be applied to those units, or if new names are needed. This is especially prevalent in invertebrates, in which biodiversity is high but still poorly known. Often, a complex of cryptic species is referred to by the name of a known species and cryptic species are given a numeric designation (e. g., Hebert et al., 2004; García-Morales, Elías-Gutiérrez, 2013; Dayrat et al., 2014). The naming of new species can be left for subsequent publications, but often these cryptic species end up left in limbo without a subsequent effort to address naming. This data on the presence of cryptic species is being left for future study by other taxonomists, but in some cases there may be no other expert working on the group who can name the species. If the species names are not addressed at the time species are being studied, it could be a long time before the names are addressed.

So, at the core of the integration of DNA sequences with other taxonomic data are the species names. Suppose a series of species that are well delineated. Which species have been named in the past? Which species are new to science? Answering these two questions means that one has to deal with the nomenclatural history of a taxon. There is no way out. In that regard, it is worth reiterating here again the critical importance of checklists of species names. These are frequently not considered of high scientific importance but should be valued for their essential contribution to the biodiversity studies. Without checklists of species names, the biodiversity of a group cannot be investigated, at least not within a context of Integrative Taxonomy. Identifying all the species names created within a given group, those available for use and those not available, makes it possible for investigators to apply names — old or new — to species being delineated. And, as surprising as it might seem to some people, a fact is that putting together a species checklist is far more time consuming and difficult than delineating species using COI sequences. Nomenclature is not a mere formality that can be overlooked for biological studies. Without names, DNA sequences are disconnected from historical data on natural history and geographic distribution. It is important that we do not let this divide between traditional taxonomy and DNA sequence data continue to grow and potentially generate a gap between these types of data.

Another key aspect of the Integrative Taxonomy which requires enormous time efforts and expertise is the actual description of the species that need to be described, i. e., all the species new to science and all the species that have been named in the past but remain poorly known and need to be re-described properly. Indeed, beyond names, closely-related species are entities that dif-

fer in ways that need to be described. Differences in nucleotide sequences certainly are part of biodiversity, but other differences should not be neglected. Morphological, anatomical, behavioral, and ecological differences between closely related species need to be described for species diversity to take all its deep and real meaning. Biodiversity goes well beyond counting species in a location or in a group. Biodiversity is about the characteristics of each of those closely-related species. Unfortunately, there remains a bottleneck in the number of trained experts who can describe species once they are delineated. And, unfortunately, describing species is time consuming, but it is necessary in order to provide useful information to all scientists that seek to study species and their communities.

Finally, it may be worth reinforcing here the critical importance of natural history data directly collected in the field. Experts should be present in the field when surveying biodiversity whenever possible. Taxonomists are above all naturalists, and one has to be an expert in a particular group to know what traits to pay attention to, what natural history data to collect, etc... Collectors bringing all kinds of specimens from the field play an immense role in biodiversity studies, but the eye of an expert is irreplaceable. Regardless of how they are collected in the field and by whom, natural history data are critical for the species diversity. It needs to be included in papers and attached to voucher specimens being deposited in museums or somewhere accessible to other researchers (Martin, 1990; Funk et al., 2005).

In cases where organisms were fixed in formalin for study, there are two types of vouchers which need to be deposited for species identifications: specimens preserved for anatomy and those which have been used for DNA sequencing. Molecular sequences

need to be directly linked in papers to catalogued voucher specimens so that they can be referenced or evaluated by others. Many DNA barcode sequences in databases like GenBank are misidentified, and when questions arise about the identity of the organisms they often cannot be checked because they lack voucher specimens. In addition, taxonomic identifications may need to be updated as additional data is collected, and therefore the original specimens need to be available. Currently, determining the reliability of a taxonomic identifications used for a DNA barcode requires searching through the original papers to determine which specimens were used for sequencing. To address this problem, Chakrabarty and colleagues have proposed a revised system for authors to rank the reliability of taxonomic identifications in sequence databases based on the material used for sequencing, i. e., type and non-type sources (Chakrabarty et al., 2013). If the GenSeq system were to be used in future submissions, it would help those using DNA barcodes for species identification to recognize the reliability of the taxonomic identifications.

We also wish to emphasize again the importance of within-species variation. The perils of describing a species from one specimen have been acknowledged for a long time; an obvious risk is that the same species is liable to be described multiple times with different names, causing a great deal of confusion. The same principle applies to using DNA sequences for species diversity. In particular, sampling species from across their geographic range is important as it provides information about intraspecific genetic variability, and makes future species identification more accurate (Bergsten et al., 2012).

Ultimately, as was originally emphasized (Dayrat, 2005), Integrative Taxonomy should take place within a revisionary framework.

Unfortunately, like checklists of species names, revisions are highly regarded only by a small fraction of researchers. Regardless of that, taxonomic revisions allow comprehensive studies in which everything that matters in taxonomy (individual variation, nomenclatural history, field data, effective species delineation, etc...) can be integrated properly. However, taxonomic revisions take time and expertise.

4. Taxonomy in the era of high-throughput sequencing

Rapid advances in high-throughput sequencing have revolutionized many fields in biology with applications from human health to ecosystem diversity. Genomic studies have gone beyond sequencing the human genome to sequencing the human microbiome (Gill et al., 2006; Turnbaugh et al., 2006; De Filippo et al., 2010) and have great potential to improve our understanding of genetic diseases. As the cost for high-throughput sequencing has declined in recent years, it has become increasingly feasible to pursue genomic studies of non-model organisms. The ability to sequence a genome or analyze large numbers of genes from a species at lower cost opened up new investigative directions for answering evolutionary questions. While the analysis of such large amounts of data presents many computational challenges, phylogenomics has begun to be applied to understanding the deep evolutionary relationships across taxa (Prasad et al., 2008; Finet et al., 2010; Meusemann et al., 2010; Kocot et al., 2011).

Analyzing entire genomes or using transcriptomes to analyze large numbers of loci is considered ideal for answering challenging evolutionary questions: more data should resolve problems in identifying the relationships between organisms. A variety of next-generation sequencing techniques have begun to be applied to systematics and

phylogenetics such as restriction-site-associated DNA sequencing (RAD-seq), RNA-seq and hybrid enrichment, which all involve sequencing many regions of the genome without PCR. Those methods may be used to address various biological questions, but there are also various limitations: RAD-seq is a useful technique for sequencing the same regions from multiple individuals without a lot of time invested, but is most appropriate for investigating shallowly diverged groups; RNA-seq cannot be used for many samples previously collected because high-quality RNA is required, and hybrid enrichment techniques require significant time and monetary investment to design capture probes (Lemmon, Lemmon, 2013). Sequencing large genomic regions from a many specimens becomes less practical when evolutionary relationships are being examined across a large diversity of species. In these cases, one approach is to modify standard PCR protocols and then pool the PCR products into a high-throughput sequencing run.

Pooling PCR products in a high-throughput sequencing run is already common protocol in microbial genomics (Roesch et al., 2007; Stoeck et al., 2010; Webster et al., 2010). For microbes, the 16S ribosomal DNA is the standard genetic marker used to distinguish taxonomic units. To analyze diversity in a sample, the 16S region is amplified from DNA in the sample and multiplex identifiers (MIDs) can be attached to different environmental samples (Kozich et al., 2013) in order to pool them all into a sequencing run. Bioinformatics programs can later demultiplex the sequences using the unique barcode tags. With high sequencing coverage from new high-throughput sequencing platforms, it is now possible to multiplex more samples while retaining adequate sequencing depth, thus reducing the cost per sample. Genetic sequencing has proved especially useful

for quantifying taxonomic units for bacterial communities and microbiota difficult to identify morphologically. High-throughput sequencing has also proved useful to investigating fungal diversity (O'Brien et al., 2005; Unterseher et al., 2011). As high-throughput sequencing has been advanced on the 454 (Roche), MiSeq (Illumina) and Ion Torrent (Life Technologies) sequencing platforms, additional methods and protocols have been developed to multiplex samples for sequencing in high-throughput sequencing runs as well as many bioinformatics pipelines produced for analyzing the data. In theory, these techniques used for analyzing microbial diversity are applicable to other taxa as well. With the recent advances in the length of sequencing reads and decreasing prices, are we ready to start applying high-throughput sequencing to analyzing metazoan biodiversity?

The application of high-throughput sequencing to investigating animal species diversity depends on how we view biodiversity. Studies interested in quantifying changes in species richness across a landscape differ in their approach to those seeking to discover unknown species. Recognizing species will require utilizing genomic regions with higher rates of evolution that those investigating phylogenetic relationships between anciently diverged taxa. In the case of studying alpha-taxonomy, each DNA sequence needs to be directly linked to an individual specimen. Ever since Darwin, the core of taxonomy has been to examine variation to delineate species. Thus, our understanding of species diversity significantly increases when individuals are examined from many localities across their geographic range. Studying diversity at the species-level requires sequencing large numbers of individuals, and differs essentially from investigations at higher levels of taxonomic hierarchy which usually utilize much fewer individuals per taxon.

The development of new techniques to use high-throughput sequencing to sequence targeted regions of the genome instead of random portions has made it possible to focus on a few genetic markers which are homologous across taxa and known to be phylogenetically informative. With these approaches a modest number of loci may be utilized from each sample, but a larger number of samples are able to be analyzed. However, to investigate the relationships between closely related species, including the discovery of cryptic species, we need to be able to match individual sequences to individual specimens. Therefore, we cannot attach one MID tag to all samples found in a particular location and pool them for high-throughput sequencing. For higher-level taxonomic questions sequences might be easily matched to extremely divergent taxa without unique MID tags, but for closely related species in need of delineation, each individual needs its own MID tag. In metazoans, the cytochrome oxidase subunit I (*COI*) is a widely used marker for species delineation. Several studies have pioneered investigating metazoan diversity with high-throughput sequencing by applying MIDs to PCR products (targeted amplicon sequencing or parallel tagged sequencing) for several loci known to be useful for phylogenetic inference (Bybee et al., 2011; O'Neill et al., 2013; Clarke et al., 2014). These studies have proved that techniques developed to distinguish different environmental DNA samples in a high-throughput sequencing run can be adapted to identifying sequences from individual organisms for biodiversity studies.

The concept of using MIDs is an essential one for taxonomy. Using DNA sequences to delineate species requires being able to link each individual sequence back to an actual specimen. Attaching a unique MID to a sample containing a variety of species is quite

economical, but attaching a unique MID to each individual specimen adds a significant cost. Compared to studies of microbial and fungal diversity that seek to look at species richness within a sample, many more MIDs are needed to pool PCR products from a large number of metazoans in a sequencing run in order to match sequences back to individuals. While the cost of sequencing has declined, the cost for producing primers to attach MIDs to PCR products has not declined greatly. One way to reduce the cost of indexes is to use a dual-indexing approach, which allows the MIDs to be used in different combinations to uniquely identify a larger number of samples (Fadrosh et al., 2014).

Protocols to add MIDs to the PCR products in a second step after amplification have also been developed (so that the MIDs can be reused for multiple genomic regions from the same individual), but they still do not reduce the cost significantly enough when a large number of individuals (hundreds) would be combined in a run. The costs for sequencing a high number of individuals in a high-throughput sequencing run is significantly higher than sequencing fewer individuals for a larger number of genes because of the need for a greater number of MID tags. In order to sequence 576 samples for several loci in a sequencing run would require a set of 24 forward and 24 reverse purified indexing primers, in addition to the original PCR primers with adapters to attach the indexes, which results in a high initial (financial) investment to adopt this methodology. Utilizing high-throughput sequencing without using MIDs to label each individual specimen would entail losing critical data. In fact, sequences would then be useless for taxonomic study. We would be limited to say how many species exist in a particular environmental sample, but we could not go back to the specimens

that have been collected and do the actual taxonomic work, especially describing new species. In comparison, the cost of investigating species diversity is still lower using uni-directional Sanger sequencing, following up with sequencing in the reverse direction from selected individuals and sequencing of additional loci as needed.

Another issue for current high-throughput sequencing technologies is rarely mentioned. In order to use targeted amplicon sequencing of PCR products, the size of the PCR products must be smaller than the read length in Sanger sequencing. Clarke's study using the Ion Torrent only used 133 bp of the *COI* region compared to the 710 bp routinely sequenced using Folmer primers (Clarke et al., 2014). Using other sequencing technology, Bybee and collaborators sequenced the 28S and 18S regions frequently used in metazoan phylogenetics, but had to divide the genes into PCRs of 4 overlapping regions of 400–600 bp to assemble them in the 454 run (Bybee et al., 2011). The Illumina MiSeq has advanced to producing read lengths up to 600 bp (300 bp paired end reads) but, in practice, the length of a locus that can be sequenced with this technology must still be less than 600 bp in order to have overlap between the reads so that there would not be a gap in the middle of the sequence with low coverage. Sequencing technology will undoubtedly advance to the point that sequencing reads will be long enough to accommodate longer PCR fragments, but sequencing much smaller regions of a gene with high-throughput sequencing would compromise the number of informative sites that can be used for phylogenetic analysis compared to Sanger sequencing.

Many studies have championed the cost-savings that can be achieved using high-throughput sequencing. Certainly the amount of sequences produced for the cost has drastically declined on some sequencing

platforms. However, in the case of sequencing for taxonomy, it is necessary to utilize the longest sequencing reads available so that the entire sequence with its' MID can be obtained and linked back to a given individual specimen. If these MIDs were to be re-used for many sequencing runs, the overall cost could eventually be cheaper than bi-directionally sequencing thousands of specimens with Sanger sequencing. Yet, the initial investment for the MIDs is quite high. It is therefore still currently much cheaper to sequence large numbers of specimens with uni-directional Sanger sequencing than to pool high numbers of MID-labeled PCR products for a few loci into a high-throughput sequencing run.

High throughput sequencing has revolutionized diverse fields of biology by allowing us to gain a great deal of genomic data from diverse taxa to understand deep evolutionary relationships and many aspects of organismal biology. There is great promise that this technology will one day revolutionize alpha-taxonomy by allowing us to sequence many genomic regions from a large number specimens and still be able to match sequences to individual specimens at a low cost.

5. Conclusion

In 2010, the United Nations declared the International Year of Biodiversity to highlight the multitude of threats species are facing and to encourage international collaboration to address challenges in conservation. Yet, even with public awareness of threats to species diversity and efforts to protect it, undescribed species are going extinct faster than they can be recognized (Vitousek et al., 1997; Hooper et al., 2012; Costello et al., 2013). The biodiversity crisis described thirty years ago by Wilson (1985) is still ongoing. In fact, its pace does not cease to increase. So, massive and effective efforts are needed

to explore the Earth's species diversity. Any constructive initiative is welcome!

Regardless of (or maybe thanks to) the heated exchanges that took place for a few years following the first publications on DNA barcoding and DNA taxonomy, single-marker DNA sequences have been embraced as an important step in evaluating species diversity, despite the imperfect nature of the data. In particular, DNA sequence data can greatly enhance our taxonomic knowledge when morphological differences are rare, confusing, rare, or simply absent. New applications of DNA barcode data continue to be developed, including metabarcoding of environmental samples to estimate community composition, monitor biodiversity over time or to detect invasive species, as well as match different life history stages and sexual dimorphism to a species (Taberlet et al., 2012; Ji et al., 2013; Bohmann et al., 2014; Glowska et al., 2014; Puncher et al., 2015).

Taxonomy and taxonomists are too often unfairly and negatively criticized. It goes without saying that our field could still be improved. However, taxonomists are not responsible for the two most important issues with respect to biodiversity: the fact that species diversity has been under attack for decades due to all kinds of human activities, and the lack of funds and jobs in taxonomy. Also, the fact that DNA sequences have been adopted so enthusiastically by taxonomists in the past decade shows that taxonomy can — and in fact does — change, even radically. Routinely using DNA sequences for evaluating species diversity is a great thing for taxonomy. Clearly, taxonomy rejuvenated in the past ten years.

One of the major negative criticisms of taxonomy has often been that it is too slow. The promise that getting DNA (*COI*) sequences is going to speed up taxonomy to the point where unknown species diversity

would rapidly become known is an illusion. Knowing that a species exists thanks to a few *COI* sequences merely is a first step towards knowing that species. Is it new to science or has it been already named? If already named, what have naturalists said about it in past years? What is its general biology? How can it be recognized in the field? In what microhabitat is it found? Is it common or rare? How does it differ from closely-related species? How does it interact with other species? What are its adaptations (physiological, behavioral, morphological) to its habitat? All those questions, among others, cannot be answered by *COI* sequences alone but they are the actual steps that are needed to know a species. The taxonomists who can answer those questions have skills and expertise that cannot be acquired overnight. And good taxonomic research takes time, like all research. In that regard, we wholeheartedly agree with Tan and collaborators when they claim that “DNA sequences will not speed-up taxonomic research, but will lead to the estimation of more accurate species boundaries based on a more satisfactory amount of data” (Tan et al., 2010, p. 59).

High-throughput next-generation sequencing has not yet reached the point where it can be used as quickly or cost-effectively as standard Sanger sequencing techniques for taxonomic studies of biodiversity. However, it clearly is going to become real in the near future. Sooner or later, it will be possible to sequence longer fragments of genes from well-tagged individual genomes that will be directly and unambiguously connected to specific individual specimens. Looking into the future, however, it is essential that DNA sequences obtained for biodiversity research, whether through Sanger sequencing or next-generation sequencing, can be matched to individual specimens so that species can continue to be properly described by trained experts.

There is a difference between knowing that a species exists and knowing that species. Integrative Taxonomy provides a general framework to help people to know species better. Let us hope we can get to know as many species as possible as their decline inexorably continues.

Acknowledgements

We thank Igor Pavlinov for the opportunity to reflect on Integrative Taxonomy.

The Dayrat lab is supported by the National Science Foundation (DEB 1419394) and the Eberly College of Science at the Pennsylvania State University.

References

- Abellán P., Millán A., & Ribera I. 2009. Parallel habitat-driven differences in the phylogeographical structure of two independent lineages of Mediterranean saline water beetles. — *Molecular Ecology*, 18 (18): 3885–3902.
- Avisé J.C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge: Harvard University Press. 447 p.
- Avisé J.C., Arnold J., Ball R.M. et al. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489–522.
- Avisé J.C., Ball R.M. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. — *Oxford surveys in evolutionary biology*, 7: 45–67.
- Baker C.S., Dalebout M.L., Lavery S., Ross H.A. 2003. www.DNA-surveillance: applied molecular taxonomy for species conservation and discovery. — *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (6): 271–272.
- Bergsten J., Bilton D.T., Fujisawa T. et al. 2012. The effect of geographical scale of sampling on DNA barcoding. — *Systematic Biology*, 61 (5): 851–869.
- Bhadury P., Austen M.C., Bilton D.T. et al. 2006. Development and evaluation of a DNA-barcoding approach for the rapid identification of nematodes. — *Marine Ecology Progress Series*, 320: 1–9.
- Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S. et al. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. — *Trends in Ecology and Evolution*, 22 (3): 148–155.
- Blaxter M., Mann J., Chapman T. et al. 2005. Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. B: Biological Sciences*, 360 (1462): 1935–1943.
- Bohmann K., Evans A., Gilbert M. T. P. et al. 2014. Environmental DNA for wildlife biology and biodiversity monitoring. — *Trends in Ecology & Evolution*, 29 (6): 358–367.
- Boyer S.L., Baker J.M., Giribet G. 2007. Deep genetic divergences in *Aoraki denticulata* (Arachnida, Opiliones, Cyphophthalmi): a widespread “mite harvestman” defies DNA taxonomy. — *Molecular Ecology*, 16 (23): 4999–5016.
- Bruno F., Marinella M., Santamaria M. 2015. e-DNA meta-barcoding: From NGS raw data to taxonomic profiling. — Picardi E. (ed.). *RNA Bioinformatics*. New York: Springer. P. 257–278.
- Butcher B.A., Smith M.A., Sharkey M.J., Quicke D.L.J. 2012. A turbo-taxonomic study of Thai aleiodes (aleiodes) and aleiodes (arcaleiodes) (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) based largely on *COI* barcoded specimens, with rapid descriptions of 179 new species. — *Zootaxa*, 3457: 1–232.
- Bybee S.M., Bracken-Grissom H., Haynes B.D. et al. 2011. Targeted amplicon sequencing (TAS): A scalable next-gen approach to multilocus, multitaxa phylogenetics. — *Genome Biology and Evolution*, 3: 1312–1323.
- Chakrabarty P., Warren M., Page L. M., Baldwin C. C. 2013. GenSeq: An updated nomenclature and ranking for genetic sequences from type and non-type sources. — *ZooKeys*, 346: 29–41.
- Clarke L.J., Czechowski P., Soubrier J. et al. 2014. Modular tagging of amplicons using a single PCR for high-throughput sequencing. — *Molecular Ecology Resources*, 14 (1): 117–121.
- Costello M.J., May R.M., Stork N.E. 2013. Can we name Earth’s species before they go extinct? — *Science*, 339 (6118): 413–416.

- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 85 (3): 407–415.
- Dayrat B., Goulding T.C., White T.R. 2014. Diversity of Indo-West Pacific *Siphonaria* (Mollusca: Gastropoda: Euthyneura). — *Zootaxa*, 3779 (2): 246–276.
- DeBoer T.S., Naguit M.R.A., Erdmann M. V. et al. 2014. Concordance between phylogeographic and biogeographic boundaries in the Coral Triangle: conservation implications based on comparative analyses of multiple giant clam species. — *Bulletin of Marine Science*, 90 (1): 277–300.
- Degnan J.H., Rosenberg N.A. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. — *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (6): 332–340.
- Dellicour S., Flot J.-F. 2015. Delimiting species-poor data sets using single molecular markers: A study of barcode gaps, Haplowebs and GMYC. — *Systematic Biology*, 64 (6): 900–908.
- DeWalt R.E. 2011. DNA barcoding: a taxonomic point of view. — *Journal of the North American Benthological Society*, 30 (1): 174–181.
- Dincă V., Montagud S., Talavera G. et al. 2015. DNA barcode reference library for Iberian butterflies enables a continental-scale preview of potential cryptic diversity. — *Scientific Reports*, 5, 12395.
- Ebach M.C., Holdrege C. 2005. More taxonomy, not DNA barcoding. — *BioScience*, 55 (10): 823.
- Einfeldt A.L., Doucet J.R., Addison J.A. 2014. Phylogeography and cryptic introduction of the ragworm *Hediste diversicolor* (Annelida, Nereididae) in the Northwest Atlantic. — *Invertebrate Biology*, 133 (3): 232–241.
- Fadrosh D.W., Ma B., Gajer P. et al. 2014. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform. — *Microbiome*, 2 (1): 1–7.
- Faurby S., Jørgensen A., Kristensen R.M., Funch P. 2011. Phylogeography of North Atlantic intertidal tardigrades: Refugia, cryptic speciation and the history of the Mid-Atlantic Islands. — *Journal of Biogeography*, 38 (8): 1613–1624.
- De Filippo C., Cavalieri D., Di Paola M. et al. 2010. Impact of diet in shaping gut microbiota revealed by a comparative study in children from Europe and rural Africa. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107 (33): 14691–14696.
- Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marlétaz F. 2010. Multigene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants. — *Current Biology*, 20 (24): 2217–2222.
- Frey M.A., Vermeij G.J. 2008. Molecular phylogenies and historical biogeography of a circum-tropical group of gastropods (Genus: *Nerita*): implications for regional diversity patterns in the marine tropics. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48 (3): 1067–1086.
- Frézal L., Leblois R. 2008. Four years of DNA barcoding: Current advances and prospects. — *Infection, Genetics and Evolution*, 8 (5): 727–736.
- Fujisawa T., Barraclough T.G. 2013. Delimiting species using single-locus data and the generalized mixed Yule coalescent approach: A revised method and evaluation on simulated data sets. — *Systematic Biology*, 62 (5): 707–724.
- Fujita M.K., Leaché A.D., Burbrink F.T. et al. 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. — *Trends in Ecology and Evolution*, 27 (9): 480–488.
- Funk V. A., Hoch P. C., Prather L. A., Wagner W. L. 2005. The importance of vouchers. — *Taxon*, 54 (1): 127–129.
- García-Morales A.E., Elías-Gutiérrez M. 2013. DNA barcoding of freshwater Rotifera in Mexico: Evidence of cryptic speciation in common rotifers. — *Molecular Ecology Resources*, 13 (6): 1097–1107.
- Gill S.R., Pop M., Deboy R.T. et al. 2006. Metagenomic analysis of the human distal gut microbiome. — *Science*, 312 (5778): 1355–1359.
- Głowska E., Dragun-Damian A., Broda L. et al. DNA barcodes reveal female dimorphism in syringophilid mites (Actinotrichida: Prostigmata: Cheyletoidea): *Stibarokris phoeni-*

- conaias* and *Ciconichenophilus phoeniconaias* are conspecific. — *Folia Parasitologica*, 61 (3): 272–276.
- Hajibabaei M., Shokralla S., Zhou X. et al. 2011. Environmental barcoding: A next-generation sequencing approach for biomonitoring applications using river benthos. — *PLoS ONE*, 6 (4): e17497.
- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., Dewaard J.R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. — *Proceedings of the Royal Society, Ser. B: Biological Sciences*, 270 (1512): 313–321.
- Hebert P.D.N., Penton E.H., Burns J.M. et al. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astrartes fulgerator*. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101 (41): 14812–14817.
- Hickerson M.J., Meyer C.P., Moritz C. 2006. DNA barcoding will often fail to discover new animal species over broad parameter space. — *Systematic Biology*, 55 (5): 729–739.
- Holyński R.B. 2010. Taxonomy and the mediocrity of DNA barcoding — Some remarks on PACKER et al. 2009: DNA barcoding and the mediocrity of morphology. — *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 68 (1): 143–150.
- Hooper D.U., Adair E.C., Cardinale B.J. et al. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. — *Nature*, 486 (7401): 105–108.
- Janzen D.H., Hallwachs W., Blandin P. et al. 2009. Integration of DNA barcoding into an ongoing inventory of complex tropical biodiversity. — *Molecular Ecology Resources*, 9 (s1): 1–26.
- Ji Y., Ashton L., Pedley S. M. et al. 2013. Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding. — *Ecology Letters*, 16 (10): 1245–1257.
- Jinbo U., Kato T., Ito M. 2011. Current progress in DNA barcoding and future implications for entomology. — *Entomological Science*, 14 (2): 107–124.
- Jörger K.M., Neusser T.P., Brezinger B., Schrödl M. 2014. Exploring the diversity of mesopammic gastropods: How to collect, identify, and delimitate small and elusive sea slugs? — *American Malacological Bulletin*, 32 (2): 290–307.
- Kerr K.C.R., Stoeckle M.Y., Dove C.J. et al. 2007. Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds. — *Molecular Ecology Notes*, 7 (4): 535–543.
- Kocot K.M., Cannon J.T., Todt C. et al. 2011. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. — *Nature*, 477 (7365): 452–456.
- Kozich J.J., Westcott S.L., Baxter N.T. et al. 2013. Development of a dual-index sequencing strategy and curation pipeline for analyzing amplicon sequence data on the MiSeq Illumina sequencing platform. — *Applied and Environmental Microbiology*, 79 (17): 5112–5120.
- Kress W.J., Erickson D.L. 2008. DNA barcodes: genes, genomics, and bioinformatics. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105 (8): 2761–2762.
- Leavitt S.D., Esslinger T.L., Spribille T. et al. 2013. Multilocus phylogeny of the lichen-forming fungal genus *Melanohalea* (Parmeliaceae, Ascomycota): Insights on diversity, distributions, and a comparison of species tree and concatenated topologies. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66 (1): 138–152.
- Lefebvre T., Douady C.J., Gouy M., Gibert J. 2006. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: Proposal of a molecular threshold to help species delimitation. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40 (2): 435–447.
- Lemmon E.M., Lemmon A.R. 2013. High-throughput genomic data in systematics and phylogenetics. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44 (1): 99–121.
- Leray M., Boehm J.T., Mills S.C., Meyer C.P. 2012. Moorea BIOCOTE barcode library as a tool for understanding predator–prey interactions: insights into the diet of common predatory coral reef fishes. — *Coral Reefs*, 31 (2): 383–388.
- Liu H.-P., Hershler R., Lang B., Davies J. 2013. Molecular evidence for cryptic species in a

- narrowly endemic western North American springsnail (*Pyrgulopsis gilae*). — *Conservation Genetics*, 14 (4): 917–923.
- Martin N. A. 1990. Voucher specimens: A way to protect the value of your research. — *Biology and Fertility of Soils*, 9 (2): 93–94.
- Meier R., Shiyang K., Vaidya G., Ng P.K.L. 2006. DNA barcoding and taxonomy in Diptera: a tale of high intraspecific variability and low identification success. — *Systematic Biology*, 55 (5): 715–728.
- Meusemann K., Von Reumont B.M., Simon S. et al. 2010. A phylogenomic approach to resolve the arthropod tree of life. — *Molecular Biology and Evolution*, 27 (11): 2451–2464.
- Meyer C.P., Paulay G. 2005. DNA barcoding: Error rates based on comprehensive sampling. — *PLoS Biology*, 3 (12): 2229–2238.
- Miller S.E. 2007. DNA barcoding and the renaissance of taxonomy. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (12): 4775–4776.
- Mitchell A. 2011. DNA barcoding is useful for taxonomy: a reply to Ebach. — *Zootaxa*, 2772: 67–68.
- Moritz C. 1994. Defining “evolutionarily significant units” for conservation. — *Trends in Ecology and Evolution*, 9 (10): 373–375.
- O’Brien H.E., Parrent J.L., Jackson J.A. et al. 2005. Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples. — *Applied and Environmental Microbiology*, 71 (9): 5544–5550.
- O’Loughlin P.M., Paulay G., Davey N., Michonneau F. 2011. The Antarctic region as a marine biodiversity hotspot for echinoderms: Diversity and diversification of sea cucumbers. — *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58 (1): 264–275.
- O’Neill E.M., Schwartz R., Bullock C.T. et al. 2013. Parallel tagged amplicon sequencing reveals major lineages and phylogenetic structure in the North American tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*) species complex. — *Molecular Ecology*, 22 (1): 111–129.
- Padial J.M., Miralles A., De la Riva I., Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy. — *Frontiers in Zoology*, 7: 1–14.
- Piganeau G., Eyre-Walker A., Grimsley N., Moreau H. 2011. How and why DNA barcodes underestimate the diversity of microbial eukaryotes. — *PLoS ONE*, 6 (2): e16342.
- Prasad A.B., Allard M.W., Green E.D. 2008. Confirming the phylogeny of mammals by use of large comparative sequence data sets. — *Molecular Biology and Evolution*, 25 (9): 1795–1808.
- Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G. 2012. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. — *Molecular Ecology*, 21 (8): 1864–1877.
- Puncher G.N., Alemany F., Arrizabalaga H., Carriani A., Tinti F. 2015. Misidentification of bluefin tuna larvae: a call for caution and taxonomic reform. — *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25 (3): 485–502.
- Rajendhran J., Gunasekaran P. 2011. Microbial phylogeny and diversity: small subunit ribosomal RNA sequence analysis and beyond. — *Microbiological research*, 166 (2): 99–110.
- Riedel A., Sagata K., Suhardjono Y. R. et al. 2013. Integrative taxonomy on the fast track — towards more sustainability in biodiversity research. — *Frontiers in Zoology*, 10: 15.
- Rodman J.E. 2007. Reflections on PEET, the partnerships for enhancing expertise in taxonomy. — *Zootaxa*, 46 (1668): 41–46.
- Roesch L.F.W., Fulthorpe R.R., Riva A. et al. 2007. Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. — *The ISME Journal*, 1 (4): 283–290.
- Rubinoff D. 2006. Utility of mitochondrial DNA barcodes in species conservation. — *Conservation Biology*, 20 (4): 1026–1033.
- Smith M.A., Fernandez-Triana J., Roughley R., Hebert P.D.N. 2009. DNA barcode accumulation curves for understudied taxa and areas. — *Molecular Ecology Resources*, 9 (s1): 208–216.
- Stoeck T., Bass D., Nebel M. et al. 2010. Multiple marker parallel tag environmental DNA sequencing reveals a highly complex eukaryotic community in marine anoxic water. — *Molecular Ecology*, 19 (s1): 21–31.

- Taberlet P., Coissac E., Pompanon F. et al. 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. — *Molecular Ecology*, 21 (8): 2045–2050.
- Tamar K., Carranza S., Bosch H. et al. 2015. Hidden relationships and genetic diversity: Molecular phylogeny and phylogeography of the Levantine lizards of the genus *Phoenicolacerta* (Squamata: Lacertidae). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 91: 86–97.
- Tan D.S.H., Ang Y., Lim G.S. et al. 2010. From “cryptic species” to integrative taxonomy: An iterative process involving DNA sequences, morphology, and behaviour leads to the resurrection of *Sepsis pyrrhosoma* (Sepsidae: Diptera). — *Zoologica Scripta*, 39 (1): 51–61.
- Tautz D., Arctander P., Minelli A. et al. 2003. A plea for DNA taxonomy. — *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (2): 70–74.
- Teletchea F. 2010. After 7 years and 1000 citations: Comparative assessment of the DNA barcoding and the DNA taxonomy proposals for taxonomists and non-taxonomists. — *Mitochondrial DNA*, 21 (6): 206–226.
- Turnbaugh P.J., Ley R.E., Mahowald M.A. et al. 2006. An obesity-associated gut microbiome with increased capacity for energy harvest. — *Nature*, 444 (7122): 1027–1031.
- Unterseher M., Jumpponen A., Öpik M. et al. 2011. Species abundance distributions and richness estimations in fungal metagenomics — lessons learned from community ecology. — *Molecular Ecology*, 20 (2): 275–285.
- Valentini A., Pompanon F., Taberlet P. 2009. DNA barcoding for ecologists. — *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (2): 110–117.
- van Velzen R., Weitschek E., Felici G., Bakker F.T. 2012. DNA barcoding of recently diverged species: relative performance of matching methods. — *PLoS ONE*, 7 (1): e30490.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Metillo J.M. 1997. Human domination of Earth’s ecosystems. — *Science*, 277 (5325): 494–499.
- Ward R.D., Hanner R., Hebert P.D.N. 2009. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL. — *Journal of Fish Biology*, 74 (2): 329–356.
- Waugh J. 2007. DNA barcoding in animal species: progress, potential and pitfalls. — *BioEssays*, 29 (2): 188–197.
- Webster N.S., Taylor M.W., Behnam F. et al. 2010. Deep sequencing reveals exceptional diversity and modes of transmission for bacterial sponge symbionts. — *Environmental Microbiology*, 12 (8): 2070–2082.
- Wilson E.O. 1985. The biological diversity crisis. — *BioScience*, 35 (11): 700–706.
- Zimmermann J., Abarca N., Enk N. et al. 2014. Taxonomic reference libraries for environmental barcoding: A best practice example from diatom research. — *PLoS ONE*, 9 (9): e108793.

РЕАЛЬНОСТЬ И ОТНОСИТЕЛЬНОСТЬ ВИДОВ

В.Г. Маликов¹, Ф.Н. Голенищев²

Зоологический институт Российской академии наук; ¹malikovzin@mail.ru, ²f_gol@mail.ru

Ни одна из известных видовых концепций не выдерживает тестирование на универсальность применительно к наблюдаемому пространственно-временному разнообразию форм жизни и их взаимодействий. Причина тому, на наш взгляд, кроется в противоречии между феноменологическим и методологическим аспектом современной эйдологии (науки о виде), оптимизированный подход к снятию которого обсуждается в предлагаемой статье. Концептуальной основой предлагаемого подхода к проблеме вида служит априорное положение о естественной типологии и, соответственно, таксономии как достаточно соответствующей объективной реальности в рамках поставленных познавательных целей и задач. Такая мировоззренческая ориентация предполагает привязку категории вида к объективной реальности. Соответствующий категории вида объект множественной природы рассматривается в свете системной концепции формообразования как элементарный (не подразделяемый на младшие составляющие) исторически уникальный таксон, типологическая неповторимость которого принципиально отличает его от экологической расы. Монофилия вида понимается как его происхождение от единственного вида-предка, при этом допускается принципиальная возможность одновременного формирования нового вида на основе разных изолированных конспецифических популяций под воздействием однотипных формообразующих факторов. Эффект таксономически периферийных форм связан с такой детализацией рассмотрения внутривидового разнообразия, результаты которого не полностью соответствуют типологическому видовому эталону. Присвоение видового статуса таксономически периферийным формам предлагается считать нецелесообразным.

REALITY AND RELATIVITY OF SPECIES

V.G. Malikov¹, F.N. Golenishchev²

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences; ¹malikovzin@mail.ru, ²f_gol@mail.ru

Since the times of Aristotle, the species problem has been canalized by two polar points of view. According to one of them, species concept

describes an absolutely real and empirically testable phenomenon. According to another, “species” is no more than a conditional notion, which is convenient for the formalization of biodiversity.

The choice in favor of real or conditional status of biological species is the cornerstone of the species problem. In the context adopted here, conditional means a globally false thing, but convenient to operate with as a real one at the local level. From our point of view, one should abandon the two mutually exclusive notions of absolutely real, or, to the contrary, absolutely conditional typological discreteness of species in favor of understanding of its relativity.

A kind of the systemic concept of species is outlined in the present article. It is based on acknowledging an idea that recognition of species taxa, in order to be most adequate to real phenomenology, should be justified consistently by an adequate speciation model. According to this concept, a “good” species represents a discrete morphological and adaptive type. Morphologically indistinguishable but indisputably distinct species differ discretely from each other in a variety of non-morphological characters. Unlike species proper, species-like forms seem to be intraspecific morpho-ecological races or geographic morphs capable of emerging in parallel and iteratively within the species mega-population.

All “indisputably” separate species are reproductively isolated from each other, and their interspecific genetic distances estimated by conventional markers are significantly greater than intraspecific ones. However, thorough study of particular cases shows that there is a continuum of situations, in which various degrees of species vs. subspecies statuses of the forms distinguished by various markers can be observed.

Methodological principles of the species taxonomy, which can be suggested within the framework of the concept outlined here, are as follows:

1. Species should be considered as the lowest-level taxonomic category.
2. It is not correct to consider taxonomically problematic forms as distinct species only on the basis of the species-level genetic distances, especially if the latter were based on a single or few mitochondrial gene markers.
3. The reproductive isolation between the forms can be considered as an indicator of their specific rank only if it is caused by an irreversible divergence of their genomes.
4. The data on phylogeographic break not supported by other evidence of interspecific differentiation are not sufficient for acknowledging species distinctiveness.
5. No one discrete morpho-ecological element of biodiversity can be considered as a species-rank taxon if it is independently (repeatedly, iteratively) reproducible within the range of a parental species.
6. Any adaptive difference between two forms should not be taken as an evidence of truly interspecific divergence between them until it is proved that they do not fit into the range of intraspecific ecological plasticity.

1. Введение

Изучение разнообразия окружающего мира и, в частности, биоразнообразия немислимо без типологии — выделения объектов множественной природы по принципу *существенного* сходства их составляющих. Сам объект множественной природы может быть сложносоставным, т. е. объединяющим объекты множественной природы более низкого типологического ранга или базовым (элементарным), т. е. представленным типологически не подразделяемой генеральной совокупностью единичных экземпляров.

Типология неживого практически беспроблемна. Её базовые объекты множественной природы представлены идентично «растиражированными» единичными экземплярами, или/и разными комбинациями «стандартных» составляющих, например, разными изотопами одного и того же атома или разными вариантами кристаллической решётки одного и того же вещества. Действительно, никто не станет сомневаться в реальности электрона как объекта множественной природы, т. е. как «*вида*» частиц, типологически дискретно отграниченного от всех других видов элементарных «кирпичиков» материи. При этом в неживом веществе любые типологически интерпретируемые варианты не уникальны, т. е. при определённых условиях независимо воспроизводимы в пространственно-временном континууме. Что касается живой природы, то в ней принципиально не может быть абсолютно идентичных организмов и, соответственно, процессов их становления, даже если речь идёт об однойцовых близнецах. В связи с этим таксономия как типологическое выделение живых объектов множественной природы (Мауг, 1970) неизбежно имеет достаточный груз проблем.

Тернии таксономии начинаются с вопроса о реальности биологического вида, проблема которого к настоящему времени кажется практически неисчерпаемой. Дискуссия по вопросу о реальности чего бы то ни было имеет смысл только когда её участники придерживаются одного и того же концептуального поля (познавательной ситуации). Последняя, применительно к биологическому виду, заключается в представлении о наличии объективной реальности и организованной сознанием её картины.

Дело в том, что, во-первых, систематики на практике никогда не выходят за рамки такой познавательной ситуации, и, во-вторых, на сегодняшний день мы не видим оснований для рассмотрения проблемы вида с каких-либо иных широко известных позиций современной философии. К примеру, философ-концептуалист У. Куайн (2000), как нам представляется, признает объективную реальность только единичных объектов, а не их типологически выделяемых объединений. Я. Икскуль (Uexküll, 1926) противопоставляет объективной реальности её организованную психикой картину как исключительно «реальность для себя»; между тем, последнее положение по сути мало чем отличается от представлений И. Канта о реальности, отраженной в сознании, и о независимой от сознания «вещи в себе».

Вместе с тем, даже если не признавать объективную реальность типологически выделяемых объектов множественной природы и рассматривать таксономическое разнообразие только как «реальность для себя», то это ещё не значит, что организованная сознанием типология не способна в определенной степени, отражать свойства объективной реальности. Именно такую типологию и, соответственно, таксономию следует считать естествен-

ной в рамках вышеупомянутой познавательной ситуации, которой придерживается видовая систематика.

Вместе с тем, ни одна из известных видовых концепций не выдерживает тестирование на универсальность применительно к реальному пространственно-временному разнообразию форм жизни и их взаимодействий. Прежде всего, полезно вспомнить, что по представлениям таких классиков эволюционного градуализма как Ч. Дарвин (1986) и Ж.Б. Ламарк (Ламарк, 1911), видовых границ во времени нет, а рецентная дискретность видов объясняется лишь нынешним дефицитом промежуточных форм. Тем не менее, даже в случае отказа от классического градуализма, проблема пространственно-временной дискретности видовой категории в контексте её противопоставления внутривидовым остаётся в силе. Существует мнение, что подобное положение вещей вполне естественно и, более того, практически непреодолимо (Павлинов, 2009).

Нескончаемая дискуссия по проблеме вида, похоже, утрачивает перспективу теоретического прогресса и поэтому может всё более раздражать непосредственно не вовлечённых в неё биологов. На наш взгляд, эта проблема зашла в тупик по той причине, что весь диапазон представлений о виде в рамках вышеупомянутой познавательной ситуации от Аристотеля до наших дней в действительности не выходит за пределы двух полярных доктрин. В свете первой, видовая категория *абсолютно* соответствует объективно реальной пространственно-временной дискретной структурированности биоразнообразия. Согласно второй, эта категория, будучи исключительно условной, служит всего лишь для удобной формализации рецентного биоразнообразия.

Мы, в свою очередь, считаем, что в основе проблемы вида лежит противоречие между её феноменологическим и методологическим аспектами. Далее мы попытаемся аргументировано изложить нашу точку зрения.

2. Феноменология бесспорной и сомнительной видовой дифференциации

Все «классические» виды дискретно дифференцированы по морфологическим признакам, пригодным для определительных ключей. При этом показано, что каждый из них занимает свою экологическую нишу. Виды «похуже», но всё ещё явные, плохо или вовсе неразличимы по морфологическим ключам, однако дискретны по целому ряду неморфологических признаков и имеют несовпадающие экологические ниши, что явственно проявляется при их симпатрии.

Вместе с тем, некоторые формы разнообразия, морфо-экологическая дифференциация которых вполне соответствуют видовой, на поверку оказываются экологическими расами или же географическими морфами, способными многократно и независимо формироваться в пределах ареала вида. Конкретными тому примерами могут служить волосая и платяная вошь (Балашов, Дайтер, 1973), результаты экспериментальной пересадки на нетипичного хозяина у тлей (Шапошников, 1966), экологические расы рыб и, по всей видимости, эффект так называемого «мгновенного» формообразования у интродуцированных видов (Orr, Smith, 1998; Jeffery, 2009).

При не слишком детализированном рассмотрении биоразнообразия, как бы «крупным планом», генофонды «бесспорных» видов не смешиваются. Эта генетическая обособленность видов мо-

жет тестироваться экспериментальной гибридизацией, а в случае парапатрии — наличием «филогеографического разрыва» по видоспецифическим генным или/и фенотипическим маркерам. Однако более детальное рассмотрение генетико-репродуктивного аспекта видовой проблематики показывает следующее.

1. Некоторые «общепризнанные» виды, (например, плотва и линец, красная и рыжая полёвки, суслики рода *Spermophilus* и др.) при определённых условиях способны чуть ли ни к массовой гибридизации с последующим восстановлением, по крайней мере, одного из исходных видовых состояний путём возвратных скрещиваний (Яковлев, Слынько, 1998; Ермаков и др., 2002; Потапов и др., 2007; Абрамсон и др., 2009).

2. Филогеографический разрыв, в особенности по единственному генному маркеру, может сочетаться с совершенно свободным генетическим обменом через соответствующую пограничную зону, как было показано на примере зелёной пеночки *Phylloscopus trochiloides* (Irwin, 2002).

3. Границы гибридной зоны по разным генным маркерам могут не совпадать, как, например, у хромосомных форм «*arvalis*» и «*obscurus*» обыкновенной полевки *Microtus arvalis* (Лавренченко и др., 2009).

4. Значительная, хотя и неполная репродуктивная изоляция кариотипически и морфо-экологически слабо дифференцированных форм может выявляться в экспериментах по размножению гибридного поколения F1, примером чему среди полёвок могут служить, популяции *M. arvalis* из Закавказья и внутренних областей ареала (Кулиев, 2012 и др.), а также малоазийская *M. hartingi lydius* и европейская *M. hartingi stranjensis* формы полёвок (Zorenko et al., in press).

5. Морфо-экологические отличия в диапазоне обычной внутривидовой географической изменчивости сочетаются с кариотипической дифференциацией и частичной пост-зиготической репродуктивной изоляцией соответствующих форм за счёт стерильности гибридных самцов F1, как, например, у мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Мейер, Маликов, 2000).

6. Разнохромосомные формы, дифференцированные в диапазоне внутривидовой морфо-экологической изменчивости, могут свободно производить фертильные гибриды обоих полов, как было показано на примере некоторых представителей рода *Calomyscus* (Мейер и др., 1996; Мейер, Маликов, 2000).

В большинстве случаев молекулярно-генетические дистанции между «беспорными» видами на порядок превышают таковые между сколь угодно географически удалёнными друг от друга внутривидовыми формами. Вместе с тем отмечаются и иные соотношения.

1. В составе некоторых видов известны географические популяции, которые по крайней мере по некоторым генетическим маркерам обособлены от всех остальных на дистанцию межвидового порядка, как, например, у некоторых представителей полёвок рода *Chionomys* (Yannic et al., 2012; Банникова и др., 2013).

2. Отдельные популяции, многоаспектно дифференцированные на внутривидовом уровне, по отдельным генетическим маркерам попадают в один кластер с другим видом (гемиплазия) (Avisé, Robinson, 2008). Это, в частности, было продемонстрировано для некоторых полёвок подрода *Sumeriomys* (Абрамсон и др., 2011; Голенищев, Маликов, 2011).

Всё вышеперечисленное относится к феноменологии, непосредственно выявляемой с использованием современных

методик комплексного таксономического анализа. Вышеперечисленная и наподобие ей детализированная информация о видовом разнообразии явно свидетельствует о необходимости методологической ревизии видовой систематики.

3. Методологический подход к проблемным объектам видовой систематики

Естественное, т. е. максимально адекватное реальной феноменологии выделение видов, прежде всего, должно быть непротиворечиво обосновано соответствующей моделью формообразования. Мы рассматриваем фрагменты структуры биоразнообразия, выделяемые в соответствии с таксономической категорией вида в свете представлений о пространственно-временной системности биологических объектов. Ниже перечислены основные положения системной концепции формо- и, в частности, видообразования.

1. Любой живой объект — это устойчивая в определённом диапазоне внешних условий система отношений фенома и генома (Шишкин, 1988), для краткости называемая нами «феногеномом».

2. Объект множественной природы, типологически соответствующий универсальной категории «вид», характеризуется элементарным (т. е. по объективным показаниям типологически не подразделяемым) и исторически уникальным вариантом взаимоотношений фенома и генома (Маликов, Голенищев, 2009).

3. В основе морфо-экологически выраженного видообразования лежит иницируемый стрессом переход феногенома предковой популяции от прежней устойчивой фазы к другой через кратковременное состояние неустойчивости (Gould, Eldredge, 1977; Левченко, 2004). При этом мы имеем в виду не статическую, а дина-

мическую устойчивость. Представление о пространственно-временной устойчивости феномена, соответствующего видовой категории, включает «облако» всех его реализованных и потенциально возможных вариантов, системно разрешённых для него в привязке к определённой экологической нише. Именно поэтому такие системно разрешённые устойчивые внутривидовые варианты, на наш взгляд, аналогичны проявлениям модификационной изменчивости и не имеют никакого отношения к видообразованию.

4. Гомология формообразующих процессов положительно коррелирует с гомологией стартовых состояний соответствующих объектов и сходством условий, инициирующих их трансформацию (Lankaster, 1870; Вавилов, 1931; Воронцов, 1966; Рожнов, 2006), в связи с чем:

а) именно между внутривидовыми (т. е. наиболее гомологичными друг другу) формами под воздействием сходных условий возможна максимальная гомология по трансформациям их феногеномных отношений;

б) однотипные стрессирующие факторы могут независимо «направить» в однотипные каналы формообразования даже генеалогически удалённые популяции вида-предка, и, наоборот, разнотипный стресс может «развести» по разным формообразующим каналам генеалогически близкие популяции, что, возможно, служит причиной гемиплазии (неполной сопряжённости ветвления генеалогических линий отдельных генных маркеров и формообразующих каналов).

5. В отличие от самостоятельных видов, внутривидовые экологические расы сосуществуют параллельно с породившим их экотипом и, будучи жёстко канализованными, многократно и независимо воспроизводимы. При этом каждая не-

однократно и независимо воспроизводимая эко-раса родительского вида волею исторической судьбы может, в принципе, преобразоваться в новый вид. Если в этот процесс независимо и достаточно близко друг от друга во времени вовлечутся несколько изолированных популяций одной и той же эко-расы, то новый вид будет формироваться на «мультипопуляционной» основе, а его монофилию придётся понимать исключительно в таксономическом смысле — как происхождение от единственного вида-предка. Все популяции такого нового вида, некоторые из которых могут демонстрировать порой парадоксальные генеалогические связи друг с другом и с отдельными популяциями сестринского вида, тем не менее, будут способны к этологическим и «генно-репродуктивным» взаимодействиям внутривидового типа.

Системный подход к формообразованию служит ключом к пониманию природы типологически проблемных элементов биоразнообразия, а также основой для обсуждения следующих, в общем, достаточно неоригинальных методологических принципов видовой систематики.

1. Вид есть таксономическая категория низшего уровня.

2. Любые внутривидовые формы — это не подлежащие таксономической интерпретации элементы биоразнообразия, их охрана имеет смысл только в свете сбережения первозданного состава региональной биоты и видового генофонда.

3. Неправомочно рассматривать типологически проблемные объекты как самостоятельные виды только на основании разделяющей их генетической дистанции межвидового порядка, вычисленной по отдельным генным маркерам или по иным признакам, а также объединять репродуктивно изолированные формы в один вид

только на основании отсутствия «видоподобной» дивергенции между ними по иным изученным параметрам.

4. Филогеографический разрыв сам по себе недостаточен для какой-либо таксономической интерпретации. Ни морфологически, ни репродуктивно дискретные элементы биоразнообразия не могут рассматриваться как самостоятельные виды, если соответствующие им типы фенотипических отношений исторически не уникальны, т. е. не являются результатом необратимой многолокусной межгеномной дивергенции, аналогичным информационному барьеру между носителями дивергировавших языков общего корня.

5. Никакие различия между географическими формами по занимаемым экологическим нишам не могут интерпретироваться как видовые, пока не будет установлено, что они не «укладываются» в диапазон внутривидовой экологической пластичности.

Кроме того, особо необходим универсальный методологический подход к таким формам, дифференциация которых по доступным для тестирования индикаторам видовой самостоятельности неявственно выражена или противоречива применительно к общепринятому понятию аппарату видовой систематики. Такими проблемными объектами могут быть следующие.

1. Фено-экологически и/или кариотипически дифференцированные на уровне внутривидовых географических популяций формы с относительно пониженной плодовитостью гибридов, например некоторые формы полёвок (Кулиев, 2012; Зоренко, 2013 и др.).

2. Генетически или/и кариотипически маркированные парапатрические элементы разнообразия, образующие зону массовой гибридизации, которая при этом

может быть разной ширины на разных участках границы между их ареалами: разные формы домовых мышей (Межжерин и др., 1994); хромосомные формы «*arvalis*» и «*obscurus*» обыкновенной полевки (Golenishchev et al, 2001) и некоторые другие млекопитающие (Shurtliff, 2013).

3. Морфологически или/и кариотипически или/и генетически дифференцированные, но при этом экологически однотипные и репродуктивно не изолированные на пост-зиготическом уровне аллопатрические формы: например, описанные как подвиды разнохромосомные формы мышевидных хомячков (Мейер, Маликов, 2000), разные географические формы общественной полевки *M. socialis* (Golenishchev et al., 2002).

Вышеперечисленными и подобными им вариантами дифференциации обычно оперируют в качестве аргументов в пользу условности вида как таксономической категории.

В действительности, картине видового разнообразия, сфокусированной только на морфо-экологическом уровне, соответствует практически любая известная концепция вида. Между тем, на картине, полученной с использованием комплекса методов, в фокус попадают формы, видовой уровень различий между которыми по некоторым показателям дивергенции сочетается с их типично «внутривидовой» дифференциацией на уровне целостного фенотипа и наоборот.

4. Обсуждение: о реальности и относительности вида

Поскольку вопрос о реальности вида является краеугольным камнем видовой проблематики, мы ещё раз подчёркиваем, что в нашей познавательной ситуации любая «реальность для себя», в том числе

таксономическая реальность, основанная на *естественной*, а не условной типологии, в достаточной степени соответствует свойствам объективной реальности.

Что касается «условности», то его здесь следует воспринимать в контексте настоящей статьи, в котором условно то, что глобально не соответствует реальности, но чем, на локальном уровне, удобно оперировать как реальным. Так, с точки зрения вышеупомянутого эволюционного градуализма, «мираж» пространственно-временной дискретности элементов биоразнообразия порождён исторической ситуативностью человеческого взгляда на планетарную жизнь, тогда как в масштабах естественной истории никаких резких трансформаций быть не может.

Что же касается «относительности», то в данном контексте относительно то, что неявственно при локальном взгляде на объект, но совершенно очевидно при рассмотрении его на глобальном уровне. К примеру, реальность сделанных на поверхности земли гигантских рисунков будет очевидной только при их рассмотрении с достаточно большой высоты.

Мы полагаем, что методологическим источником бесплодия дискуссий о том, реальна или нет пространственно-временная дискретность вида, является несоответствие тестируемого понятия уровню типологической детализации рассматриваемых в этом плане фрагментов биоразнообразия. Действительно, та или иная концепция вида вполне соответствует адекватному ей уровню типологической детализации объектов. Однако любая видовая концепция начинает приобретать черты абсурдности применительно к типологически неадекватно ей детализированным фрагментам биоразнообразия, к примеру, на уровне пресловутых «слабо дивергировавших» форм.

Под этим углом, на наш взгляд, следует рассматривать одно из положений обсуждаемой проблемы, согласно которому чем содержательней концепция вида, тем она менее операциональна, и наоборот (Павлинов, 2009; Pavlinov, 2013). С нашей точки зрения, содержательность здесь определяется тем, на каком уровне типологической детализации сфокусировано рассмотрение биоразнообразия в рамках соответствующей концепции. Так, предельно операциональной представляется «ненагруженная» современными данными комплексного сравнительного анализа таксономически проблемных форм принимаемая Линнеем видовая концепция Джона Рэя. Последняя, наряду с представлениями о сущностном сходстве конспецифических объектов, включала критерий репродуктивного единства вида, все представители которого «происходят из одного и того же яйца» (Ray, 1735) и в своём размножении отграничены от представителей других видов. Действительно, такая типологическая макро-фокусировка рассмотрения объектов позволяет оперировать видами так же уверенно, как химическими элементами. Вместе с тем, чем более детально рассматривается разнообразие жизни, тем «хуже работает» эта по сути самая ранняя биологическая концепция вида.

Точно такая же тенденция очевидна для всех последующих концепций вида. Применительно к проблеме вида, учёт этой общей тенденции должен выражаться в адекватности выдвигаемого положения тому уровню детализации картины биоразнообразия, на котором это положение тестируется. Таким образом, видовая систематика неизбежно становится всё более субъективной (интуитивной) и, соответственно, всё менее алгоритмизированной по мере увеличения детализации

и многоаспектности рассмотрения объектов ввиду того, что при этом в его фокус неизбежно начинает попадать несогласованность дифференциации по разным показателям гомологии, молекулярной генеалогии, основанной на родстве гомоплазии и репродуктивной совместимости.

По К. Бэру (1959), таксон надвидового уровня имеет размытые границы и ядро типичных форм, именно которыми он и задаётся. Этот принцип был также сформулирован У. Уэвеллом (Whewell, 1840), согласно которому «класс задан точно, хотя и не ограничен чётко». Ввиду фрактальности иерархической системы биоразнообразия этот принцип в полной мере действителен и для его элемента, соответствующего видовой категории. Таким образом, увеличение числа методов сравнительного анализа не способствует решению вопроса о положении периферийных представителей видового таксона, а всё более подтверждает их таксономическую неопределённость. Природа таксономической неопределённости периферийных форм связана с неполным соответствием между общностью канала их эволюционного развития с «ядром» таксона и межгеномной дивергенцией, которая в ряде случаев может стать причиной частичного ограничения генетического обмена неопределённых элементов с типичными.

В связи с этим, с нашей точки зрения, следует отказаться от обоих взаимоисключающих положений об *однозначно реальной* либо, наоборот, *однозначно условной* пространственно-временной дискретности феноменов, соответствующих видовой категории. В общепринятой, по крайней мере для практической таксономии, познавательной ситуации и с позиций системности биологических трансформаций, дискретность феномена

вида, имеет, с нашей точки зрения, две составляющие — объективную и субъективную. Объективная составляющая реальности таксономических границ вида заключается в исторической эфемерности переходных состояний живых систем по сравнению с периодами их устойчивости. Субъективная составляющая этой реальности определяется возможностью её однозначно положительного тестирования только при такой детализации рассмотрения, когда в фокус не попадают признаки таксономически периферийных (неопределённых) форм.

С точки зрения практической таксономии, на наш взгляд, методологически очень важно как можно более объективно и алгоритмизировано решить, какие типологически проблемные формы следует считать самостоятельными видами, а какие — «периферийными» представителями ближайшего видового таксона, неявно конспецифичными «ядру» его типичных форм.

Применительно к формам с генетической рекомбинацией, самостоятельными видами, на наш взгляд, следует считать такие, которые, независимо от их сколь угодно возможного сходства, будут сохранять дискретность своих генофондов в случае пространственного контакта в природной обстановке, при условии исторической уникальности и необратимости их репродуктивной изоляции. Понятно, что в таком случае установление таксономических отношений аллопатрических форм при отсутствии между ними явной постзиготической репродуктивной изоляции становится в значительной степени субъективным.

Что касается таксономически периферийных (неопределённых) форм, то индикатором последних, как указано выше, может служить неэффективность много-

аспектного сравнительного анализа для их непротиворечивой систематической интерпретации.

В отношении видовой категории применительно к апомиктическим формам, можно сказать, что она, несмотря на исключение репродуктивного критерия вида, остаётся, в рамках вышеупомянутой познавательной ситуации, не менее адекватной объективной реальности, чем применительно к панмиктическим.

В заключении хотелось бы повторить тривиальную мысль о том, что отказ от привязки категории вида и основанной на ней классификации к объективной реальности в значительной степени отрицает возможность теоретических обобщений в сфере целого ряда биологических дисциплин.

Литература

- Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Фокин М.В. и др. 2009. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Cl. glareolus*) полевками (Rodentia, Sricetidae). — Доклады Российской академии наук, 425 (3): 415–418.
- Абрамсон Н.И., Голенищев Ф.Н., Костыгов А.Ю., Тесаков А.С. 2011. Таксономическая интерпретация молекулярно-генетической кладограммы полевок трибы *Microtini* (Arvicolinae, Rodentia), построенной по ядерным генам. — Материалы между. совещания «Териофауна России и сопредельных территорий» (IX съезд Териолог. общ-ва при РАН). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 7.
- Балашов Ю.С., Дайтер А.Б. 1973. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Ленинград: Наука. 250 с.
- Баникова А.А., Сижажева А.М., Маликов В.Г. и др. 2013. Генетическое разнообразие рода *Chionomys* (Mammalia, Arvicolinae) и сравнительная филогеография трех видов снеговых полевок. — Генетика, 49 (5): 649–664.

- Бэр К.М. 1959. Об искусственной и естественной классификации животных и растений. — *Анналы биологии*, Т. 1. Москва: Изд-во АН СССР. С. 367–383.
- Вавилов Н.И. 1931. Линнеевский вид как система. Москва–Ленинград: Госуд. изд-во сельскохозяйств. и колхозной литературы. 32 с.
- Воронцов Н.Н. 1966. О гомологической изменчивости. — *Проблемы кибернетики*, 16. Москва: Наука. С. 221–229.
- Голенищев Ф.Н., Маликов В.Г. 2011. Систематика и распространение серых полевых трибы *Microtini* (Rodentia, Arvicolinae) Кавказа и Малой Азии. — *Материалы конференции «Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа»*. Ереван. С. 101–105.
- Дарвин Ч. 1986. Происхождение видов путем естественного отбора. Москва: Просвещение. 383 с.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В. и др. 2002. Генетические взаимоотношения четырех видов сусликов *Spermophilus* (Rodentia, Sciuridae) Поволжья. — *Генетика*, 38 (7): 950–964.
- Зоренко Т.А. 2013. Общественные полевки подрода *Sumeriomys*: систематика, биология и поведение. Saarbrücken: Palmarium Academic Publ. 541 p.
- Куайн У.В.О. 2000. Слово и объект. Перевод с англ. Москва: Логос. 386 с.
- Кулиев Г.Н. 2012. Попытка гибридизации трех видов лесных мышей (*Sylvaemus uralensis*, *S. fulvipectus*, *S. ponticus*) и различных географических популяций обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) Азербайджана. — *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Сер. біологія*, 15 (1008): 129–135.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н. 2009. Изучение естественной гибридизации двух 46-хромосомных форм обыкновенной полевки молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами. — *Доклады Российской академии наук. Общая биология*, 426 (1): 135–138.
- Левченко В.Ф. 2004. Эволюция биосферы до и после появления человека. Санкт-Петербург: Наука. 166 с.
- Маликов В.Г., Голенищев Ф.Н. 2009. Системная концепция формообразования и проблема вида. — *Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (ред.). Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций* (Труды Зоологического института РАН, Приложение 1). Санкт-Петербург: Т-во науч. изд. КМК. С. 117–140.
- Межжерин С.В., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г. 1994. Гибридные зоны. — *Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. (ред.). Домовая мышь*. Москва: Наука. С. 37–50.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. 1996. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. — *Труды Зоологического института РАН*, 232. 320 с.
- Мейер М. Н., Маликов В. Г. 2000. Новый вид и новый подвид мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) из южной Туркмении. — *Зоологический журнал*, 79 (2): 219–223.
- Павлинов И.Я. 2009. Проблема вида в биологии — ещё один взгляд. — *Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (ред.). Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций* (Труды Зоологического института РАН, Приложение 1). Санкт-Петербург: Т-во науч. изд. КМК. С. 259–271.
- Потапов Е.Г., Илларионова Н.А., Андреева Т.А. и др. 2007. Явление переноса митохондриального генома красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) к рыжей (*C. glareolus*) на северо-востоке Европы. — *Доклады Российской академии наук*, 417 (1): 139–142.
- Рожнов С.В. 2006. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие. — *Рожнов С.В. (ред.). Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова*. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 134–146.
- Уоддингтон К.Х. 1947. Организаторы и гены. Москва: Иностранная литература. 240 с.
- Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции. — *Астауров Б.Л. (ред.). На пути к теоретической биологии*. Москва: Мир. С. 108–115.
- Шапошников Г.Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерия

- рий вида. — Энтомологическое обозрение, 45 (1): 3–35.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. — Меннер В.В., Макаридин В.П. (ред.). Современная палеонтология, Т. 2. Москва: Недра. С. 142–168
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. 1998. Гаметическая сегрегация геномов у межродовых гибридов карповых рыб. — Доклады Российской академии наук, 358 (5): 716–719.
- Avise J.C., Robinson T.J. 2008. Hemiplasy: a new term in the lexicon of phylogenetics. — *Systematic Biology*, 57 (3): 503–507.
- Golenishchev F.N., Meyer M.N., Bulatova N. Sh. 2001. The hybrid zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae). — *Proceeding of the Zoological Institute RAS*, 289: 89–94.
- Golenishchev F.N., Sablina O.V., Borodin P.M., Gerasimov S. 2002. Taxonomy of voles of the subgenus *Sumeriomys* Argyropulo, 1993 (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*). — *Russian Journal of Theriology*, 1 (1): 43–55.
- Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. — *Palaeobiology*, 3 (2): 115–151.
- Irwin D.E. 2002. Phylogeographic Breaks without Barriers to Gene Flow. — *Evolution*, 56 (12): 2383–2394.
- Jeffery W.R. 2009. Regressive evolution in *Astyanax* cavefish. — *Annual Review of Genetics*, 43: 25–47.
- Lankaster E.R. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. — *Annals and Magazine of Natural History*, 6 (31): 34–43.
- Mayr E.W. 1970. *Populations, species, and evolution*. Cambridge: Belknap Press of Harvard Univ. Press. 453 p.
- Orr M.R., Smith T.B. 1998. Ecology and speciation. — *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (12): 502–506.
- Pavlinov I.Ya. 2013. The species problem, why again. — Pavlinov I.Ya. (ed.). *The Species Problem — Ongoing Issues*. InTech Publ. P. 3–37. <http://www.intechopen.com/books/the-species-problem-ongoing-issues/the-species-problem-why-again->
- Ray J., 1735. *The wisdom of God manifested in the works of creation*. London: Royal Society. 405 p.
- Shurtliff Q.R. 2013. Mammalian hybrid zones: a review. — *Mammal Review*, 43 (1): 1–21.
- Uexküll J. von. 1926. *Theoretische Biologie*. London: K. Paul, Trench, Trubner & Co. Ltd. 362 p.
- Waddington, C. H. 1953. Epigenetics and evolution. — *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 7: 186–199.
- Whewell W. 1840. *The philosophy of the inductive sciences*. London: Harrison & Co. Printers. 586 p.
- Yannic G., Burri R., Malikov V.G., Vogel P. 2012. Systematics of snow voles (*Chionomys*, Arvicolinae) revisited. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62 (3): 806–815.
- Zorenko T., Atanasov N.N., Golenishchev F. (in press). Behavior and partial reproductive isolation between the European and Asian forms of Harting's vole *Microtus hartingi* (Rodentia, Arvicolinae).

FOSSILS AND MONOPHYLY OF AFROTHERIA: A REVIEW OF THE CURRENT DATA

A.O. Averianov¹, A.V. Lopatin

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences; dzharakuduk@mail.ru

Two groups of “afrotherians”, Macroscelidea and Paenungulata (Hyracoidea, Proboscidea, Sirenia) are related to archaic ungulates (“condylarthrs”) Apheliscidae and Phenacodontidae, respectively. In such a case, however, the clade including Apheliscidae, Macroscelidea, Phenacodontidae, and Paenungulata should also include Perissodactyla, which makes Afrotheria paraphyletic. Tenrecoidea are likely related to an insectivorous grade Adapisoriculidae, which may belong to a pre-zhelestid radiation of the stem placental mammals. This hypothesis, if correct, implies an enormous phylogenetic gap between Tenrecoidea and the clade including Macroscelidea and Paenungulata having originated from a more advanced group of archaic ungulates. The latter treatment invalidates the concept of Afrotheria as a group of closely related mammals originated in Africa. The origin of Tubulidentata is still obscure.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ И МОНОФИЛИЯ AFROTHERIA: ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ

А.О. Аверьянов¹, А.В. Лопатин

¹Зоологический институт РАН; dzharakuduk@mail.ru

Две группы «афротериев», Macroscelidea и Paenungulata (Hyracoidea, Proboscidea, Sirenia), связаны происхождением с архаичными копытными («кондилартрами») Apheliscidae и Phenacodontidae, соответственно. В таком случае, однако, клада, включающая Apheliscidae, Macroscelidea, Phenacodontidae и Paenungulata, должна также включать Perissodactyla, что делает Afrotheria парафилетической группой. Tenrecoidea наиболее вероятно происходят от млекопитающих насекомоядного уровня организации, Adapisoriculidae, которые могут принадлежать к преджелестидной радиации стволовых плацентарных. Если эта гипотеза верна, то между Tenrecoidea и кладой, содержащей Macroscelidea и Paenungulata и происходящей от более продвинутых архаичных копытных, существует огромный филогенетический раз-

рив. Эта трактовка делает концепцию Afrotheria, как группы возникших в Африке близкородственных млекопитающих, невалидной. Происхождение Tubulidentata пока не ясно.

1. Introduction

The mammal phylogenetic tree has been reshaped significantly during past decades by the molecular data (for review, see Averianov, Lopatin, 2014). The biggest surprise came from the clade of endemic African mammals that included Recent groups Tenrecoidea (tenrecs and golden moles), Macroscelidea (elephant shrews, or sengis), Tubulidentata (aardvarks), Hyracoidea (hyraxes), Sirenia (sea cows), and Proboscidea (proboscideans) (Springer et al., 1997, 1999, 2004; Stanhope et al., 1998a,b; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001; van Dijk et al., 2001; Malia et al., 2002).

Several morphological characters has been proposed as the afrotherian synapomorphies, including high count of dorsal vertebrae (Sánchez-Villagra et al., 2007), characters of placenta (Mess, Carter, 2006), shape of ankle bones (Seiffert, 2007; Tabuce et al., 2007), and late eruption of permanent teeth (Asher, Lehmann, 2008). However, all these characters are either retention of plesiomorphic eutherian condition or parallelisms.

However, “afrotherians” appeared to be non-monophyletic on a morphology-based tree of Asher et al. (2003, fig. 3), in which Tubulidentata were shown to link to Xenarthra, Paenungulata to Ungulata, Afrosoricida to Lipotyphla, and Macroscelidea to Glires.

Few morphological phylogenetic analyses that include all afrotherian groups do not support monophyletic status of the Afrotheria. According to a combined analysis of morphological and molecular data by Asher et al. (2003), the crown group Afrotheria includes embrithopods, *Plesiorcycteropus*, desmostylians, the “condylarths” *Hyopsodus*, *Meniscotherium*, and possibly *Phenacodus*.

Seiffert (2007) provided another combined analysis based on genomic data (nucleotide data, chromosomal associations, and retroposons) and 400 morphological characters scored across 16 extant and 35 extinct afrotherians. A NONA analysis of his morphological data matrix with 10,000 ratchet replications (Goloboff, 1999) produced 38 most parsimonious trees with their consistency index of 0.28 and retention index of 0.62. On the strict consensus tree, there were no monophyletic Afrotheria, with Tenrecoidea (= Afrosoricida) being nested within the Lipotyphla.

Tabuce et al. (2007) described new Tertiary mammals from North Africa they thought to “reinforce the molecular Afrotheria clade”. However, no any tenrecoid taxon was included in their data matrix and the clade being “reinforced” was actually just Macroscelidea + Paenungulata (Tabuce et al., 2007, fig. 4). There and in a previous analysis (Zack et al., 2005), macroscelideans and/or hyraxes are linked to the North American and European apheliscid condylarths which disrupt the concept of Afrotheria as a monophyletic clade of the endemic African mammals.

In the most recent morphological analysis utilizing an enormous number of phenotypic characters (4541), a morphological consensus tree implies no monophyletic Afrotheria (O’Leary et al., 2013, supplementary fig. S2). Golden moles are linked to the true moles, tenrecs to the hedgehogs, and elephant shrews to the extinct North American leptictids adapted to ricocheted locomotion.

Evidently, both molecular sequence and parsimony morphological analyses have their own limitations. The lack of the intermediate taxa which would fill the gaps between the

Recent clades is critical for the both analyses. In such a situation, the only possible way to solve the afrotherian problem seems to be the tracing the possible ancestors of the modern clades in the fossil record. In this article, we review the known fossil record of the groups included in Afrotheria by the molecular data.

2. Review of the taxa

2.1. Tenrecoidea

The suprafamiliar nomenclature of this clade is confusing. We follow Asher (2005), Asher (2010), and Asher and Helgen (2010) in using Tenrecoidea (=Afrosoricida, = Tenrecomorpha) for the clade including Tenrecidae + Chrysochloridae. The adapisoriculids *Todralestes variabilis* and *Afrodon chleuhi* from the late Paleocene of Morocco (Gheerbrant, 1994, 1995) have been placed as stem tenrecoids in the phylogenetic analysis by Seiffert (2010).

2.1.1. Tenrecidae

There are 30 modern species of this clade distributed in Africa (Potamogalinae) and Madagascar (Tenrecinae) (Asher, Hofreiter, 2006; Asher, 2010). Three extinct taxa from the early Miocene of Kenya and Uganda, *Protenrec tricuspis*, *Erythrozootes chamerpes*, and *Parageogale aletris*, are members of the crown-group Tenrecidae (Butler, 1984; Poduschka, Poduschka, 1985; Asher, 2010). Another species, *Protenrec butleri*, is known from the early Miocene of Namibia (Mein, Pickford, 2003). *Jawharia tenrecoides* and *Qatranilestes oligocaenus* from the early Oligocene of Egypt and *Widanelfarasia bowni*, *W. rasmusseni*, and *Dilambdogale gheerbranti* from the late Eocene of Egypt are either stem tenrecids or stem tenrecoids (Seiffert, Simons, 2000; Seiffert et al., 2007; Seiffert, 2010). *Widanelfarasia* and *Dilambdogale* both have dilambdodont upper molars

and fully developed lower molar talonids, while *Qatranilestes*, known from the lower dentition only, has reduced molar talonids. *Widanelfarasia* is similar with *Protenrec* and some modern tenrecids in such derived characters as ectocrista and ectofossa on P4, distal root of P3 placed mesial to the P4 protocone, and “stepped” transition between P4 and anterior premolars (Seiffert et al., 2007). Thus phylogenetic position of *Widanelfarasia* as a stem tenrecid is a more preferable hypothesis (Seiffert et al., 2007; Seiffert, 2010). *Dilambdogale* was found to be a sister taxon to *Widanelfarasia* and it also shows incipient ectorista and ectofossa on P4 (Seiffert, 2010).

2.1.2. Chrysochloridae

There are 21 modern species of golden-moles (Chrysochloridae) distributed in sub-Saharan Africa (Asher et al., 2010). The modern species, or distinct species very close to the modern ones, are known from the Pliocene-Pleistocene of South Africa (Broom, 1941, 1948; de Graaff, 1957; Asher, 2010; Asher, Avery, 2010). The generically distinct extinct golden mole *Prochrysochloris miocaenicus* is known from the early Miocene of Kenya and possibly Namibia (Butler, Hopwood, 1957; Butler, 1984; Mein, Pickford, 2003; Asher, 2010). It differs from the modern chrysochlorids by unreduced posterior molars (a normal M3 is present, M2 is widest upper molar), smaller and less molariform anterior upper premolars, and less reduced talonids on lower molars.

All these traits are plesiomorphic relative to the modern taxa, which have M3 lost or very reduced, M2 reduced, and lower molar talonids small single cusped or lacking altogether. Modern chrysochlorids and *Prochrysochloris* have zalambdodont dentition with reduced metaconid and talonid basin (McDowell, 1958; Asher, Sánchez-Vil-lagra, 2005). The phylogenetic position of

Prochrysochloris is likely outside the crown group Chrysochloridae (Asher, 2010).

The oldest named stem taxon of Chrysochloridae is a poorly known *Eochrysochloris tribosphenus* from the early Oligocene of Egypt (Seiffert et al., 2007). *Eochrysochloris* has a single rooted p3, molariform p4, and lower molars with reduced but basined talonid. As it was discussed by Seiffert et al. (2007), the oldest stem chrysochlorid in Africa might be represented by an isolated upper molar (M2?) with greatly reduced metacone from the late Paleocene of Morocco, attributed to ?Proteutheria or ?Lipotyphla indet. (Gheerbrant, 1995, fig. 22a–c, pl. 1, figs. 1–3).

2.2. Macroscelidea

The order Macroscelidea includes a single family Macroscelididae with two extant and four extinct subfamilies (Corbet, Hanks, 1968; Holroyd, Mussell, 2005; Holroyd, 2010a). This classification is not phylogenetic, as two extinct subfamilies (Myohyracinae and Mylomygalinae) are within the crown-group and two other subfamilies (Metoldobotinae and Herodotiinae) are outside the crown-group (Holroyd, 2010a, fig. 8.3). The name Macroscelididae should be restricted to the crown group of elephant shrews, while other taxa should be considered as the stem macroscelideans. The 17 to 19 modern species of Macroscelididae are distributed in Africa either North (“*Elephantulus*” *rozeti*) or South to Sahara (other species) (Douady et al., 2003; Smit et al., 2011). The Miocene and younger extinct elephant shrews are known South to Sahara, while the Paleogene records came from North Africa and Namibia (Patterson, 1965; Novacek, 1984; Butler, 1995; Holroyd, 2010a).

The Eocene Macroscelidea are united in the subfamily Herodotiinae (Holroyd, 2010a), although monophyly of this group has not been demonstrated. These taxa are

Herodotius pattersoni from the late Eocene of Egypt, *Nementchatherium senarhense* from the middle-late Eocene of Algeria, *N. rathbuni* and *Eotmantsoius perseverans* from the middle-late Eocene of Libya, and *Chambius kasserinensis* from the early Eocene of Tunisia (Hartenberger, 1986; Simons et al., 1991; Tabuce et al., 2001, 2007, 2012). These taxa are known from dental and gnathic remains, except for the *Chambius* for which two petrosals have been described (Benoit et al., 2013b). Its petrosal lacks the anterior pneumatic fossa and well-developed *fossula cochleae* which correlated in modern macroscelideans with the middle ear pneumatization necessary for adaptation to low frequency hearing (Benoit et al., 2013b).

Apheliscid “condylarths” *Apheliscus* and *Haplomylys* from the late Paleocene to early Eocene of North America and lousiniid “condylarth” *Paschatherium* from the late Paleocene to early Eocene of Europe share with macroscelideans a unique combination of tarsal characters associated with their cursorial and saltatorial adaptations and are also similar to them in dental characters. These taxa were placed as stem macroscelideans in the analysis by Zack et al. (2005); see also Penkrot et al. (2008). In the analysis by Tabuce et al. (2007), *Haplomylys* is a stem macroscelidean, while *Paschatherium* is a stem paenungulate, and *Apheliscus* is a sister taxon to the clade Macroscelidea + Paenungulata. In the analysis by Hooker and Russell (2012), *Chambius* was nested within Apheliscidae if postcranial characters were included, but within the Lousiniidae if these characters were excluded.

2.3. Ptolemaiida

The Ptolemaiida is a small group of extinct African mammals known from the early Oligocene of Egypt (*Qarunavus meyeri*, *Ptolemaiia lyonsi*, *P. grangeri*, *Cleopatrodon*

ayeshae, and *C. robusta*), late Oligocene of Kenya (*Ptolemaia* cf. *grangeri*), and early to middle Miocene of Kenya and Uganda (*Kelba quadeemae*) (Osborn, 1908; Bown, Simons, 1987; Simons, Bown, 1995; Cote et al., 2007; Gunnell et al., 2010; Miller et al., 2015). There are also remains of unidentified ptolemaiids from the late Eocene of Egypt (Gunnell et al., 2010). In the latest phylogenetic analyses, *Kelba* was placed as a sister taxon to Tubulidentata (Seiffert, 2007; Gheerbrant et al., 2014).

2.4. Tubulidentata

There is a single Recent species of aardvarks, *Orycteropus afer*, distributed in Africa south to Sahara (Shoshani et al., 1988; Holroyd, 2010b). This species is known since the Pliocene in Africa (Lehmann, 2008; Holroyd, 2010b). There are at least two extinct species of *Orycteropus* from the Plio-Pleistocene of Africa, and five to seven extinct species of the closely related *Amphiorhycteropus* from the Mio-Pliocene of Africa, Europe, and Asia (Patterson, 1975; Lehmann et al., 2004, 2005, 2006; Lehmann, 2006, 2008, 2009; Holroyd, 2010b). There are two other extinct genera of Orycteropodidae, *Myorycteropus* with one to three species from the early–middle Miocene of Kenya and Uganda and *Leptorycteropus* with a single species, *L. guilielmi*, from the upper Miocene of Kenya (Patterson, 1975; Pickford, 1975; Lehmann, 2009; Holroyd, 2010b). These extinct taxa are already very specialized and do not offer clues for the origin of Tubulidentata.

2.5. Bibymalagasia

This order was erected for the genus *Plesiorycteropus* known from the Pleistocene of Madagascar (MacPhee, 1994; Werdelin, 2010). The rostral part of its skull and its dentition are unknown, its similarity in the postcranial skeleton to *Orycteropus*

was thought to be convergent (MacPhee, 1994). The collagen sequence data suggest *Plesiorycteropus* affinities to Tenrecoidea (Buckley, 2013). Results of the study of its bony labyrinth supported its ordinal distinctiveness (Benoit et al., 2015).

2.6. Paenungulata

The Paenungulata includes Hyracoidea and Tethytheria (Simpson, 1945; Novacek, Wyss, 1986; Novacek et al., 1988; Gheerbrant et al., 2005a). In a recent phylogenetic analysis, the “condylarths” Phenacodontidae are considered as a sister taxon to the Paenungulata (Rose et al., 2014).

The authors just cited called the latter clade “Afrotheria”, but not a single tenrecoid was included in their analysis. The recently discovered stem paenungulate *Ocepeia* with two species from the middle Paleocene of Morocco was found to be a sister taxon to the clade Phenacodontidae + Paenungulata (Gheerbrant et al., 2014).

2.6.1. Hyracoidea

The four Recent species of hyraxes classified within three genera (*Dendrohyrax*, *Heterohyrax*, and *Procavia*) of the family Procaviidae represent actually an insignificant remnants of the past vast diversity of the Hyracoidea which were among dominant herbivorous mammals in Afro-Arabic continent during the Paleogene and expanded their range to Eastern Asia in the Neogene (Rasmussen, 1989; Schwartz et al., 1995; Gheerbrant et al., 2005a; Rasmussen, Gutiérrez, 2010). The oldest known representatives of the crown Procaviidae from the late Miocene of Namibia and Kenya are *Heterohyrax auricampensis* and *Dendrohyrax* sp. (Rasmussen et al., 1996; Pickford, Hlusko, 2007). Other extinct taxa of Procaviidae include two species of *Procavia* and *Gigantohyrax maguirei* from the Pleistocene of

South Africa (Kitching, 1965; Rasmussen, Gutiérrez, 2010).

In the latest proposed classification of Hyracoidea, distinguished are four families of the extinct stem hyracoids (Geniohyidae, Saghatheriidae, Titanohyracidae, and Pliohyracidae), with Geniohyidae uniting these taxa by their most plesiomorphic traits of bunodont artiodactyl-like dentition (Rasmussen, Gutiérrez, 2010). However, according to the phylogenetic analysis by Barrow et al. (2010), the most basal clade of Hyracoidea is a group consisting of *Seggeurius amourensis* from the early Eocene of Algeria, *Microhyrax lavocati* from the early Eocene of Tunisia, and *Dimaitherium patnaiki* from the late Eocene of Egypt (Court, Mahboubi, 1993; Tabuce et al., 2007).

2.6.2. Tethytheria

The above-order ranked taxon Tethytheria was initially proposed to include Sirenia, Proboscidea, and Desmostylia (McKenna, 1975; Domning et al., 1986; Novacek, 1986; Novacek, Wyss, 1986; Shoshani, 1986; Novacek et al., 1988; Tassy, Shoshani, 1988).

2.6.2.1. Embrithopoda

This small extinct group was part of Simpson's concept of Paenungulata (Simpson, 1945), but was not included in the Tethytheria by McKenna (1975). The close relationships of Embrithopoda to Tethytheria were first proposed by Tassy and Shoshani (1988). The Arsinoitheriidae are endemic to Afro-Arabic continent and include *Namattherium blackcrowense* from the middle Eocene of Namibia, *Arsinoitherium zitteli* is known from the late Eocene to early Oligocene of Egypt, and *A. giganteum* is known from the late Oligocene of Ethiopia (Andrews, 1906; Court, 1990, 1992a,b, 1993; Sanders et al., 2004; Pickford et al., 2008; Sanders et al., 2010b). Remains referred to *Arsinoitheri-*

um sp. came from Angola, Libya, Tunisia, Kenya, and Oman (Al-Sayigh et al., 2008; Sanders et al., 2010b; Vialle et al., 2013). The Eocene Palaeomasiidae are known only outside of Africa and include *Crivadiatherium mackennai* and *C. iliescui* from Romania and *Palaeoamasias kansui* and *Hypsamasias seni* from Anatolia (Radulesco et al., 1976; Sen, Heintz, 1979; Radulesco, Sudre, 1985; Kaya, 1995; Maas et al., 1998; Sanders et al., 2014). *Phenacolophus phalax* from the late Paleocene of Mongolia was considered a basal embrithopod by McKenna and Manning (1977), but this was questioned by some authors (Radulesco, Sudre, 1985; Gheerbrant et al., 2005a). In the recent phylogenetic analyses, *Phenacolophus* is placed as a sister taxon to Sirenia (Tabuce et al., 2007) or to Embrithopoda + Tethytheria (Gheerbrant, 2009). Among embrithopods, the complete skull and skeleton are known for *Arsinoitherium zitteli* only (Andrews, 1906; Court, 1992a, 1993); the other taxa are represented by gnathodental remains. *Arsinoitherium* was found to be a member of Tethytheria by analysis of cranial characters (Court, 1992a). Some petrosal characters link *Arsinoitherium* to Proboscidea (Court, 1990).

2.6.2.2. Proboscidea

Proboscidea, one of the most diverse mammalian order in a not far past, nowadays is represented by but two species of *Loxodonta* and one species of *Elephas* of the family Elephantidae (Gheerbrant et al., 2005a; Rohland et al., 2010; Sanders et al., 2010a). A subrecent elephantid, the woolly mammoth *Mammuthus primigenius*, has become extinct in the historical times (Vartanyan et al., 1993; Guthrie, 2004). Proboscideans are divided into four superfamilies, two of which have radiated in the Eocene-Oligocene of Africa (Barytherioidea and Moeritherioidea), one in the Neogene of the Old World (Deinotheri-

idea), while modern Elephantoida distributed in Africa, Eurasia and both Americas appeared as late as in the early Oligocene (Sanders et al., 2010a).

The oldest stem proboscideans came from the late Paleocene to early Eocene of Morocco: *Khamsaconus bulbosus*, *Eritherium azzouzm*, *Phosphatherium escuilieri*, and *Daoutherium rebouli* (Sudre et al., 1993; Gheerbrant et al., 1996, 1998, 2002, 2005b, 2012; Gheerbrant, 2009; Sanders et al., 2010a). This oldest proboscideans were already well differentiated in their size and morphology suggesting that origin of the entire group had occurred significantly earlier. The recent phylogenetic analyses placed Proboscidea as a sister taxon to Sirenia (Gheerbrant, 2009; Gheerbrant et al., 2014).

2.6.2.3. Sirenia

Most of the diversity of Sirenia, just like in Hyracoidea and Proboscidea, was in the past. There are four families of Sirenia: Eocene Porastomidae and Protosirenidae, middle Eocene to Recent Dugongidae, and late Oligocene to Recent Trichechidae (Domning et al., 2010). There are but four currently extant sirenian species: Indo-Pacific *Dugong dugon* (Dugongidae) and three species of Atlantic *Trichechus* (Trichechidae) (Gheerbrant et al., 2005a; Domning et al., 2010). A North Pacific dugongid, the Steller's sea cow, *Hydrodamalis gigas*, has been exterminated in the 18th century (Anderson, 1995).

The oldest sirenian taxa are prarastomids, *Prorastomus sirenoides* and *Pezosiren portelli*, from the early–middle Eocene of Jamaica (Owen, 1855, 1875; Savage et al., 1994; Domning, 2001). Recently, a prarastomid vertebra has been reported from the middle Eocene of Senegal (Hautier et al., 2012). An isolated sirenian petrosal from the early–middle Eocene of Tunisia is more primitive than that in *Prorastomus*, which al-

lows to suggest an African origin of Sirenia (Benoit et al., 2013a).

2.6.2.4. Desmostylia

This small order of the extinct marine mammals has no records in Africa, in contrast to other supposed afrotherians (Gheerbrant et al., 2005a). Two families of desmostylians, Palaeoparadoxiidae and Desmostylidae, are known only from the Oligocene–Miocene of North Pacific region. The oldest known taxa are *Behemotops proteus* (Palaeoparadoxiidae) from the middle–late Oligocene of Washington, USA, and *Ashoro alaticosta* from the late Oligocene of Japan (Desmostylidae) (Domning et al., 1986; Ray et al., 1994; Inuzuka, 2000; Beatty, 2009).

Traditionally, Desmostylia were considered as a part of the tethytherian radiation most closely linked to proboscideans and anthracobunids (Domning et al., 1986; Tassy, Shoshani, 1988; Gheerbrant et al., 2005a). However, in the recent phylogenetic analysis including Recent taxa constrained by a “molecular scaffold”, Anthracobunidae and Desmostylia were placed as stem perissodactyls (Cooper et al., 2014). In another analysis, Anthracobunidae are placed within the crown group Perissodactyla (Rose et al., 2014).

3. Discussion

Among the modern “afrotherian” clades, the origin of Tubulidentata is obscure.

Most likely, Tenrecoidea (Tenrecidae and Chrysochloridae) originated from the Adapisoriculidae, Macroscelidea originated from Apheliscidae, and Paenungulata (Hyracoidea + Proboscidea + Sirenia) originated from Phenacodontidae.

Apheliscidae and Phenacodontidae are members of Condylarthra, which is supposed to be a paraphyletic group of archaic ungulates (Archibald, 1998), while Adapiso-

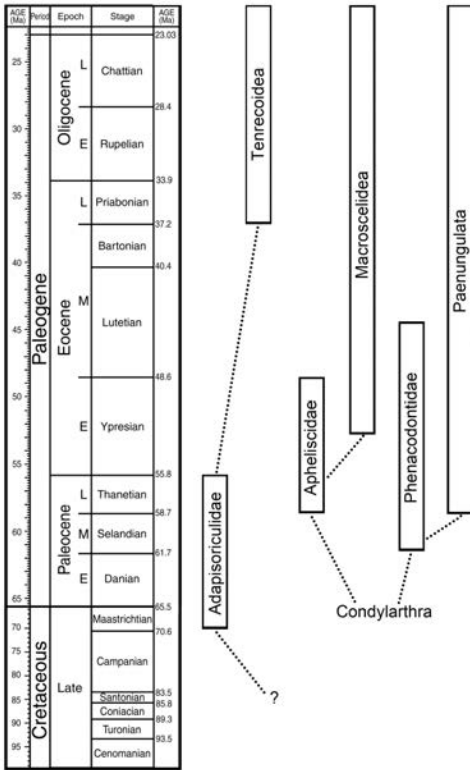


Fig. 1. A likely origin of main “afrotherian” clades. The time scale is adapted from Gradstein et al. (2004).

Рис. 1. Вероятное происхождение основных клад «Afrotheria». Временная шкала согласно Gradstein et al. (2004).

riculidae is a group of insectivorous grade of the mammals.

The clade including Apheliscidae, Phenacodontidae, with their most recent common ancestor and all the latter’s descendants, should include also at least Perissodactyla (Rose et al., 2014), thus making Afrotheria paraphyletic in their current content.

There is a considerable morphological and phylogenetic gap between Adapisoriculidae and archaic ungulates (Fig. 1). Unfortunately, members of this group are known but from isolated teeth and jaw fragments

and few postcranial elements, with its oldest representative *Deccanolestes* having come from the Maastrichtian of India (Prasad et al., 1994, 2010; Boyer et al., 2010; Smith et al., 2010; Goswami et al., 2011). According to one of the recent phylogenetic hypotheses (Goswami et al., 2011), Adapisoriculidae belong to the very basal radiation of the stem placental mammals, prior to an offshoot of the zhelestid eutherians. This, if true, may explain many plesiomorphic features of the tenrecoids, including presence of cloaca and inefficient thermoregulation. What seems to be undoubted is that tenrecoids are not closely related to other “afrotherian” mammals which have originated from far more advanced archaic ungulates.

Acknowledgements

This work was supported by the Russian Scientific Fund (project 14-14-00015).

References

- Al-Sayigh A.R., Nasir S., Schulp A.S., Stevens N.J. 2008. The first described *Arsinoitherium* from the upper Eocene Aydim Formation of Oman: Biogeographic implications. — *Palaeoworld*, 17 (1): 41–46.
- Anderson P.K. 1995. Competition, predation, and the evolution and extinction of Steller’s sea cow, *Hydrodamalis gigas*. — *Marine Mammal Science*, 11 (3): 391–394.
- Andrews C.W. 1906. A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. London: British Museum of Natural History. 324 p.
- Archibald J.D. 1998. Archaic ungulates (“Condylylarthra”). — Janis C.M., Scott K.M., Jacobs L.L. (eds). *Evolution of Tertiary mammals of North America. Vol. 1: Terrestrial carnivores, ungulates, and ungulatelike mammals*. New York: Cambridge University Press. P. 292–331.
- Asher R.J. 2005. Insectivoran-grade placentals. — Rose K.D., Archibald J.D. (eds). *The rise of placental mammals: Origins and relationships of the major extant clades*. Baltimore,

- The Johns Hopkins University Press. P. 50–70.
- Asher R.J. 2010. Tenrecoidea. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 99–106.
- Asher R.J., Avery D.M. 2010. New golden moles (Afrotheria, Chrysochloridae) from the early Pliocene of South Africa. — *Palaeontologia Electronica*, 13 (1): 3A.
- Asher R.J., Helgen K.M. 2010. Nomenclature and placental mammal phylogeny. — *BMC Evolutionary Biology*, 10: 102.
- Asher R.J., Hofreiter M. 2006. Tenrec phylogeny and the noninvasive extraction of nuclear DNA. — *Systematic Biology*, 55 (2): 181–194.
- Asher R.J., Lehmann T. 2008. Dental eruption in afrotherian mammals. — *BMC Biology*, 6: 14.
- Asher R.J., Maree S., Bronner G. et al. 2010. A phylogenetic estimate for golden moles (Mammalia, Afrotheria, Chrysochloridae). — *BMC Evolutionary Biology*, 10: 69.
- Asher R.J., Novacek M.J., Geisler J.H. 2003. Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. — *Journal of Mammalian Evolution*, 10 (1–2): 131–194.
- Asher R.J., Sánchez-Villagra M.R. 2005. Locking yourself out: diversity among dentally zalambdodont therian mammals. — *Journal of Mammalian Evolution*, 12 (1–2): 265–282.
- Averianov A.O., Lopatin A.V. 2014. High-level systematics of placental mammals: current status of the problem. — *Biology Bulletin*, 41 (9): 801–816.
- Barrow E., Seiffert E.R., Simons E.L. 2010. A primitive hyracoid (Mammalia, Paenungulata) from the early Priabonian (late Eocene) of Egypt. — *Journal of Systematic Palaeontology*, 8 (2): 213–244.
- Beatty B.L. 2009. New material of *Cornwallius sookensis* (Mammalia: Desmostylia) from the Yaquina Formation of Oregon. — *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29 (3): 894–909.
- Benoit J., Adnet S., Mabrouk E.E. et al. 2013a. Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. — *PLoS One*, 8 (1): e54307.
- Benoit J., Lehmann T., Vatter M. et al. 2015. Comparative anatomy and three-dimensional geometric-morphometric study of the bony labyrinth of Bibymalagasia (Mammalia, Afrotheria). — *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (3): e930043.
- Benoit J., Orliac M., Tabuce R. 2013b. The petrosal of the earliest elephant-shrew *Chambius* (Macroscelidea: Afrotheria) from the Eocene of Djebel Chambi (Tunisia) and the evolution of middle and inner ear of elephant-shrews. — *Journal of Systematic Palaeontology*, 11 (8): 907–923.
- Bown T.M., Simons E.L. 1987. New Oligocene Ptolemaiidae (Mammalia: ?Pantolestia) from the Jebel Qatrani Formation, Fayum Depression, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7 (3): 311–324.
- Boyer D.M., Prasad G.V.R., Krause D.W. et al. 2010. New postcrania of *Deccanolestes* from the Late Cretaceous of India and their bearing on the evolutionary and biogeographic history of euarchontan mammals. — *Naturwissenschaften*, 97 (4): 365–377.
- Broom R. 1941. On two Pleistocene golden moles. *Annals of the Transvaal Museum*, 20: 215–216.
- Broom R. 1948. Some South African Pliocene and Pleistocene mammals. — *Annals of the Transvaal Museum*, 21 (1–2): 1–38.
- Buckley M. 2013. A molecular phylogeny of *Plesiorycteropus* reassigns the extinct mammalian order ‘Bibymalagasia’. *PLoS One*, 8 (3): e59614.
- Butler P.M. 1984. Macroscelidea, Insectivora, and Chiroptera from the Miocene of East Africa. — *Palaeovertebrata*, 14 (3): 117–200.
- Butler P.M. 1995. Fossil Macroscelidea. — *Mammal Review*, 25 (1–2): 3–14.
- Butler P.M., Hopwood A.T. 1957. Insectivora and chiroptera from the Miocene rocks of Kenya colony. *Fossil Mammals of Africa*, 13. London: British Museum (Natural History). P. 1–35.
- Cooper L.N., Seiffert E.R., Clementz M.T. et al. 2014. Anthracobunids from the Middle Eo-

- cene of India and Pakistan are stem perissodactyls. — *PLoS One*, 9 (10): e109232.
- Corbet G.B., Hanks J. 1968. A revision of the elephant-shrews, family Macroscelididae. — *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoology, 16 (2): 45–111.
- Cote S., Werdelin L., Seiffert E.R., Barry J.C. 2007. Additional material of the enigmatic Early Miocene mammal *Kelba* and its relationship to the order Ptolemaiida. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104 (13): 5510–5515.
- Court N. 1990. Periotic anatomy of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and its phylogenetic implications. — *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10 (2): 179–182.
- Court N. 1992a. The skull of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and the higher interrelationships of ungulates. — *Palaeovertebrata*, 22 (1): 1–43.
- Court N. 1992b. A unique form of dental bilophodonty and a functional interpretation of peculiarities in the masticatory system of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda). — *Historical Biology*, 6 (2): 91–111.
- Court N. 1993. Morphology and functional anatomy of the postcranial skeleton in *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda). — *Palaeontographica, A: Palaeozoologie, Stratigraphie*, 226 (4–6): 125–169.
- Court N., Mahboubi M. 1993. Reassessment of lower Eocene *Seggeurius amourensis*: Aspects of primitive dental morphology in the mammalian order Hyracoidea. — *Journal of Paleontology*, 67 (5): 889–893.
- de Graaff G. 1957. A new chrysochlorid from Makapansgat. — *Palaeontologia Africana*, 5: 21–27.
- Domning D.P. 2001. The earliest known fully quadrupedal sirenian. — *Nature*, 413 (6856): 625–627.
- Domning D.P., Ray C.E., McKenna M.C. 1986. Two new Oligocene desmostylians and a discussion of Tethytherian systematics. — *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 59: 1–56.
- Domning D.P., Zalmout I.S., Gingerich P.D. 2010. Sirenia. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 147–160.
- Douady C.J., Catzeflis F.M., Raman J. et al. 2003. The Sahara as a vicariant agent, and the role of Miocene climatic events, in the diversification of the mammalian order Macroscelidea (elephant shrews). — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 100 (14): 8325–8330.
- Gheerbrant E. 1994. Les mammifères paléocènes du Bassin d'Ouarzazate (Maroc). II. Todralestidae (Proteutheria, Eutheria). — *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoologie, Stratigraphie*, 231 (4–6): 133–188.
- Gheerbrant E. 1995. Les mammifères paléocènes du Bassin d'Ouarzazate (Maroc). III. Adapisoriculidae et autres mammifères (Carnivora, ?Creodonta, Condylarthra, ?Ungulata et incertae sedis). — *Palaeontographica, Abt. A: Palaeozoologie, Stratigraphie*, 237 (1–4): 39–132.
- Gheerbrant E. 2009. Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106 (26): 10717–10721.
- Gheerbrant E., Amaghaz M., Bouya B. et al. 2014. *Ocepeia* (Middle Paleocene of Morocco): The oldest skull of an afrotherian mammal. — *PLoS One*, 9 (2): e89739.
- Gheerbrant E., Bouya B., Amaghaz M. 2012. Dental and cranial anatomy of *Eritherium azzouzoroum* from the Paleocene of Morocco, earliest known proboscidean mammal. — *Palaeontographica, Abt. A: Palaeozoologie, Stratigraphie*, 297 (5–6): 151–183.
- Gheerbrant E., Domning D.P., Tassy P. 2005a. Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea, and relatives). — Rose K.D., Archibald J.D. (eds). *The rise of placental mammals. Origins and relationships of the major extant clades*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 84–105.
- Gheerbrant E., Sudre J., Cappetta H. 1996. A Palaeocene proboscidean from Morocco. — *Nature*, 383 (6595): 68–70.
- Gheerbrant E., Sudre J., Cappetta H., Bignot G. 1998. *Phosphatherium escuilliei* du Thané-

- tien du Bassin des Ouled Abdoun (Maroc), plus ancien proboscidiien (Mammalia) d'Afrique. — *Geobios*, 31 (2): 247–269.
- Gheerbrant E., Sudre J., Cappelletta H. et al. 2002. A new large mammal from the Ypresian of Morocco: Evidence of surprising diversity of early proboscideans. — *Acta Palaeontologica Polonica*, 47 (3): 493–506.
- Gheerbrant E., Sudre J., Tassy P. et al. 2005b. Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Éocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lo phodontes. — *Geodiversitas*, 27 (2): 239–333.
- Goloboff P.A. 1999. NONA (ver. 1.9). Software published by the author, S.M. de Tucuman, Argentina. www.cladistics.org.
- Goswami A., Prasad G.V.R., Upchurch P. et al. 2011. A radiation of arboreal basal eutherian mammals beginning in the Late Cretaceous of India. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 27 (108): 16333–16338.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.I. 2004. A geologic time scale 2004. Cambridge (MA): Cambridge University Press. 589 p.
- Gunnell G.F., Gingerich P.D., Holroyd P.A. 2010. Ptolemaïda. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 83–87.
- Guthrie R.D. 2004. Radiocarbon evidence of mid-Holocene mammoths stranded on an Alaskan Bering Sea island. — *Nature*, 429 (6993): 746–749.
- Hartenberger J.-L. 1986. Hypothèse paléontologique sur l'origine des Macroscelidea (Mammalia). — *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 302 (5): 247–249.
- Hautier L., Sarr R., Tabuce R. et al. 2012. First proramostomid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows. — *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32 (5): 1218–1222.
- Holroyd P.A. 2010a. Macroscelidea. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 89–98.
- Holroyd P.A. 2010b. Tubulidentata. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 107–111.
- Holroyd P.A., Mussell J.C. 2005. Macroscelidea and Tubulidentata. — Rose K.D., Archibald J.D. (eds). *The rise of placental mammals: Origins and relationships of the major extant clades*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 71–83.
- Hooker J.J., Russell D.E. 2012. Early Palaeogene Louisinidae (Macroscelidea, Mammalia), their relationships and north European diversity. — *Zoological Journal of the Linnean Society*, 164 (4): 856–936.
- Inuzuka N. 2000. Primitive late Oligocene desmostylians from Japan and phylogeny of the Desmostylia. — *Bulletin of the Ashoro Museum of Paleontology*, 1: 91–123.
- Kaya T.T. 1995. *Palaeoamasia kansui* (Mammalia) in the Eocene of Bultu-Zile (Tokat-Northeastern Turkey) and systematic revision of *Palaeoamasia*. — *Turkish Journal of Earth Science*, 4: 105–111.
- Kitching J.W. 1965. A new giant hyracoid from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgietersrus. — *Palaeontologica Africana*, 9: 91–96.
- Lehmann T. 2006. Biodiversity of the Tubulidentata over geological time. — *Afrotherian Conservation*, 4: 6–11.
- Lehmann T. 2008. Plio-Pleistocene aardvarks (Mammalia, Tubulidentata) from East Africa. — *Fossil Record*, 11 (2): 67–81.
- Lehmann T. 2009. Phylogeny and systematics of the Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata). — *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155 (3): 649–702.
- Lehmann T., Vignaud P., Likius A., Brunet M. 2005. A new species of Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata) in the Mio-Pliocene of northern Chad. — *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143 (1): 109–131.
- Lehmann T., Vignaud P., Likius A. et al. 2006. A sub-complete fossil aardvark (Mammalia, Tubulidentata) from the Upper Miocene of

- Chad. — *Comptes Rendus Paleovol*, 5 (5): 693–703.
- Lehmann T., Vignaud P., Mackaye H.T., Brunet M. 2004. A fossil aardvark (Mammalia, Tubulidentata) from the lower Pliocene of Chad. — *Journal of African Earth Sciences*, 40 (5): 201–217.
- Maas M.C., Thewissen J.G.M., Kappelman J. 1998. *Hypsamasia seni* (Mammalia: Embriothopoda) and other mammals from the Eocene Kartal Formation of Turkey. — *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 34: 286–297.
- MacPhee R.D.E. 1994. Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorcyteropus*: and a diagnosis of a new order of eutherian mammals. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 220: 1–214.
- Madsen O., Scally M., Douady C.J. et al. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. — *Nature*, 409 (6820): 610–614.
- Malia M.J., Adkins R.M., Allard M.W. 2002. Molecular support for Afrotheria and the polyphyly of Lipotyphla based on analyses of the growth hormone receptor gene. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24 (1): 91–101.
- McDowell S.B. 1958. The Greater Antillean insectivores. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 115: 113–214.
- McKenna M.C. 1975. Towards a phylogenetic classification of the Mammalia. — Luckett W.P., Szalay F.S. (eds). *Phylogeny of the Primates*. New York: Plenum Press. P. 21–46.
- McKenna M.C., Manning E.M. 1977. Affinities and palaeobiogeographic significance of the Mongolian Paleogene genus *Phenaccolophus*. — *Geobios, Memoire Special*, 1: 61–85.
- Mein P., Pickford M. 2003. Insectivora from Arrisdrift, a basal Middle Miocene locality in southern Namibia. — *Memoir of the Geological Survey of Namibia*, 19: 143–146.
- Mess A., Carter A.M. 2006. Evolutionary transformations of fetal membrane characters in Eutheria with special reference to Afrotheria. — *Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 306 (2): 140–163.
- Miller E.R., Rasmussen D.T., Kappelman J. et al. 2015. *Ptolemaia* from West Turkana, Kenya. — *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 56 (1): 81–88.
- Murphy W.J., Eizirik E., Johnson W.E. et al. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. — *Nature*, 409 (6820): 614–618.
- Novacek M.J. 1984. Evolutionary stasis in the elephant-shrew, *Rhynchocyon*. — Eldredge N., Stanley S.M. (eds). *Living Fossils*. New York: Springer. P. 4–22.
- Novacek M.J. 1986. The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 183: 1–112.
- Novacek M.J., Wyss A.R. 1986. Higher-level relationships of the Recent eutherian orders: morphological evidence. — *Cladistics*, 2 (3): 257–287.
- Novacek M.J., Wyss A.R., McKenna M.C. 1988. The major groups of eutherian mammals. — Benton M.J. (ed). *The phylogeny and classification of the Tetrapods, Vol. 2: Mammals*. The Systematics Association, Special Volume. 35B: 31–71.
- O’Leary M.A., Bloch J.I., Flynn J.J. et al. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. — *Science*, 339 (6120): 662–667.
- Osborn H.F. 1908. New fossil mammals from the Fayum Oligocene, Egypt. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 24: 265–272.
- Owen R. 1855. On the fossil skull of a mammal (*Prorastomus sirenoides*, Owen) from the island of Jamaica. — *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 11: 541–543.
- Owen R. 1875. On *Prorastomus sirenoides* (Ow.). — Part II. — *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 31: 559–567.
- Patterson B. 1965. The fossil elephant shrews (family Macroscelididae). — *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 133 (6): 297–336.
- Patterson B. 1975. The fossil aardvarks (Mammalia: Tubulidentata). — *Bulletin of the*

- Museum of Comparative Zoology, 147 (5): 185–237.
- Penkrot T.A., Zack S.P., Rose K.D., Bloch J.I. 2008. Postcranial morphology of *Apheliscus* and *Haplomyilus* (Condylarthra, Apheliscidae): Evidence for a Paleocene Holarctic origin of Macroscelidea. — Sargis E.J., Dagosto M. (eds). *Mammalian Evolutionary Morphology. A Tribute to Frederick S. Szalay*. Dordrecht: Springer. P. 73–106.
- Pickford M. 1975. New fossil Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata) from East Africa. *Orycteropus minutus* sp. nov. and *Orycteropus chemeldoi* sp. nov. — *Netherlands Journal of Zoology*, 25 (1): 57–88.
- Pickford M., Hlusko L.J. 2007. Late Miocene procaviid hyracoids (Hyracoidea: *Dendrohyrax*) from Lemudong'o, Kenya. — *Kirtlandia*, 56: 106–111.
- Pickford M., Senut B., Morales J., Mein P., Sanchez I.M. 2008. Mammalia from the Lutetian of Namibia. — *Memoir of the Geological Survey of Namibia*, 20: 465–514.
- Poduschka W., Poduschka C. 1985. Zur Frage des Gattungsnamens von “*Geogale*” *aletris* Butler und Hopwood, 1957 (Mammalia, Insectivora) aus dem Miozän Ostafrikas. — *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50: 129–140.
- Prasad G.V.R., Jaeger J.-J., Sahni A. et al. 1994. Eutherian mammals from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Intertrappean Beds of Naskal, Andhra Pradesh, India. — *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14 (2): 260–277.
- Prasad G.V.R., Verma O., Gheerbrant E. et al. 2010. First mammal evidence from the Late Cretaceous of India for biotic dispersal between India and Africa at the KT transition. — *Comptes Rendus Palevol*, 9 (1–2): 63–71.
- Radulesco C., Iliesco G., Iliesco M. 1976. Découverte d'un Embrithopode nouveau (Mammalia) dans la Paléogène de la dépression de Hateg (Roumanie) et considération générales sur la géologie de la région. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* (11): 690–698.
- Radulesco C., Sudre J. 1985. *Crivadiatherium iliescui* n. sp., nouvel embrithopode (Mammalia) dans le Paleogene ancien de la Depression de Hateg (Roumanie). — *Palaeo-vertebrata*, 15 (3): 139–157.
- Rasmussen D.T. 1989. The evolution of the Hyracoida. — Prothero D.R., Schoch R.R. (eds). *The Evolution of Perissodactyls*. New York: Oxford University Press. P. 57–78.
- Rasmussen D.T., Gutiérrez M. 2010. Hyracoida. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 123–145.
- Rasmussen D.T., Pickford M., Mein P. et al. 1996. Earliest known procaviid hyracoid from the Late Miocene of Namibia. — *Journal of Mammalogy*, 77 (3): 745–754.
- Ray C.E., Domning D.P., McKenna M.C. 1994. A new specimen of *Behemotops proteus* (Mammalia: Desmostylia) from the marine Oligocene of Washington. — Berta A., Deméré T.A. (eds). *Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore, Jr.* Proceedings of the San Diego Society of Natural History, 29: 205–222.
- Rohland N., Reich D., Mallick S., Meyer M., Green R.E., Georgiadis N.J., Roca A.L., Hofreiter M. 2010. Genomic DNA sequences from mastodon and woolly mammoth reveal deep speciation of forest and savanna elephants. — *PLoS Biology*, 8 (12): e1000564.
- Rose K.D., Holbrook L.T., Rana R.S. et al. 2014. Early Eocene fossils suggest that the mammalian order Perissodactyla originated in India. — *Nature Communications*, 5: 5570.
- Sánchez-Villagra M.R., Narita Y., Kuratani S. 2007. Thoracolumbar vertebral number: the first skeletal synapomorphy for afrotherian mammals. — *Systematics and Biodiversity*, 5 (1): 1–7.
- Sanders W.J., Gheerbrant E., Harris J.M. et al. 2010a. Proboscidea. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 161–251.
- Sanders W.J., Kappelman J., Rasmussen D.T. 2004. New large-bodied mammals from the late Oligocene site of Chilga, Ethiopia. — *Acta Palaeontologica Polonica*, 49 (3): 365–392.
- Sanders W.J., Nemeč W., Aldinucci M. et al. 2014. Latest evidence of *Palaeoamasia* (Mammalia, Embrithopoda) in Turkish Anatolia.

- Journal of Vertebrate Paleontology, 34 (5): 1155–1164.
- Sanders W.J., Rasmussen D.T., Kappelman J. 2010b. Embrithopoda. — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). Cenozoic mammals of Africa. Berkeley: University of California Press. P. 115–122.
- Savage R.J.G., Domning D.P., Thewissen J.G.M. 1994. Fossil Sirenia of the west Atlantic and Caribbean region. V. The most primitive known sirenian, *Prorastomus sirenoides* Owen, 1855. — Journal of Vertebrate Paleontology, 14 (3): 427–449.
- Schwartz G.T., Rasmussen D.T., Smith R.J. 1995. Body-size diversity and community structure of fossil hyracoids. — Journal of Mammalogy, 76 (4): 1088–1099.
- Seiffert E.R. 2007. A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. — BMC Evolutionary Biology, 7: 224.
- Seiffert E.R. 2010. The oldest and youngest records of afrosoricid placentals from the Fayum Depression of northern Egypt. — Acta Palaeontologica Polonica, 55 (4): 599–616.
- Seiffert E.R., Simons E.L. 2000. *Widanelpharsia*, a diminutive placental from the late Eocene of Egypt. — Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 97 (6): 2646–2651.
- Seiffert E.R., Simons E.L., Ryan T. et al. 2007. New remains of Eocene and Oligocene Afrosoricida (Afrotheria) from Egypt, with implications for the origin(s) of afrosoricid zalambdodonty. — Journal of Vertebrate Paleontology, 27 (4): 963–972.
- Sen S., Heintz E. 1979. *Palaeoamasia kansui* Ozansoy 1966, embrithopode (Mammalia) de l'Eocene de Anatolie. — Annales de Paléontologie (Vertébrés), 65 (1): 73–91.
- Shoshani J. 1986. Mammalian phylogeny: comparison of morphological and molecular results. — Molecular Biology and Evolution, 3 (3): 222–242.
- Shoshani J., Goldman C.A., Thewissen J.G.M. 1988. *Orycteropus afer*. — Mammalian Species, 300: 1–8.
- Simons E.L., Bown T.M. 1995. Ptolemaida, a new order of Mammalia, with description of the cranium of *Ptolemaia grangeri*. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 92 (8): 3269–3273.
- Simons E.L., Holroyd P.A., Bown T.M. 1991. Early tertiary elephant-shrews from Egypt and the origin of the Macroscelidea. — Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 88 (21): 9734–9737.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. — Bulletin of the American Museum of Natural History, 85: I–XVI +1–350.
- Smit H.A., Jansen van Vuuren B., O'Brien P.C.M. et al. 2011. Phylogenetic relationships of elephant-shrews (Afrotheria, Macroscelididae). — Journal of Zoology, 284 (2): 133–143.
- Smith T., De Bast E., Sigé B. 2010. Euarchontan affinity of Paleocene Afro-European adapisoricid mammals and their origin in the late Cretaceous Deccan Traps of India. — Naturwissenschaften, 97 (4): 417–422.
- Springer M.S., Amrine H.M., Burk A., Stanhope M.J. 1999. Additional support for Afrotheria and Paenungulata, the performance of mitochondrial versus nuclear genes, and the impact of data partitions with heterogeneous base composition. — Systematic Biology, 48 (1): 65–75.
- Springer M.S., Cleven G.C., Madsen O. et al. 1997. Endemic African mammals shake the phylogenetic tree. — Nature, 388 (6637): 61–64.
- Springer M.S., Stanhope M.J., Madsen O., Jong W.W., de 2004. Molecules consolidate the placental mammal tree. — Trends in Ecology and Evolution, 19 (8): 430–438.
- Stanhope M.J., Madsen O., Waddell V.G. et al. 1998a. Highly congruent molecular support for a diverse superordinal clade of endemic African mammals. — Molecular Phylogenetics and Evolution, 9 (3): 501–508.
- Stanhope M.J., Waddell V.G., Madsen O. et al. 1998b. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. — Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 95 (17): 9967–9972.
- Sudre J., Jaeger J.-J., Sigé B., Vianey-Liaud M. 1993. Nouvelles données sur les Condylarthres du Thanétien et de l'Yprésien du Bas-

- sin d'Ouarzazate (Maroc). — *Geobios*, 26 (5): 609–615.
- Tabuce R., Coiffait B., Coiffait P.-E. et al. 2001. A new genus of Macroscelidea (Mammalia) from the Eocene of Algeria: a possible origin for elephant-shrews. — *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (3): 535–546.
- Tabuce R., Jaeger J.-J., Marivaux L. et al. 2012. New stem elephant-shrews (Mammalia, Macroscelidea) from the Eocene of Dur At-Talah, Libya. — *Palaeontology*, 55 (5): 945–955.
- Tabuce R., Marivaux L., Adaci M. et al. 2007. Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1614): 1159–1166.
- Tassy P., Shoshani J. 1988. The Tethytheria: elephants and their relatives. — Benton M.J. (ed.). *The phylogeny and classification of the Tetrapods, Volume 2: Mammals. The Systematics Association Special Volume. 35B*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. P. 283–315.
- van Dijk M.A.M., Madsen O., Catzeflis F.M. et al. 2001. Protein sequence signatures support the African clade of mammals. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98 (1): 188–193.
- Vartanyan S.L., Garutt V.E., Sher A.V. 1993. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. — *Nature*, 362 (6418): 336–339.
- Vialle N., Merzeraud G., Delmer C. et al. 2013. Discovery of an embrithopod mammal (*Ar-sinoitherium?*) in the late Eocene of Tunisia. — *Journal of African Earth Sciences*, 87: 86–92.
- Werdelin L. 2010. *Bibymalagasia* (Mammalia *Incertae Sedis*). — Werdelin L., Sanders W.J. (eds). *Cenozoic Mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. P. 113–114.
- Zack S.P., Penkrot T.A., Bloch J.I., Rose K.D. 2005. Affinities of “hyopsodontids” to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria. — *Nature*, 434 (7032): 497–501.

ПРОБЛЕМА ВИДА И ВИДОВЫХ ГРАНИЦ У РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA; MAMMALIA)*

С.В. Крускоп

Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова; selysius@mail.ru

В настоящем обзоре обобщены данные по проблеме вида и определения видовых границ у рукокрылых. На конкретных примерах рассмотрены случаи несоответствия молекулярных и морфологических данных. Обсуждается сравнительная ценность «традиционных» морфологических и молекулярно-генетических данных при определении ранга и границ таксона видовой группы; рассмотрены ситуации, когда морфологические или определённые молекулярные данные обладают низкой таксономической ценностью и сами по себе могут не вызывать доверия. Несмотря на значительно большее разнообразие рукокрылых в тропиках, проблемы таксономии низкого уровня в тропических и вне-тропических регионах сходны, различия же носят скорее методологический характер (т. е. нехватка исходных данных может иметь разные причины). В неоднозначных случаях решение вопроса о видовых границах и ранге таксона требует комплексного подхода и не должно основываться только на одной группе признаков.

SPECIES AND SPECIES DELIMITATION PROBLEM IN THE BATS (CHIROPTERA; MAMMALIA)

S.V. Kruskop

Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University; selysius@mail.ru

Species delimitation is one of the core problems in the modern zoology, concerning not only taxonomy but also many other zoological fields. Bats are the second largest mammalian order with almost worldwide distribution, and its taxonomy, which was in a stasis during the second half of the 20th century, becomes being intensively studied during the latest decades. Because of conservative karyotypes, bats almost avoided “karyological revolution”, which had most significant influence on alpha-level taxonomy of small rodents and soricomorph insctivores. However, growing role of molecular studies results in the increase of the number of recognized bat species as well as of odd and complicated cases in a lower-level bat

taxonomy. Such cases are known even for well-studied Europe with its relatively poor bat fauna (e. g. *Myotis alcaethoe*, *Plecotus sardus* etc.). This review summarizes data on the problem concerning species ranks and species delimitation in bats. Cases of non-compliance of molecular and morphological data are overviewed.

One of the reasons for ongoing changes in the bat taxonomy is what we call “blind spots”. Sometimes researchers, due to personal reasons, cannot see or do not want to see differences even in a well-represented material. Such thing had happened with *Myotis daubentonii* and *M. petax*, border between which retained obscure for the entire 20th century. Another example is provided by “*formosus*” species complex, also of the genus *Myotis*. This complex differs so noticeably from other species that nobody was paying attention for decades to the dissimilarities between its constituent species.

Another reason is “understudy”. Most bats inhabit tropical regions, with many of them being hard-to-get, and therefore poorly represented in collections. Most indicative example we found in the genus *Murina*: these bats are commonly characterized by local or scattered distribution and low natural population density, which prevent them usually from becoming collectors’ prey. But, because of certain intensification of bat research in Asia together with growing role of molecular methods, the number of *Murina* species recognized during the last decade has twice increased.

Despite the growing value of molecular studies, morphological methods still play a significant role in the bat taxonomy. However, morphological traits are subject to significant variability, viz. age, geographical, individual etc. This may obscure differences between similar taxa or, to the contrary, simulate distinctiveness within the same species. A case of *Eptesicus gobiensis* and *E. bobrinskoi* represents situation when local population was treated as a separate species due to merely size difference. Besides, taxonomic and diagnostic significance of a particular feature can vary within the same genus. This is true for the baculum shape varying broadly within *Myotis* and *Hipposideros*: it allows to distinguish even closely related species in some instances but shows no differences between relatively distant forms in others. The same can be said about other morphological structures commonly used in the bat taxonomy.

Employing molecular data is growing, and researchers are inclined to believe in their high resolution power. Though taxonomists did not obtain a panacea, molecular genetics strongly stimulated studies in the bat taxonomy, in large part due to establishing extensive genetic databases. However there are many known cases of uncertain and even odd results derived from the molecular studies. Although there are suggestions about magnitudes of inter- and intraspecific distances, actually the latter may be quite variable, even within same genus. For example, distances between three species of *Miniopterus “schreibersii”* complex are much lower as compared to those between other species of this genus, while some studies confirm species status (low level of gene flow between sympatric populations) of all three forms in that complex. In contrast, there are three distinct mtDNA lineages within *Pipistrellus kuhlii* in Europe formally fit-

ting the species-level of distances, which seem to meet no obstacles with the gene flow between their populations. From the studies of taxonomy of the genus *Eptesicus* on the whole and the “*E. serotinus*” species complex in particular, we have learned that reticular processes can play a significant role in speciation and can be responsible for some of complicated cases of relationships between species and populations. It is very probable that similar cases will be revealed in other bat groups. Although special methods are already designed for the formal identification of species boundaries, there are still no tools for effective work with really complicated genera of bats.

Definitely, most of researchers try to employ multiple data sets to solve particular taxonomic problems. For such research design, the term “integrative taxonomy” was coined. However, some authors pointed out that there are no tools to make taxonomic studies truly “integrative”, with proportional contribution of different data sources, and suggested an algorithm of an “iterative taxonomy”. It was designed to reveal first so called “candidate species” (population possessing certain features of distinct species, no matter morphological, genetic or behavioral) and then to verify their status coherently by other data sources.

The problem with low-level taxonomy seems to be similar both in tropical and non-tropical regions, with the differences having mainly methodological nature. Lack of any baseline data may have different reasons, namely insufficient amount of material in tropics vs. irregularly represented material across the vast distribution areas in temperate climate. In any case, the question of species limits and rank requires a comprehensive approach.

1. Введение

Рукокрылые — второй по объему отряд млекопитающих, на который приходится около 1/5 всего таксономического разнообразия класса (Wilson, Reeder, 2005). Надо сказать, что укоренившееся представление о слабой изученности рукокрылых, в том числе — с позиций систематики и палеонтологии, в целом неверно. Рукокрылые — одна из активно изучаемых групп, в рамках которой было сделано в последние годы немало открытий, в том числе интригующих и способствующих проведению дальнейших исследований. Нет ничего удивительного и в том, что вопросы внутривидовой структуры, взаимоотношений родственных (и не родственных, но морфологически сходных) видов, границ между видами встают

перед исследователем этой группы с обескураживающей регулярностью.

Представления о таксономии рукокрылых были удивительно стабильны на протяжении большей части XX в., фактически начиная с классических работ Тейта (Tate, 1941a–c, 1942) и заканчивая сводками Купмана (Coorman, 1993, 1994). На протяжении второй половины XX в. число признаваемых видов менялось незначительно и колебалось где-то около 900. Так, в сводке Соколова (1973) перечислено 917 видов; Купман в различных сводках пишет о 896 (Coorman, 1984), 925 (Coorman, 1993) и о 913 видах (Coorman, 1994). Большая часть этого периода характеризовалась следованием концепции «вид — это то, что считает видом хороший систематик». Повидимому, слабые движения в представлениях о систематике отряда реципрокно

порождали низкий интерес к проблеме и число исследователей, ею занимавшихся, вплоть до 1990-х гг. было невелико. Суждения же этих немногочисленных экспертов были во многом умозрительными и носили отпечаток личных предпочтений. Так, А.П. Кузякин, «задававший тон» в этом вопросе в СССР и странах Восточной Европы, стоял на крайних объединительских позициях, за исключением таксонов, описанных им самим. Примером может служить объединение северного (*Eptesicus nilssonii* Keys. et Blas., 1839) и гобийского (*E. gobiensis* Bobrinskii, 1926) кожанков в один вид при выделении в качестве самостоятельного вида кожанка Бобринского (*E. bobrinskoi*) (Кузякин, 1950; Бобринский и др., 1965). Сейчас мы знаем, что ситуация ровно обратная: гобийский кожанок — отдельный вид, возможно (но не обязательно!) родственник северному, а кожанок Бобринского — мелкая региональная форма гобийского (Artyushin et al., 2012).

Рукокрылых удивительным образом миновал «бум» увлечения кариологией, сильно повлиявший на представления о видовом разнообразии мышевидных грызунов и сорикоморфных насекомоядных. Причиной этому, отчасти — труднодоступность материалов из тропических регионов (где сосредоточено основное разнообразие отряда), отчасти — низкая вариабельность кариотипов во многих группах рукокрылых. Например, все виды *Eptesicus* имеют одинаковое число и хромосом, и хромосомных плеч: $2n/NF = 50/48$ (Volleth, Heller, 1994), огромный по меркам млекопитающих род *Myotis* также обладает практически одинаковыми кариотипами с $2n = 44$ (Volleth, 1987; Volleth, Heller, 2012).

Однако ситуация коренным образом стала меняться с началом использования разнообразных молекулярно-генетиче-

ских методик. Сохранение проб тканей для последующего анализа ДНК гораздо менее трудоемко, чем приготовление хромосомных препаратов, и позволяет без особого труда получать материалы в том числе и из тропических регионов, а совершенствование самих методов постепенно позволяет вовлекать в анализ всё более старые коллекционные материалы (см. напр.: Nachmann, 2013; Bailey et al., 2015). В сочетании с совершенствованием методов отловов это в последние два десятилетия дало в руки исследователей рукокрылых материалы, по-видимому, более обширные и разнообразные, чем когда-либо в прошлом.

Результатом стал пересмотр представлений о таксономической структуре рукокрылых на самых разных уровнях, от изменения состава подотрядов (Teeling, 2005; Hutcheon, Kirsch, 2006) до краха прежних точек зрения на родственные связи внутри некоторых крупных родов (напр., Ruedi, Mayer, 2001).

Вопросы видовой систематики представляют, кроме общетеоретического и узкоспециального, ещё и прикладной интерес, поскольку виды (какое бы определение в это понятие ни вкладывалось) — это основные операциональные единицы для многих исследователей, занимающихся экологией, зоогеографией, природопользованием и т. п., и эти исследователи очевидно желают знать, хотя бы, с каким количеством видов они имеют дело. В противном случае результатом становится присутствие в региональных сводках и природоохранных списках видов, в конкретном регионе не живущих: например, усагая *Myotis mystacinus* Kuhl, 1817 и водяная *M. daubentonii* Kuhl, 1817 ночницы, бурый ушан *Plecotus auritus* Linn., 1758 в Забайкальском крае (Красная книга Забайкальского края, 2012).

На сегодняшний момент известно более 1250 видов рукокрылых, и этот список постоянно продолжает пополняться (например, Csorba et al., 2015; Ruedi et al., 2015). При этом около трети вновь появляющихся видов приходится на новоописания форм, ранее не известных науке, тогда как до двух третей — это ранее описанные таксоны, чей статус был поднят в связи с пересмотром видовых границ и признаков (Simmons, Wetterer, personal comm.). Понятно, что и первое, и второе касается в первую очередь тропических регионов, где сосредоточена большая часть разнообразия отряда и многие из которых всё ещё труднодоступны для исследователей. Тем не менее, есть исключения.

Так, в результате тщательного изучения материала в фауне Европы (сравнительно небольшой и хорошо исследованной) были выявлены новые виды ушанов (Tvrkovic et al., 2005; Spitzenberger et al., 2006), причём один из них, *Plecotus sardus* Mucedda et al., 2002, был описан как новый вид (Mucedda et al., 2002) и этот статус в ходе последующих исследований не утратил. Молекулярно-генетические исследования позволили выявить скрытое разнообразие среди ночниц группы «*nattereri*» и установить видовой статус для иберийской *M. escalerae* Cabrera, 1904 (Salicini et al., 2011), причём было показано весьма давнее расхождение этой линии с собственно *M. nattereri* Kuhl, 1817.

Но наиболее показательным, пожалуй, обнаружение в конце 1990-х – начале 2000-х гг. нового вида ночниц *Myotis alcathoe* Helversen et Heller, 2001 (Helversen et al., 2001). Изначально описанный из Греции как «вид-двойник» усатой ночницы, он, как теперь ясно, не имеет однозначных родственных связей с другими европейскими видами рода (Ruedi et al., 2013) и, как оказалось, распростра-

нён в значительной части стран Европы, от Великобритании (Jan et al., 2010) до Украины (Bashta et al., 2011) и Кавказа (Крускоп, 2012).

В этом обзоре я постарался рассмотреть на конкретных примерах сложные ситуации, возникающие при изучении низкоуровневой систематики рукокрылых. Примечательно, что ряд этих сложностей возникает несмотря, а в некоторых случаях — и вследствие использования современных молекулярно-генетических методов, что нам в очередной раз говорит об отсутствии универсальной панацеи для решения таксономических вопросов.

2. «Слепые пятна»

Одна из причин такой явной «недоисследованности», ныне поспешно компенсируемой, — то, что я некогда назвал «слепыми пятнами» в систематике (Крускоп, 2002). В ряде случаев некое животное имеет столь выраженные диагностические черты, что на протяжении десятилетий никому не приходит в голову копаться в его систематике.

Отчасти примером такой ситуации могут быть водяные и восточные ночницы. Вкратце их история такова. В начале XX в. Н. Холлистер (Hollister, 1912) по единственному экземпляру с Алтая описал новый вид *Myotis petax* Hollister, 1912, указав на его отличия от европейской *M. daubentonii* (и тоже, по-видимому, опираясь на очень небольшое число экземпляров сравнительного материала). Эта работа была фактически забыта. С.И. Огнёв (1928), не найдя размерных отличий между зверьками из Сибири и Поволжья, свёл таксон *petax* в синонимы *M. d. volgensis* Eversmann 1840, описав из Приморья более мелкую форму *M. d. ussuriensis* Ognev 1927. Г. Тэйт (Tate, 1941a) принял *petax* в качестве одного из подвидов водяной ноч-

ницы, однако в российских публикациях этот таксон в дальнейшем фактически не фигурировал. В. Богданович, ревизуя структуру вида *M. daubentonii*, вообще признал существование только дальневосточного подвида, сведя *volgensis* (вместе с *petax*) в синонимы номинативной формы и обозначив все различия как клинальную изменчивость (Bogdanowicz, 1990). Собственно, в этом, видимо, и проявляется сущность «слепого пятна» — никто и не пытается увидеть различия, потому что все же «знают» из предыдущих работ, что различий нет.

Я усомнился в последнем утверждении, лишь имея в руках свежий материал из Забайкалья. Морфометрия черепа показала, что не только все восточносибирские и дальневосточные «водяные» ночницы отличаются от европейских и западносибирских, но и уровень этих различий сходен с таковым между *M. daubentonii* s. l. и *M. macrodactylus* Temminck, 1840, в самостоятельном видовом статусе которой, вроде бы, сомнений не было (Kruskov, 2004). Далее выяснилось, что между двумя формами существуют вполне дискретные различия в строении бакулюма, и одновременно были выявлены генетические различия (Matveev et al., 2005), подтверждённые в дальнейшем другими маркерами (Kruskov et al, 2012; Ruedi et al., 2013), которые показали, что *M. petax* — не только самостоятельный вид, но всё его сходство с *M. daubentonii*, скорее всего, конвергентное и не обусловлено близким родством.

Последняя ситуация сама по себе не редка: довольно много видов рукокрылых оказались, если судить по молекулярным данным, родственниками не тех, чьими считались ранее. Но приведённый пример показывает, как подобное может «скрываться» буквально у всех на виду,

среди массового и неплохо изученного материала, в котором не ожидали увидеть реальный уровень различий, а потому и не видели.

Более яркий, во всех смыслах, пример представляют ночницы из комплекса «*Myotis formosus*». Эти зверьки очень хорошо диагностируемы от других представителей рода: крупные ночницы с очень яркой контрастной окраской — рыжей с чёрными перепонками. И хотя в упомянутой выше сводке Тэйт (Tate, 1941a) приводил известные ему номинальные формы как потенциальные виды, позже они, как правило, рассматривались как единый таксон; иногда за исключением островных популяций *M. hermanni* Thomas, 1923 или *M. rufopictus* Waterhouse, 1845 (Corbet, Hill, 1992; Ingle, Heaney, 1992). Можно сказать, что очевидность их внешних отличий отвлекала исследователей от поиска различий внутри самого комплекса. Эта зашоренность спала, когда выяснилось, что на Тайване симпатрично обитают два вида этого комплекса, причём, когда этот факт стал известен, диагностические признаки, различающие эти формы, тоже были выявлены довольно легко (см. Csorba et al., 2014).

На самом деле, определённую роль «слепые пятна» играли, очевидно, во многих случаях «внезапного» недавнего пересмотра систематики той или иной группы. Тут уместно вспомнить, например, ушанов, которых, после того как идея, что их существует более одного вида, получила признание в научном сообществе, с упорством (можно сказать, почти маниакальным) пытались разделить лишь на два вида. Опуская спорный таксономический статус некоторых недавно выделенных в этом роде форм, нельзя не признать, что те, которых пытались свести в синонимы «серого ушана», нередко

отличаются друг от друга не меньше, а то и больше, чем серый ушан от бурого (см. Стрелков, 1988, 2006; Spitzenberger et al., 2006). Иными словами, во многих случаях видовые признаки и видовые границы исследователи не видели, несмотря на доступность и достаточность материалов, просто потому, что не догадывались посмотреть или не хотели, в силу тех или иных личных причин, их видеть. И молекулярно-генетические исследования пусть и не открыли истину, но в целом ряде случаев заставили этих исследователей свежим взглядом посмотреть на казалось бы знакомые группы — и иной раз увидеть в них немало нового.

Понятно, что если такая ситуация процветала в отношении видовых комплексов, сравнительно неплохо исследованных или хотя бы сравнительно неплохо представленных в коллекциях, то малодоступность коллекционных материалов должна была её в значительной степени усугублять.

3. «Недоисследованность»

Рукокрылые — главным образом тропическая группа: в тропических и субэкваториальных регионах сосредоточено более 4/5 видового разнообразия отряда. Как результат, множество видов рукокрылых вообще до последнего времени избегало попадать в руки ученым (и неизвестно, сколько избегает до сих пор), а многие формально известные науке летучие мыши на протяжении десятилетий попадали в руки исследователей единично, да и эти единицы «разбредались» по разным музеям, становясь малодоступными большинству специалистов.

Выразительный пример такой группы — род трубконосов *Murina*. Вообще, в целом всё подсемейство Murininae изучено довольно плохо, однако два других

рода невелики (хотя и их видовой состав вызывает вопросы) (см., например, Kruskop, 2013); род же *Murina* довольно обширен и распространён практически по всей Южной и Восточной Азии, включая многие острова (Francis, 2008). Надо добавить, что большинство видов этого рода — лесные, по-видимому, для них характерна невысокая естественная плотность популяции, они практически не образуют колоний и обладают манёвренным полетом, позволяющим уклоняться от паутиных сетей.

Как результат, на протяжении XIX и XX вв. трубконосы в научных коллекциях были единичны. Это вызывало замкнутый круг: на скудном материале составлялись определительные ключи, очередные исследователи определяли по ним свой — тоже как правило единичный — материал, и новые ключи вбирали все ошибки и неточности предыдущих. Мы с этим столкнулись, начиная работать с материалами по Вьетнаму: как оказались впоследствии, практически все экземпляры трубконосов, с которыми мы имели дело в начале 2000-х гг., были определены неправильно в результате неточности используемых в литературе признаков. Так, два вида — *M. cyclotis* Dobson, 1872 и *M. huttoni* Peters, 1872 — традиционно предполагалось различать лишь по величине черепа (большей у второго), а объединяли их сходные пропорции зубной системы (см. Corbet, Hill, 1992). Сейчас мы знаем, что такими пропорциями обладает ещё целый ряд видов, а между комплексами форм «*cyclotis*» и «*huttoni*» существуют более тонкие, но весьма надёжные морфологические отличия, а вот размерных отличий как раз нет: *M. fionae* Francis et Eger, 2012, родственной *M. cyclotis*, в среднем крупнее, чем *M. huttoni* (Francis, Eger, 2012; Kruskop, 2013).

Совершенствование методов отловов на рубеже столетий совпало с некоторым ростом мобильности специалистов, занимающихся рукокрылыми, и с развитием методов молекулярной систематики. В результате, если в сводке 2005 г. в роде *Murina* было 17 видов (Simmons, 2005), то всего за восемь последующих лет было описано ещё 16 (Francis, Eager, 2012). И хотя часть как новоописанных, так и известных ранее форм была впоследствии «закрыта» (или имеет тенденцию к тому, чтобы быть закрытой), общее число признаваемых видов в роде всего за десятилетие более чем удвоилось.

Разумеется, такая ситуация вовсе не облегчает ответ на вопрос: а что же такое вид у трубконосов? — исследователям при ответе на него приходится принимать ответственность на себя. Большинство описываемых или переписываемых форм — узкоареальные эндемики, многие из них известны по считанному числу экземпляров. И обозначение их таксономического статуса во многом определяется доверием автора к достоверности генетических различий. В свою очередь, последние пока что ограничены данными по митохондриальной ДНК и далеко не всегда могут считаться удовлетворительным критерием. Таким образом, и в этой, и в других группах со сходной ситуацией вполне можно ожидать пересмотра видовых границ под давлением новых, в том числе молекулярно-генетических данных.

Высокий темп исследований систематики трубконосов (и, надо полагать, систематики ряда других групп) иногда порождает парадоксальные ситуации, когда знание об истинном или, по крайней мере, более истинном, чем общепринятом, положении вещей опережает выходящие публикации. Примером могут служить трубконосы группы «*leucogaster*». Дол-

гое время всех крупных трубконосов с грациальной зубной системой рассматривали как один вид, отчасти с лёгкой руки А.П. Кузьякина (1950). В сводке 2005 г. Н. Симмонс выделила в качестве самостоятельного вида *M. hilgendorfi* Peters, 1880 (Simmons, 2005). При том, что она правильно охарактеризовала ареал этой формы, в качестве обоснования её выделения она сослалась на работу М. Йошиюки (Yoshiyuki, 1989), в которой как раз аргументация для разделения форм и их границы были совершенно ошибочны (что делало безосновательным и утверждение Симмонс). Тем не менее, точка зрения Симмонс была подхвачена авторами последующих публикаций, а те, кто имел дело с коллекционным материалом, знали, что эта точка зрения правильна. Однако, хотя *M. hilgendorfi* начал «гулять» в качестве самостоятельного вида по страницам статей с 2005 г., более или менее непротиворечивые данные, подтверждающие его статус, были опубликованы только в 2012 г. (Kruskov et al., 2012).

4. Плюсы и минусы морфологии

До буквально последнего времени исследования систематики рукокрылых на всех уровнях, включая видовой, базировались в первую очередь (можно сказать — исключительно) на морфологических данных. Собственно, первые работы, которые попробовали адаптировать молекулярную генетику к задачам систематики летучих мышей, относятся уже ко второй половине девяностых годов, а работы, получившие признание (и, как частичное следствие, поколебавшие сложившуюся систему), — к началу двухтысячных. Однако и позже неоднократно публиковались исследования, в том числе посвящённые низкоуровневой систематике, базирующиеся исключительно на морфологических

данных (например, Csorba et al., 2007; Görföl et al., 2013).

С одной стороны, морфологические структуры «верой и правдой» служили зоологам с самого возникновения зоологии в качестве источников информации, и совершенно очевидно, что не стоит с приходом новых методов сбрасывать их со счетов. С другой — они нередко подвержены значительной индивидуальной, возрастной, половой и географической изменчивости, а также параллелизмам, когда сходные по происхождению виды эволюционируют независимо, но в сходных условиях. Не имея достаточных выборок из различных частей ареала вида, позволяющих оценить размах изменчивости, достаточно легко впасть в заблуждение, трактуя в качестве разных видов экоморфы, представителей пространственно удалённых, но репродуктивно не изолированных популяций или просто животных из разных выборок, в силу случайных обстоятельств распредившихся по этим выборкам неравномерно. Например, вид *Murina harrisoni* Csorba et Bates, 2005 был описан, судя по всему, по особи, близкой к максимальным для вида размерам. Дальнейшее её сравнение с выборкой (крайне небольшой, что не удивительно для тропических рукокрылых) особей средней величины, да ещё и происходящих из сравнительно удалённой территории, привело к описанию нового вида *M. tiensa* Csorba et al., 2007 (Csorba et al., 2007). И только накопление новых данных, как морфологических, так и молекулярных, показало конспецифичность этих таксонов (Francis, Eager, 2012).

Напротив, имея дело с географически удалёнными популяциями, представляющими собой экологические викариаты, трудно оценить степень их родства исключительно по морфологическому сходству.

С этим связаны долгое время бытовавшие представления о крайне обширных транс-континентальных ареалах некоторых летучих мышей: транспалеарктические ареалы *Plecotus auritus* и *Myotis daubentonii*, из которых теперь выделены в качестве отдельных видов, соответственно, *P. ognevi* Kishida, 1927 и *M. petax* (см. Крыскоп, 2012); идущий через три континента ареал *Miniopterus schreibersi* Kuhl, 1817, ныне разделённого на по меньшей мере пять видов, часть которых не родственна друг другу (Appleton et al., 2004; Šrámek et al., 2013).

Основными группами морфологических признаков, на которых опирались и продолжают опираться специалисты по рукокрылым, являются линейные размеры тела и его частей (в частности, предплечья, голени, элементов ушной раковины), линейные размеры и пропорции черепа и зубов, строение и размеры бакулума (половой косточки самцов). Реже используется окраска и структура меха, как более подверженная индивидуальной и возрастной изменчивости. Однако, например, у трубконосов окрас и структура шерсти содержат неплохие и довольно надёжные диагностические признаки, иногда позволяющие разделить даже близкие виды. Носовые листки, их размер и форма также представляют собой важные диагностические структуры, а значит могут быть использованы в низкоуровневой систематике — разумеется, только в группах, этими структурами обладающих.

Размеры — наиболее очевидная морфологическая черта, бросающаяся в глаза, особенно у морфологически мало изменчивых форм. Собственно, упомянутое выше представление об огромном ареале обыкновенного длиннокрыла (*Miniopterus schreibersi*) базировалось как раз на сходствах и различиях в размерах тела и

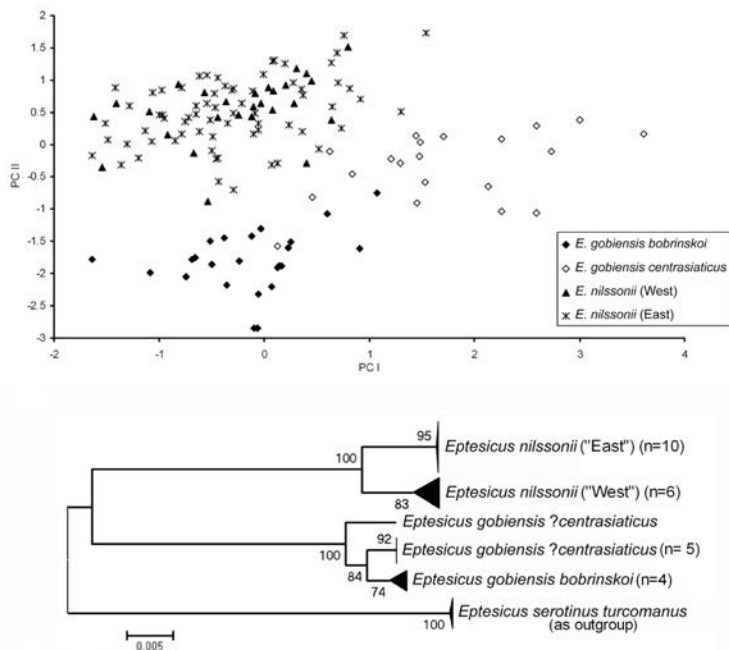


Рис. 1. Несоответствие морфологического и генетического разнообразия у рукокрылых на примере мелких кожанов рода *Eptesicus*. Распределение экземпляров в пространстве двух первых главных компонент, рассчитанных на основании 20 черепных и зубных промеров (вверху), показывает, что все *E. nilssonii*, образуют единое облако, тогда как *E. bobrinskoi* хорошо обособлен и от *E. nilssonii*, и от *E. gobiensis*. Анализ митохондриальных последовательностей гена *COI* (внизу) демонстрирует наличие двух выраженных клад («западной» и «восточной») внутри *E. nilssonii* и парафилию *E. gobiensis* относительно *E. bobrinskoi*.

Fig. 1. Inconsistency of morphological and genetic diversity exemplified by small serotines of the genus *Eptesicus*. Specimens dispersion in the space of first two principal components calculated for 20 cranial and dental measurements (above) shows that all *E. nilssonii* form a single “cloud” while *E. bobrinskoi* is separated from both *E. nilssonii* and *E. gobiensis*. Analysis of the sequences the *COI* gene (below) demonstrates presence of two definite clades, «western» and «eastern», within northern bat and paraphyletic status of *E. gobiensis* relative to *E. bobrinskoi*.

череп: все длиннокрылы морфологически очень похожи, поэтому в состав *M. schreibersi* были включены все географические формы сходной с ним величины (см. Коорман, 1994). Напротив, на основании размерных различий были тради-

ционно возводимы в видовой ранг кожанок Бобринского (*Eptesicus bobrinskoi*) и пустынный нетопырь (*Pipistrellus deserti* Thomas, 1915), ныне рассматриваемые, соответственно, как мелкие расы *E. gobiensis* (рис. 1; об этом более подробно см.

ниже) и *P. kuhlii* Kuhl, 1817 (Artyushin et al., 2012; Benda et al., 2015). У южноазиатских листоносов группы «*larvatus*» популяция, населяющая острова Кондао (Вьетнам), имеет дискретные размерные отличия от материкового *Hipposideros grandis* Allen, 1936, заметные при непосредственном сравнении и отчётливо выявляемые многомерным анализом (ориг.). Однако ряд других черт вкупе с молекулярными данными показывают, что островные зверьки конспецифичны с *H. grandis*, в то время как не столь отличные по размерам и пропорциям черепа особи с севера Индокитая, вероятно, относятся к отдельному виду.

Структура зубов — т. е. качественные морфологические особенности отдельных зубов или зубного ряда в целом, не связанные с размерами, — в пределах родов и тем более видовых комплексов у рукокрылых достаточно консервативна и редко когда может служить для различения близкородственных видов и уточнения видовых границ. Таких различий, которые можно наблюдать у полёвок, где форма жевательной поверхности — едва ли не основной дискриминирующий признак в низкоуровневой таксономии, или даже у землероек, у рукокрылых, по-видимому, ожидать не приходится. Есть, однако, немногочисленные примеры, когда «работает» именно морфология зубов.

У представителей семейства Vespertilionidae задние отделы нижних коренных зубов обладают двумя основными вариантами строения, известными как никталодонтия и миотодонтия (Menu, 1987). Как правило, в пределах рода или даже комплекса близких родов присутствует только один из этих типов строения, однако есть немногочисленные исключения, когда разными типами обладают виды родственных родов или даже одного ро-

да. Среди видов рода *Myotis* абсолютное большинство — миотодонты; никталодонтия представлена у нескольких (не у всех!) видов группы «*siligorensis*» (см. Borisenko et al., 2008; Tiunov et al., 2011). В частности, никталодонтными нижними молярами (по крайней мере первыми) обладает *M. annamiticus* Kruskop et Tsytsulina, 2001, в то время как крайне близкий к нему генетически *M. laniger* Peters, 1871 — миотодонт (рис. 2). Это редкий случай, когда между видами, слабо различимыми по известным генетическим признакам, имеет место столь значительное морфологическое отличие.

Аналогична ситуация с африканскими кожанками группы «*nanus*» — собственно *Neoromicia nanus* Peters, 1852 и *N. africanus* Ruppell, 1842, представляющими второй известный случай, когда близкородственные виды обладают разными типами строения нижних коренных зубов (ориг.). Во всех остальных известных на сегодняшний день случаях ситуация с этим признаком гораздо более дискретная.

Строение половой косточки, как и любой другой морфологической структуры, оказывается применимо для уточнения таксономии на видовом уровне в одних случаях и не применимо в других. У ночниц строение и размеры бакулюма позволяют однозначно провести границу между сходными морфологически, хотя и не родственными водяными ночницами *M. daubentonii* и *M. petax* (Matveev et al., 2005); несмотря на крайне маленькую величину, форма половой косточки позволяет различать виды группы «*siligorensis*» (Borisenko et al., 2008; Tiunov et al., 2012). Определённо близкородственные виды *M. muricola* Gray, 1864 и *M. cf. ater* Peters, 1866 в Индокитае также вполне различимы по величине бакулюма (Крускоп,

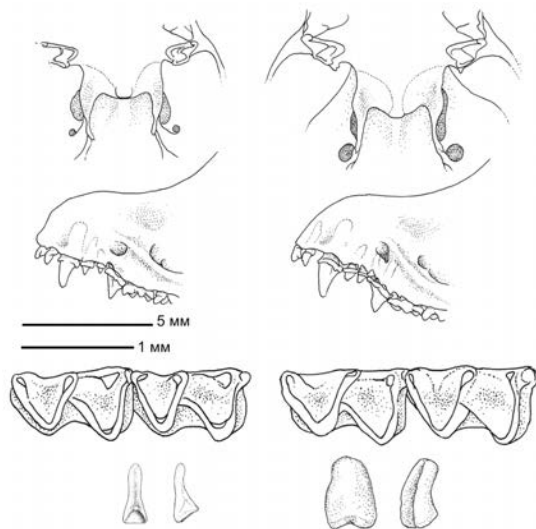


Рис. 2. Пример выраженных морфологических различий между генетически близкими видами — *Myotis annamiticus* и *M. laniger*. Первый (слева) заметно мельче, имеет пропорционально более короткую заднюю часть костного нёба, клык с неполным цингулом, семиникталодонтные нижние моляры (что в целом не типично для рода *Myotis*), иную форму половой косточки.

Fig. 2. A case of marked morphological differences between two genetically close species, *Myotis annamiticus* and *M. laniger*. The former (left) is definitely smaller, has proportionally shorter posterior part of bony palate, canine with incomplete cingulum, seminyctalodont lower molars (which is uncommon for the genus *Myotis*), and different shape of baculum.

2013), как и упомянутые выше *M. annamiticus* и *M. laniger*. В то же время виды *M. mystacinus* и *M. alcatheae*, как теперь известно, не родственные друг другу (например, Ruedi et al., 2013), хотя и сходные внешне, по строению половой косточки неотличимы. Так что даже в пределах рода *Myotis* значение этого признака может заметно варьировать.

Вполне аналогична ситуация в большом роде *Hipposideros* (рис. 3). В целом можно было бы сказать, что отчётливость различий в строении бакулума будет зависеть от его абсолютных размеров и сложности формы. И в этом аспекте трудно ожидать заметных различий по этому признаку между предполагаемыми вида-

ми в пределах комплекса «*H. pomona*», обладающими мелкой и сильно упрощенной (палочковидной) половой косточкой (Topal, 1975; Крускоп, 2014). Однако различия, например, между крупными азиатскими видами рода, такими как *H. armiger* s. lato, *H. scutinaries* Robinson et al., 2003 и *H. diadema* Geoffroy, 1813, хотя и присутствуют, не столь бросаются в глаза, как различия между заведомо родственными формами комплекса «*H. larvatus*» (Kitchener, Maryanto, 1993; Крускоп, 2014). Достаточно очевидно, что ценность формы бакулума как диагностического и таксономического признака нередко становится ясна лишь на серийном материале, собрать который далеко не всегда

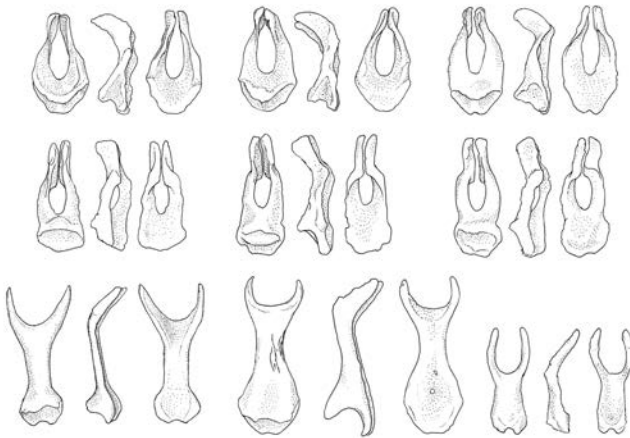


Рис. 3. Выраженность видоспецифических черт в пропорциях половой косточки у азиатских листоносов. *Hipposideros grandis* (верхний ряд) хорошо отличается от близкородственного *H. cf. poutensis* Allen, 1906 (средний ряд); различия (не считая размерных) между не столь близкими *H. armiger* Hodgson, 1835, *H. scutinares* и *H. alongensis* Bourret, 1942 (нижний ряд, слева направо) менее очевидны.

Fig. 3. Degree of species-specific traits in proportion in the Asian leaf-nosed bats by the penial bone proportions. *Hipposideros grandis* (upper row) differs markedly from closely related *H. cf. poutensis* Allen, 1906 (middle row); differences (except for size) between less close *H. armiger* Hodgson, 1835, *H. scutinares* and *H. alongensis* Bourret, 1942 (lower row, left to right) are not so pronounced.

возможно и в среднем сложнее, чем адекватную серию черепов.

Надо отметить, что в случае с половыми косточками новые методы работы с материалом позволяют иной раз извлечь больше информации, чем предполагалось ранее. Использование микротомографа, в частности, позволяет получать трёхмерные виртуальные реконструкции бакулюмов, лишённые, вероятно, тех искажений, которыми неизбежно обладает препарат столь деликатной структуры и, соответственно, выявлять более тонкие различия — даже между близкородственными видами с крайне сходной морфологией половой косточки, как в случае с нетопырями *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774 и *P.*

pygmaeus Leach, 1825 (Herdina et al., 2014). В силу сложности и дороговизны метода, он пока что имеет ограниченное значение для практического применения, однако сам пример показывает, что потенциал морфологии как источника таксономической информации отнюдь не исчерпан.

Морфологические данные ни в коем случае не должны быть отринуты специалистами (в том числе — специалистами по рукокрылым) как источник информации о низкоуровневой таксономии, о структуре и границах видов. С другой стороны, даже из этого краткого обзора видна часть проблем, связанных с их таксономической интерпретацией. В конце концов, именно система, целиком и пол-

ностью выстроенная на морфологических данных, была подвергнута критике, пересмотрена и частично разрушена с началом массового использования молекулярно-генетических методов.

5. Молекулярная генетика как неуниверсальный метод

Данные молекулярной генетики, после того как стали сравнительно доступны для большинства исследователей-систематиков, начали в значительной степени задавать тон большинству таксономических исследований, включая, разумеется, и вопросы видовых границ. Один из авторов идеи «генных штрих-кодов» (о них см. ниже) П. Эбер предложил рассматривать генетические линии как «потенциальные виды» (Hebert et al., 2003). Эта идея органично вписалась в генетическую концепцию вида, для млекопитающих сформулированную в том числе на примере рукокрылых (Bradley, Baker, 2001; Baker, Bradley, 2006): видом можно считать совокупность репродуктивно совместимых популяций, генетически изолированную от других таких совокупностей. Эмпирические примеры показывают, что ответы на вопросы о механизмах и минимально необходимой продолжительности этой изоляции не столь очевидны.

Тем не менее, развитие молекулярно-генетических методик если и не подарило панацею, позволяющую раз и навсегда выявлять границы между видами, в целом привело к интенсификации таксономических исследований. Наглядная демонстрация того факта, что не всё ещё ясно даже с, казалось бы, хорошо изученными группами, привела к интенсивным попыткам пересмотра систематики в том числе и этих групп, причём как «новыми», так и «традиционными» методами, оказавшимися вполне востребованными. Этот

эффект оказался довольно силён именно в случае с рукокрылыми, чья систематика пребывала в статическом состоянии дольше, чем в других отрядах мелких млекопитающих.

Большую роль в этом процессе сыграло появление генетических баз данных, а также проектов, нацеленных на максимально широкий охват объектов, вроде небезызвестного «Штрих-кода жизни» («Barcoding of Life Data Systems», www.boldsystems.org; Ratnasingham, Hebert, 2007). Этот проект был изначально создан как универсальное техническое средство идентификации объектов живой природы и не преследовал никаких таксономических целей. Использование единственного митохондриального генного маркера, тем более достаточно короткого фрагмента (для млекопитающих — гипервариабельный участок гена первой субъединицы *COI*, см.: Ivanova et al., 2012), очевидно, не даёт хорошей картины филогенетических отношений между таксонами и не позволяет делать надёжных таксономических выводов. Однако поскольку в рамках проекта стояла задача собрать ДНК-последовательности как можно большего числа разнообразных организмов, обработанные по стандартному методу, возникла обширная база, дающая возможность широкого взгляда на большие фрагменты таксономического разнообразия животных, в частности рукокрылых. В результате стали заметны проблемные места низкоуровневой классификации, где уровень генетического разнообразия никак не коррелировал с принятой ранее точкой зрения и которые, соответственно, можно и нужно было более пристально исследовать в дальнейшем другими методами.

Среди рукокрылых в качестве примера могут быть вновь приведены трубносы.

Технические проблемы, связанные с изучением их таксономии, описаны выше. Именно включение в единый анализ последовательностей стандартного генного маркера от зверьков из разных частей ареала позволило оценить масштабы проблем и тот факт, что более половины признаваемых видов, включённых в анализ, содержит некие элементы скрытого таксономического разнообразия (Francis et al., 2010). Это позволило в дальнейшем уже целенаправленно разбираться с конкретными случаями, анализируя различные аспекты морфологии, распространения и т. п. В свою очередь, это привело к описанию целого ряда видов, в которых данные генного штрих-кода были использованы как один из аргументов видовой самостоятельности и элемент диагноза (Eger, Lim, 2011; Francis, Eger, 2012). В ряде других групп рукокрылых аналогичные данные используются авторами — опять же как дополнительный аргумент — при описании новых таксонов или обосновании видового статуса (Francis et al., 2007; Kruskop, Borisenko, 2013; Kruskop, 2015; Soisook et al., 2015a,b). Справедливости ради стоит заметить, что ни в одном известном нам случае генные штрих-коды не используются в качестве окончательного и тем более единственного аргумента; но в качестве инструмента по выявлению проблемных мест они неоднократно показали свою полезность.

Поскольку рукокрылые — из-за консервативности своих кариотипов — успешно миновали «кариологическую революцию» (или она миновала их), столь увеличившую признанное видовое разнообразие грызунов и насекомыхных, существенный прирост их известного разнообразия именно сейчас выглядит для стороннего наблюдателя странным и не внушающим доверия. Реальные при-

чины такой ситуации я описал выше. Однако нельзя отрицать, что на молекулярно-генетические данные как таковые, едва прошёл этап первичного недоверия, многие специалисты стали возлагать определённые надежды. И не обошлось без некоторых случаев неоправданной эйфории и неоправданных же завышенных рангов таксонов.

Одним из ранних результатов применения молекулярных маркеров к систематике европейских летучих мышей стало выявление неожиданного сходства митохондриальной ДНК у двух традиционно признанных видов крупных ночниц — *Myotis myotis* и *M. blythii*. В европейской части ареала оба вида оказались неотличимы; более того, обнаруженные гаплотипы мтДНК демонстрировали определённый паттерн географической изменчивости, общий для обоих видов (Mayer, Helversen, 2001). При этом последовательности мтДНК *M. blythii* Tomes, 1857 из Средней Азии оказались хорошо дифференцированными и вполне соответствующими видовому уровню различий (Ruedi, Mayer, 2001). Поскольку видовая самостоятельность *M. myotis* Borkhausen, 1797 и *M. blythii* ни у кого не вызывала сомнений (например, Arlettaz, 1995), немедленно было предложено считать европейский подвид второй самостоятельным видом *M. oxugnathus* Monticelli, 1885. Под таким названием и с таким статусом он вошёл в третье издание «Видов млекопитающих мира» (Simmons, 2005), а оттуда — в многочисленные публикации, как таксономические, так и посвящённые иным вопросам. При этом на момент публикации Симонс уже было известно (опубликовано немного позднее: Bertier et al., 2006), что сходство мтДНК двух указанных видов в Европе — следствие продолжающейся гибридизации между

ними. Сейчас показано, что, вероятно, имели место два последовательных акта интрогрессии чужеродной ДНК, сформировавших наблюдаемую картину; ядерные же маркеры вполне согласуются с традиционно выделяемыми морфологическими видами (Furman et al., 2014).

Уже упомянутые выше ушаны (род *Plecotus*), разделённые недавно на большое число форм видового ранга, пестрят примерами как положительного, так и, на мой взгляд, отрицательного свойства. В этом роде в ряде случаев можно наблюдать высокое генетическое сходство между морфологически дискретными формами, к тому же демонстрирующими признаки самостоятельных видов, — например, обитающими симпатрично без по крайней мере явного потока генов между популяциями. Так, возведённый было в ранг самостоятельного вида в Южной Европе *P. kolombatovici* Dulic, 1980 (Spitzenberger et al., 2002) на основе генетических данных был объединён с африканско-канарским *P. teneriffae* Barret-Hamilton, 1907 (дистанция по митохондриальным маркерам составила 1.8–2.2%: Venda et al., 2004). Однако вскоре обе формы были найдены обитающими симпатрично на Балеарских островах (Dietz, Helversen, 2004), что вернуло *P. kolombatovici* видовой статус. Однако, возможно, этот пример, а также ситуация с очень генетически близкими, но резко дискретными морфологически и экологически азиатскими *P. ognevi* и *P. kozlovi* Bobrinskii, 1926 (Spitzenberger et al., 2006) отчасти спровоцировали желание считать отдельным видом испанского эндемика *P. begognae* Paz, 1994, принимающее, на мой взгляд, несколько маниакальный характер, учитывая, что никаких различий с *P. auritus*, кроме митохондриальной ДНК, у этой формы не выявлено (Santos et al., 2014).

К чести специалистов по рукокрылым, такие случаи крайне немногочисленны, их «уравновешивают» обратные ситуации, когда на основании в том числе молекулярно-генетических аргументов ранее выделенные виды объединяются.

Так, один из недавно описанных видов трубноносцов *Murina tiensa* Csorba et al., 2007 был признан конспецифичным с ранее описанным *M. harrisoni* Csorba et Bates, 2005 (Francis, Eger, 2012). В этом случае, впрочем, главную роль сыграло накопление сравнительного материала по обоим таксонам, позволившее в конце концов оценить размах индивидуальной изменчивости, однако финальным аргументом оказалось сходство ДНК, выделенной из голотипов обеих форм.

Из вне-тропической фауны можно привести пример объединения видов, выделенных исключительно на морфологических признаках в «до-молекулярную» эпоху. Кожанок Бобринского *Eptesicus bobrinskoi* был описан некогда как близкий к «*E. alashanicus*» (= *Hypsugo alashanicus* Bobrinskoy, 1926) (Кузьякин, 1935), затем рассматривался как форма, близкая к *E. nilssonii* или к *E. gobiensis* (Бобринский и др., 1965), при этом его видовой статус не ставили под сомнение. Однако накопление данных, в частности, последовательностей ДНК как по этой форме, так и по *E. gobiensis*, показало, что второй таксон парафилиитичен относительно первого (см. рис. 1б), а сравнение достаточно большой выборки морфологического материала продемонстрировало отсутствие прежде постулировавшегося хиатуса между этими таксонами и иных различий, кроме сугубо размерных (Artyushin et al., 2012). В результате *E. bobrinskoi* было предложено считать географической формой *E. gobiensis*, сохранив за ним ранг подвида. Примечательно, что, как и во многих случаях повышения ранга

таксона, триггером послужили данные по мтДНК, но окончательный вывод был сделан на сочетании данных по морфологии и разным генным маркерам.

В ряде (с известной долей смелости можно сказать — в большинстве) случаев данные анализа последовательностей мтДНК всё-таки оказываются не только индикатором таксономической проблемы, но и существенным источником информации для её решения. Однако исследователи рукокрылых регулярно сталкиваются с ситуациями, противоречащими этой тенденции.

Так, уровни различий по митохондриальным генам между морфологически дискретными *Plecotus ognevi* и *P. kozlovi* или между симпатрично обитающими *P. kolombatovici* и *P. teneriffae* ниже уровня внутривидовой изменчивости по тем же генам у *P. auritus* и заметно ниже, чем между другими линиями ушанов, для которых признана видовая самостоятельность (Benda et al., 2004; Spitzenberger et al., 2006). Это обстоятельство, очевидно, не является поводом для возведения отдельных популяций бурого ушана в видовой ранг.

Генетические (митохондриальные) различия между двумя формами длиннокрылов, *Miniopterus schreibersi* s. str. и *M. s. pallidus* Thomas, 1907, также не выходят за внутривидовой уровень, наблюдаемый у ряда других рукокрылых (около 3.5%; см. Furman et al., 2010). Однако эти формы обнаружены обитающими симпатрично на юге Турции, поток генов между ними крайне невелик — соответствует уровню межвидовой гибридизации, известному для млекопитающих (Bilgin et al., 2012), что свидетельствует о существовании репродуктивного барьера.

Более того, вскоре после признания видовой самостоятельности *M. pallidus*

на основании приведённых выше аргументов, был выделен ещё один вид — *M. maghrebensis* Puechmaille et al., 2014 (Puechmaille et al., 2014), отличия которого от *M. schreibersi* по митохондриальным маркерам ещё меньше (около 1.2% по *cytb*). Однако в местах симпатрии он демонстрирует отчётливые морфометрические различия в пропорциях черепа и наличие репродуктивной изоляции.

В то же время в европейской фауне существует строго обратный пример. Первые же молекулярные данные по *Pipistrellus kuhlii* показали наличие внутри этого морфологического вида трёх митохондриальных линий с видовым уровнем различий (около 6–7%; см.: Ibanez et al., 2006; Kruskop et al., 2012). К тому же оказалось, что одна из этих линий симпатрична с двумя другими (Coraman et al., 2013). Однако никакие другие подтверждения «скрытого разнообразия» внутри именно *P. kuhlii* в литературе не обсуждали. При этом поднимался вопрос о статусах *P. deserti* и *P. maderensis* Dobson, 1878, которые оказались «внутри» генетического разнообразия *P. kuhlii*. По крайней мере в отношении *P. deserti* вопрос был решён отрицательно: совместное использование морфометрии, митохондриальных и ядерных маркеров позволило предположить, что «пустынный морфотип» (*P. deserti*) приобретает представителями *P. kuhlii* по мере удаления от побережья в более аридные районы Сахарского пустынного комплекса (Benda et al., 2015). Что касается двух европейских митохондриальных линий, то ядерные генные маркеры показали отсутствие какой-либо сегрегации между ними: обе линии в областях симпатрии имеют одинаковые профили микросателлитов, что свидетельствует об отсутствии репродуктивных барьеров между ними (Andriollo et al., 2015).

Отчасти похожую картину мы наблюдаем в случае с восточно-европейской популяцией позднего кожана *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774, где также присутствует две хорошо различающихся митохондриальных гаплогруппы (Artyushin et al., 2009). Однако, в отличие от средиземноморских нетопырей, происхождение дивергированных гаплогрупп у которых остается неясным, у кожанов существуют довольно убедительные свидетельства того, что так называемая «западная» гаплогруппа возникла в результате древней гибридизации и заимствования мтДНК от другого вида — *E. nilssonii* (внутри генетического разнообразия которого она, соответственно, и попадает: *op. cit.*). Примечательно, что *E. nilssonii* и *E. serotinus* — не просто заведомо разные виды, а едва ли не наиболее морфологически дивергентные виды рода, по крайней мере, в Евразии. Ядерные маркеры однозначно показывают значительную обособленность этих видов (Juste et al., 2013). Кроме того, распределение гаплогрупп по ядерным маркерам довольно хорошо совпало с границей между двумя расами позднего кожана — *E. s. serotinus* и *E. s. turcomanus* Eversmann, 1840, таксономический статус которых остаётся предметом споров, и не совпало с распространением митохондриальных гаплогрупп (Artyushin et al., 2012). Это позволило предположить, что восточноевропейские популяции позднего кожана, возможно, вообще утратили собственные митохондриальные гаплотипы, заимствовав в результате гибридизации чужеродную мтДНК от *E. nilssonii*, с одной стороны, и от близкородственного туранского кожана — с другой.

Пример кожанов, у которых в масштабах рода филогения (и, соответственно, видовые границы) по митохондриальной и по ядерной ДНК драматически не со-

падают (Juste et al., 2013; Артюшин и др., в печати), показывает, насколько, с одной стороны, неоднозначными могут быть выводы на основе какого-то одного молекулярного маркера, а с другой — насколько недооценено влияние ретикулярных процессов в формировании границ таксонов низшего уровня.

Вероятное влияние гибридизационных процессов на формирование наблюдаемых видовых границ у рукокрылых, кроме кожанов и больших ночниц, описано на сегодняшний момент также для рода *Scotophylus* (Trujillo et al., 2009; Vallo et al., 2013, 2015), для африканских крыланов *Epomophorus* и *Micropteropus* (Nesi et al., 2011; отчасти подтверждается нашими данными: Lavrenchenko et al., 2010). Очень может быть, что древняя гибридизация несёт ответственность за ряд других известных случаев неоправданно высокого генетического разнообразия внутри вида или, напротив, неоправданно низких различий между морфологически дискретными формами.

Таковы, вероятно, причины парафилии *Myotis laniger* относительно *M. anpaniticus*, показанные на митохондриальных данных (Francis et al., 2010). Эти виды, возможно, близкородственны, однако хорошо различимы не только по размерам черепа (существование отличных по величине локальных форм известно у нескольких видов; из обсуждавшихся выше можно вспомнить *E. bobrinskoi*), но и по их пропорциям, и, что важнее, по строению зубов и половой косточки (ориг. данные).

Не исключено, что сложные и запутанные отношения листоносов группы «*Hipposideros larvatus*» — в том виде, в котором они предстают по данным анализа митохондриальных последовательностей (например, Francis et al., 2010), — тоже

отчасти связаны с гибридизацией между генетическими линиями, «стирающей» или искажающей ожидаемые межвидовые границы. Число видов собственно морфокомплекса «*larvatus*» остаётся неясным (Krukop, in press), но уже понятно, что этот комплекс политипический, а значит вопрос о парафилии (наблюдаемой по данным Francis et al., 2010) по крайней мере отчасти снимается. Из числа близких видов мы на настоящее время наблюдаем по крайней мере один случай заимствования чужеродной митохондриальной ДНК. Животные с горы Хонба (Вьетнам, пров. Кханьхоа), по черепным промерам и характеристикам эколокационного сигнала соответствующие диагнозу недавно описанной формы *H. griffini* Thong et al., 2012 (Thong et al., 2012), несут гаплотип близкородственного *H. armiger* (ориг.), что до недавнего времени маскировало присутствие *H. griffini* на юге Вьетнама.

Приведённые выше примеры ушанов и длиннокрылов позволяют обратиться к ещё одной проблеме, связанной с формальной интерпретацией молекулярных данных. Существуют определённые представления о том, какая генетическая дистанция достаточна для того, чтобы её считать межвидовой (Baker, Bradley, 2006). При этом более или менее очевидно, что не только для разных маркеров, но и для разных групп млекопитающих эти дистанции будут разными. Поэтому чаще пишут о том, что в том или ином случае дистанция между рассматриваемыми таксонами по такому-то гену превышает (или не превышает) обычные значения известных межвидовых дистанций для данного семейства/отряда. Однако неполное разделение генетических линий (особенно у «молодых» видов) или, как обсуждалось выше, гибридизационные процессы, имевшие место в прошлом,

могут сильно нарушать картину. То же генетическое сходство между тремя видами длиннокрылов комплекса «*schreibersii*» удивляет отчасти потому, что все остальные клады рода, исследованные по тем же маркерам, различаются значительно сильнее (Šrámek et al., 2013).

Строго говоря, можно мириться с дистанциями, «не дотягивающими» до нужного уровня, в ситуации, когда есть достаточно обширный материал, свидетельствующий о дискретном уровне различий внутри рассматриваемого таксона и между ним и сестринскими кладами. Однако ситуация не всегда столь благозвучна. Например, выявленные нами различия по митохондриальному гену *COI* между различными индокитайскими и китайскими популяциями *Myotis* из группы «*siligorensis*» не позволяют однозначно отчертить «видовой» уровень различий (ориг., рис. 4). Недавно описанная в качестве отдельного вида форма *M. phanluongi* Borisenko et al., 2008 (Borisenko et al., 2008; Ruedi et al., 2013) занимает в этой кладе базальное положение, её отличия от каждой из остальных линий достаточно велики. Однако следующий узел ветвления клады отстоит от дихотомии *alticraniatus* s. lato — *phanluongi* совсем незначительно, так же как и следующие за ним, не демонстрируя никакой явной дискретности в распределении значений дистанций. Поскольку при этом мы имеем дело с аллопатрическими формами (за исключением опять же *M. phanluongi*), при этом крайне сходными по морфологии, то дробление клады на «виды» становится делом субъекто произвольным, по крайней мере до появления источника каких либо новых, возможно более информативных данных. Весьма похожа ситуация, описанная для подковоносов комплекса «*Rhinolophus arquatus*», широко распространённого на

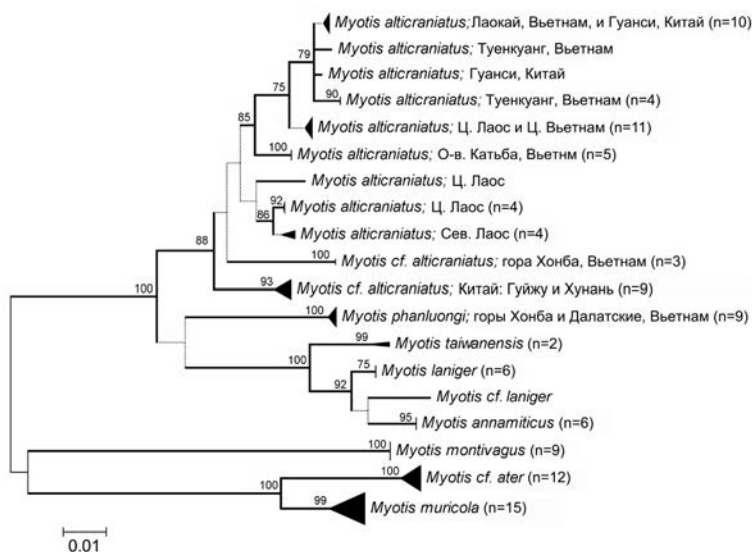


Рис. 4. Двупараметрическое дерево Кимуры, построенное для последовательности COI некоторых мелких ночниц Юго-Восточной Азии (данные взяты из открытых проектов базы BOLD: www.boldsystems.org); бутстреп-поддержки рассчитаны на 1000 повторов, показаны только поддержки от 70% и выше. Видно отсутствие явственного разрыва между ветвлениями видового и межпопуляционного уровней у *M. alticraniatus*.

Fig. 4. Kimura-2-parameter tree calculated for COI sequences of selected small South-East Asian mouse-eared bats (data taken from open access projects of the BOLD data base: www.boldsystems.org); bootstrap supports are calculated for 1000 replicas, only those with 70% and higher supports are shown. Absence of a definite gap between bifurcations at species and population levels in *M. alticraniatus* is evident.

островах Зондского шельфа (что влечет за собой аллопатрию многих предполагаемых форм) и при этом морфологически однообразных (Patric et al., 2013).

Определённая популярность генетической концепции вида неизбежно приводит к разработке методов, направленных на «объективный» поиск видовых границ, вроде ABGD (Automatic Barcode Gap Discovery) или GMYC (General Mixed Yule-coalescent). ABGD опирается на матрицу дистанций, ища в их распределении неравномерность и выделяя в качестве межвидовых дистанции второго пика

(первый предположительно соответствует внутривидовой изменчивости) (Puillandre et al., 2012). GMYC «работает» непосредственно с деревьями, пытаюсь оценить, с какого уровня структура дерева перестаёт соответствовать представлениям о характере внутривидовой / межпопуляционной изменчивости и начинает отражать скорее межвидовые отношения (Pons et al., 2006; Reid, Carstens, 2012). Как ясно из приведённых выше примеров, подобные методы, при всей их операциональности, могут давать многочисленные сбои, например, когда у видов одного рода за-

метно отличается время дивергентных событий или уровень внутривидовой структурированности, либо если вмешиваются ретикулярные процессы (захват чужеродной ДНК, неполная сортировка предковых линий и т. п.). Справедливости ради, авторы ABGD пишут не о видах в строгом смысле, а о «предполагаемых видах» (Puillandre et al., 2012). Вероятно, несмотря на интенсивное развитие этого направления и несомненную практическую пользу от существования таких формализованных процедур, самодостаточных методов, при помощи которых можно было бы выделять виды, имея дело со структурированными популяциями (метапопуляциями), пока не существует (Банникова, 2015).

6. Заключение

Очевидное отсутствие единственно правильного решения таксономических вопросов неизбежно приводит исследователей к мысли о том, что это решение кроется в комбинировании различных методов. За редким исключением, большинство исследователей, занимающихся низкоуровневой таксономией, стараются базировать свои выводы на неких комбинированных данных, или по крайней мере декларируют такой подход. Это, разумеется, касается отнюдь не только рукокрылых, и не только млекопитающих, и не только позвоночных. В случае с рукокрылыми в большинстве последних альфа-таксономических публикаций подчёркивается совместное использование разных источников данных (см., например, Goodman et al., 2009; Benda et al., 2011; Kruskop, Borisenko, 2013; Patric et al., 2013; Soisook et al., 2013; Volleth et al., 2015; etc.). При этом, исходя из показанного выше, было бы трудно ожидать, что разные источники данных в каждом слу-

чае будут давать равные вклады в результат; в реальности какой-то один массив данных имеет склонность «перетягивать одеяло» на себя. Так, в первоописании *Myotis indochinensis* (Son et al., 2013) выводы сделаны главным образом на морфологических данных, молекулярные же играют сугубо вспомогательную роль. В описании *Rhinolophus luctoides* важную, если не ведущую роль играют кариологические данные (Volet et al., 2015), что достаточно необычно для рукокрылых.

В результате роста числа таксономических публикаций, опирающихся на разнородные данные, родился термин «интегративная таксономия» (Dayrat, 2005; Padial et al., 2010; Schlick-Steiner et al., 2010). Она достаточно детально описана в перечисленных и ряде других публикаций, и здесь я не буду подробно на этом останавливаться. Кратко же можно отметить, что, признавая полезность и даже необходимость для альфа-таксономии интегративного подхода, авторы немного по-разному видят методы этой интеграции. Достаточно просто и понятно методика интегративного использования разнородных источников данных при определении видовых границ описана в работе Padial et al. (2010), дающей, по сути, удобные схемы действий для определения «вид — не вид» в каждой конкретной ситуации. Однако Yeates et al. (2011) отмечают, что, при очевидной необходимости интегративного подхода, в настоящее время нет методологии, обеспечивающей «настоящую интегративность», т. е. действительно равное (или по крайней мере пропорциональное) участие разных данных в конечном результате, и предлагают термин «итеративная систематика» («iterative taxonomy»). По сути, они предлагают использовать концепции «предполагаемого вида» («candidate spe-

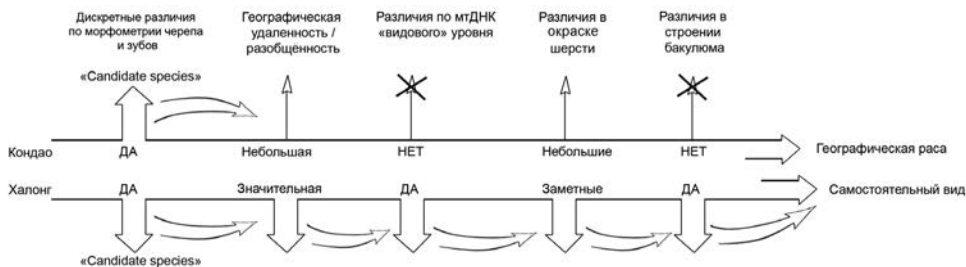


Рис. 5. Адаптация схемы интегративной верификации «предполагаемого вида» («candidate species»), предложенной Padial et al. (2010), к определению статуса двух островных популяций листоносов группы «*larvatus*» относительно *H. grandis* (юг Индокитая). Обе островные формы имеют примерно одинаковый уровень отличий по морфометрии черепа, однако последовательная оценка других групп признаков говорит о видовой обособленности зверьков из бухты Халонг, тогда как животные с о-вов Кондао представляют собой, по-видимому, локальную мелкую расу *H. grandis*.

Fig. 5. Adaptation of the scheme of integrative verification of the “candidate species” suggested by Padial et al. (2010) to decision about status of two insular populations of Old World leaf-nosed bats of the “*larvatus*” species group in relation to the *H. grandis* (S Indochina). Both insular forms possess approximately similar level of difference by cranial measurements; however successive assessment of other features indicates species-level difference of animals from Halong Bay, while those from Con Dao Islands apparently represent no more than local small race of *H. grandis*.

cies»), считая за таковой любую общность особей (имеющихся в руках у исследователей; либо популяций, которые эти особи представляют), обладающую признаками «вида» по какому-то одному уже известному параметру, а затем последовательно тестировать их видовую самостоятельность на других группах данных (рис. 5). Эта последовательность действий совпадает со схемами, предложенными Padial et al. (2010) и, что важнее, со схемами действий, реально осуществимыми (и, как правило, осуществляемыми) для поиска видовых границ. Принцип «предполагаемого» или «потенциального» вида хорошо сочетается с идеями генного баркодинга, где выявляемые линии было предложено считать именно потенциальными таксона-

ми (Hedert et al., 2003), что вполне оправдывается эмпирическими результатами. Справедливости ради следует отметить, авторы, делающие сугубо молекулярно-генетические исследования рукокрылых, как правило соблюдают осторожность и говорят о выявленных линиях, пусть даже глубоко дивергировавших, именно как о потенциальных видах (Ruedi et al., 2013).

Здесь есть смысл отметить, что, хотя выше я и говорил постоянно о сопоставлении генетических и морфологических данных в качестве разных их источников, этих источников с очевидностью не два, а произвольно много: разные генные маркеры и разные морфологические структуры, эволюционируя независимо, дают разную исходную информацию (иногда взаимо-

дополняющую, иногда противоречивую), но кроме этого существуют особенности распространения и пространственного размещения, экологии, вокализации и т.п. И тот же самый «интегративно-итеративный» подход в достаточной мере применим, когда какие-то из источников данных не могут быть использованы (например, к палеонтологическому материалу).

Из приведённого обзора можно понять, что специалист, занимающийся вопросами видовой систематики и границ вида у рукокрылых, сталкивается с теми же проблемами, что и работающий с другими группами млекопитающих. Рукокрылые, будучи обширной и разнообразной группой, реализуют самые разные варианты видовых границ — от предельно чётких, с выраженными различиями в пропорциях диагностических морфологических структур, значительными генетическими дистанциями от сестринских клад и пренебрежительно малым потоком генов между родственными видами, до крайне смазанных, когда различия, как морфологические, так и генетические, минимальны («на грани» видового уровня), а отсутствие потока генов между родственными формами в текущей ситуации не доказуемо.

Логично было бы предположить, что исследователь чаще будет сталкиваться с проблемами разграничения родственных или сходных видов и уточнения видовых границ, имея дело с тропической фауной.

Тропики Юго-Восточной Азии, являющиеся важным регионом для формирования биоразнообразия в целом, обладают несравнимо более богатой фауной рукокрылых. Так, на территории России в настоящее время известно обитание 45 видов рукокрылых (Крусков, 2012), а во Вьетнаме, уступающем России по площади более чем в пятьдесят раз, — более 120

видов (Kruskop, 2013), и этот список продолжает увеличиваться. Высокая мозаичность ландшафтов, обширная и крайне разнообразная кормовая база в сочетании с обусловленной климатом возможностью варьировать время размножения и не прерывать активность сезонными паузами, создают предпосылки для существования узкоспециализированных форм, очень дробного деления ниш в пределах одного природного сообщества, к низкой миграционной активности и в конечном итоге — к возникновению популяций, никогда не покидающих ограниченные территории с определённым набором жизненных условий, т. е. формированию узкоареальных эндемиков различного ранга.

Однако формально проблемы видов и видовых границ в тропиках и вне тропиков будут одни и те же: многие приведённые в настоящем обзоре примеры это показывают. Отличия оказываются преимущественно количественные. Работая в тропических регионах, исследователь неизбежно сталкивается с большим числом алло- или парапатричных форм, оценить относительный ранг которых нередко бывает затруднительно. Кроме того, высокое разнообразие локальных сообществ тропических рукокрылых приводит к невысокой плотности и относительной численности многих компонентов этих сообществ. В сочетании с небольшими ареалами многих тропических видов это создаёт дополнительные затруднения для сбора репрезентативного материала, который бы позволил применить комбинированный подход. Нередко виды тропической фауны известны по единичным экземплярам: так, на настоящее время известно всего двенадцать экземпляров *Myotis phanluongi* и три экземпляра *Murina harpioloides*; большинство трубокосов, кожановидных

нетопырей, многие тропические ночницы и подковоносы известны не более чем по двум десяткам особей. Это исключает изучение их изменчивости и нередко не позволяет включать в сравнение ту или иную группу признаков — просто в силу отсутствия материала. В этой ситуации дальнейшее развитие молекулярной генетики и в частности возрастающая техническая лёгкость получения новых последовательностей ДНК, а также выделения ДНК из старых музейных образцов, несомненно становится решением проблемы. Использование множественных генных маркеров, особенно если они дают не взаимоисключающие картины родственных отношений и степеней дивергенции выделяемых клад, в ряде случаев позволяет пренебречь недостатком сравнительных морфологических данных или их противоречивостью.

По внутротропическим формам, как правило (но не всегда), уже накоплен достаточно обширный коллекционный материал, позволяющий достоверно оценить масштабы изменчивости той или иной морфологической структуры, а также существует возможность пополнения как этого материала, так и банка генетических проб. Однако, как видно из примеров с кожанами рода *Eptesicus* или средиземноморскими нетопырями, это позволяет выявить таксономические проблемы, которые на менее обширном материале просто прошли бы незамеченными. Хорошо это или плохо — решать, вероятно, самому исследователю. Очевидно, что тропический и внутротропический материал «сталкивает» систематику с немного разными аспектами проблемы распознавания видов и видовых границ и, соответственно, с немного разными путями решения этих проблем.

Подводя итоги, можно обозначить следующие положительные и отрицательные

моменты, связанные с видовой систематикой рукокрылых.

С одной стороны:

1. внедрение новых методов определённо вдохнуло новую жизнь в таксономические исследования и способствовало пробуждению интереса к систематике рукокрылых, около полувека пребывавшей в откровенном застое;

2. современные методы исследований позволили пересмотреть положение некоторых таксонов, что затруднительно, а то и невозможно было бы сделать только на основе существующих морфологических данных;

3. в целом ряде случаев использование молекулярных методов позволило выявить слабые места принятых систем и обозначило перспективные направления исследований;

4. с накоплением генетических данных стало понятным, что эти данные — не истина в последней инстанции, а лишь один из нескольких аргументов в дискуссии, хотя в ряде случаев и решающий.

Таким образом, классические методы ни в коем случае не должны быть списаны со счетов. В большинстве случаев содержательные таксономические выводы возникают как результат комбинированного использования разных источников данных, вовсе не являющихся антагонистами друг друга.

С другой стороны:

1. успех использования молекулярно-генетических методов оказался несколько «головкружительным», что привело ряд авторов к неоправданно поспешным выводам или номенклатурным изменениям;

2. во многих случаях молекулярно-генетические данные отвечают скорее на вопрос «как не должно быть», а не «как есть на самом деле». В результате становится понятной несостоятельность старой

системы, но далеко не всегда выстраивается новая;

3. далеко не до конца ясны причины несоответствия между морфологическими и молекулярно-генетическими данными, а также между разными массивами последних. От успешности поиска этих причин во многом зависит развитие систематики рукокрылых в ближайшие годы.

Благодарности

Я искренне благодарен всем своим коллегам, в соавторстве с которыми проведён или проводится ряд исследований, на которые даны ссылки в данном обзоре. Особенно я благодарен В.С. Лебедеву за ряд крайне полезных консультаций.

Также выражаю благодарность всем кураторам научных коллекций, послуживших материалом для моих исследований, — Г.И. Барановой, О.В. Макаровой, А.В. Абрамову, Ф.Н. Голенищеву, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; R.P. Miguez, Natural History Museum, Лондон; J.-M. Pons, National Museum of Natural History, Париж; P. Benda, National Museum of Prague, Прага; J.L. Eger, L. Burton, Royal Ontario Museum, Торонто; M. Ruedi, Geneva Natural History Museum, Женева; G. Csorba, T. Görföly, Hungarian Museum of Natural History, Будапешт; F. Mayer, N. Lange, Zoological Museum of Berlin, Берлин; K. Krohmann, Senckenberg Museum, Франкфурт-на-Майне; F.E. Zachos, A. Bibl, Vienna Museum of Natural History, Wien. Заметная часть оригинальных материалов, а также наблюдений, способствовавших формированию моих представлений о видообразовании у рукокрылых, были получены в ходе полевых работ во Вьетнаме, осуществляемых Совместным Российско-Вьетнамским Тропическим центром при всесторонней поддержке его

дирекции, и полевых работ в Эфиопии, осуществляемых в рамках деятельности Совместной Российско-Эфиопской биологической экспедиции при поддержке отдела долгосрочных международных проектов ИГЭЭ РАН.

Большая часть оригинальных исследований, на которые я ссылаюсь в настоящем обзоре, осуществлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и, в частности, гранта РФФИ № 13-04-000439-а.

Исследования проводили на материальной базе Зоологического музея МГУ в соответствии с основной государственной темой Зоомузея.

Литература

- Банникова А.А. 2015. Молекулярно-генетические аспекты структуры видов и распознавание видовых границ. — Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции (21–23 октября 2015 г.). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 12.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. 1965. Определитель млекопитающих СССР. Москва: Просвещение, 382 с.
- Красная книга Забайкальского края. Животные. 2012. Госкомитет по охране окружающей среды Читинской области и Государственный природный биосферный заповедник «Сохондинский». Новосибирск: ООО «Новосибирский издательский дом». 344 с.
- Крускоп С.В. 2002. «Горячие точки» систематики гладконосых. — *Plecotus et al., pars spec.*: 20–26.
- Крускоп С. В. 2012. Отряд Chiroptera. — Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 73–126.
- Крускоп С.В. 2014. Бакуломы рукокрылых Индокитая: ринолофоиды (Chiroptera: Rhinolophidae, Hipposideridae). — *Plecotus et al.*, 17: 3–17.

- Кузякин А.П. 1950. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). Москва: Советская Наука. 443 с.
- Огнев С.И. 1928. Звери Восточной Европы и Восточной Азии. Том 1. Насекомоядные и рукокрылые. Москва: Главнаука. 631 с.
- Соколов В.Е. 1973. Систематика млекопитающих. Том 1. Москва: Высшая школа. 430 с.
- Стрелков П.П. 1988. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*P. austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1. — Зоологический журнал, 67 (1): 90–101.
- Стрелков П.П. 2006. Кризис политипической концепции вида на примере рода *Plecotus*. — *Plecotus et al.*, 9: 3–7.
- Andriollo T., Naciri Y., Ruedi M. 2015. Two mitochondrial barcodes for one biological species: the case of European Kuhl's pipistrelles (Chiroptera). — PLoS ONE, 10 (8): e0134881.
- Appleton B.R., McKenzie J.A., Christidis L. 2004. Molecular systematics and biogeography of the bent-wing bat complex *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31 (2): 431–439.
- Arlettaz R. 1995. Ecology of the sibling mouse-eared bats (*Myotis myotis* and *Myotis blythii*): zoogeography, niche, competition, and foraging. Ph D thesis, Université de Lausanne. Martigny: Horus Publishers. 208 p.
- Artyushin I.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Kruskop S.V. 2009. Mitochondrial DNA relationships among North Palearctic *Eptesicus* (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between Common Serotine and Northern Bat. — *Zootaxa*, 2262: 40–52.
- Artyushin I.V., Lebedev V.S., Smirnov D.G., Kruskop S.V. 2012. Taxonomic position of the Bobrinski's serotine (*Eptesicus bobrinski*, Vespertilionidae, Chiroptera). — *Acta Chiropterologica*, 14 (2): 291–303.
- Bailey S.E., Mao X., Struebig M. et al. 2015. The use of museum samples for large-scale sequence capture: a study of congeneric horseshoe bats (family Rhinolophidae). — *Biological Journal of the Linnean Society*, 117: 58–70.
- Baker R.J., Bradley R.D. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. — *Journal of Mammalogy*, 87 (4): 643–662.
- Bashta A.-T., Piskorski M., Mysłajek R.W. et al. 2011. *Myotis alcathoe* in Poland and Ukraine: new data on its status and habitat in Central Europe. — *Folia Zoologica*, 60 (1): 1–4.
- Benda P., Andriollo T., Ruedi M. 2015. Systematic position and taxonomy of *Pipistrellus deserti* (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Mammalia*, 79 (4): 419–438.
- Benda P., Kiefer A., Hanak V., Veith M. 2004. Systematic status of African populations of long-eared bats, genus *Plecotus* (Mammalia: Chiroptera). — *Folia Zoologica*, 53: 1–47.
- Benda P., Vallo P., Reiter A. 2011. Taxonomic revision of the genus *Asellia* (Chiroptera: Hipposideridae) with a description of a new species from southern Arabia. — *Acta Chiropterologica*, 13 (2): 245–270.
- Berthier P., Excoffier L., Ruedi M. 2006. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. — *Proceedings of the Royal Society, Ser. B, Biological Sciences*, 273: 3101–3109.
- Bilgin R., Gurun K., Maraci O. et al. 2012. Syntopic occurrence in Turkey supports separate species status for *Miniopterus schreibersii schreibersii* and *M. schreibersii pallidus* (Mammalia: Chiroptera). — *Acta Chiropterologica*, 14 (2): 279–290.
- Bogdanowicz W. 1990. Geographic variation and taxonomy of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*, in Europe. — *Journal of Mammalogy*, 71 (2): 205–218.
- Borisenko A.V., Kruskop S.V., Ivanova N.V. 2008. A new mouse-eared bat (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from Vietnam. — *Russian Journal of Theriology*, 7 (2): 57–69.
- Bradley R.D., Baker R.J. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. — *Journal of Mammalogy*, 82 (4): 960–973.
- Coraman E., Furman A., Karatas A., Bilgin R. 2013. Phylogeographic analysis of Anato-

- lian bats highlights the importance of the region for preserving the Chiropteran mitochondrial genetic diversity in the Western Palaearctic. — *Conservation Genetics*, 14 (6): 1205–1216.
- Corbet G.B., Hill J.E. 1992. *The Mammals of the Indomalayan Region*. Oxford: Oxford University Press. 488 p.
- Csorba G., Chou C.-H., Ruedi M. et al. 2014. The reds and the yellows: a review of Asian *Chrysopteron* Jentink, 1910 (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*). — *Journal of Mammalogy*, 95 (4): 663–678.
- Csorba G., Gorfol T., Wiantoro S. et al. 2015. Thumb-pads up — a new species of thick-thumbed bat from Sumatra (Chiroptera: Vespertilionidae: *Glischropus*). — *Zootaxa*, 3980 (2): 267–278.
- Csorba G., Thong V.D., Bates P.J.J., Furey N.M. 2007. Description of a new species of *Murina* from Vietnam (Chiroptera: Vespertilionidae: Murininae). — *Occasional papers, Museum of Texas Tech University*, 268: 1–10.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. — *Biological Journal of Linnean Society*, 85 (5): 407–415.
- Dietz C., von Helversen O. 2004. Illustrated identification key to the bats of Europe. Electronic publication. 72 p. http://biocenosi.dipbsf.uninsubria.it/didattica/bat_key1.pdf.
- Eger J.L., Lim B.K. 2011. Three new species of *Murina* from southern China (Chiroptera: Vespertilionidae). — *Acta Chiropterologica*, 13 (2): 227–243.
- Francis C.M. 2008. *A field guide to the mammals of South-East Asia*. London: New Holland. 392 p.
- Francis C.M., Borisenko A.V., Ivanova N.V. et al. 2010. The Role of DNA Barcodes in Understanding and Conservation of Mammal Diversity in Southeast Asia. — *PLoS ONE*, 5 (9): e12575.
- Francis C.M., Eger J.L. 2012. A review of tube-nosed bats (*Murina*) from Laos with a description of two new species. — *Acta Chiropterologica*, 14 (1): 15–38.
- Francis C.M., Kingston T., Zubaid A. 2007. A new species of *Kerivoula* (Chiroptera: Vespertilionidae) from peninsular Malaysia. — *Acta Chiropterologica*, 9 (1): 1–12.
- Furman A., Coraman E., Celik Y.E. et al. 2014. Cytonuclear discordance and the species status of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera). — *Zoologica Scripta*, 43 (6): 549–561.
- Goodman S.M., Maminirina C.P., Weyne N. et al. 2009. The use of molecular and morphological characters to resolve the taxonomic identity of cryptic species: the case of *Miniopterus manavi* (Chiroptera, Miniopteridae). — *Zoologica Scripta*, 38 (4): 339–363.
- Gorfol T., Estok P., Csorba G. 2013. The subspecies of *Myotis montivagus* — taxonomic revision and species limits (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae). — *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 59 (1): 41–59.
- Hebert P.D.N., Ratnasingham S., de Waard J.R. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. — *Proceedings of the Royal Society of London, ser. B, Biological Sciences*, 270 (Suppl. 2): S96–S99.
- Helversen O. von, Heller K.G., Mayer F. et al. 2001. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcaethoe* n. sp.) in Europe. — *Naturwissenschaften*, 88 (5): 217–223.
- Herdina A.N., Hulva P., Horacek I. et al. 2014. MicroCT imaging reveals morphometric baculum differences for discriminating the cryptic species *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus*. — *Acta Chiropterologica*, 16 (1): 157–168.
- Hollister N. 1912. New mammals from the highlands of Siberia. — *Smithsonian Misc. Collections*, 60 (14): 1–6.
- Hutcheon J.M., Kirsch J.A.W. 2006. A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. — *Acta Chiropterologica*, 8 (1): 1–10.
- Ibanez C., Garcia-Mudarra J.L., Ruedi M. et al. 2006. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. — *Acta Chiropterologica*, 8 (2): 227–297.
- Ingle N.R., Heaney L.R. 1992. *A key to the bats of the Philippine Islands*. Field Museum of Natural History (Chicago), 69. 44 p.
- Ivanova N.V., Clare E.L., Borisenko A.V. 2012. Mammalian DNA barcoding. — Kress W.J., Erickson D.L. (eds). *DNA barcodes: methods*

- and protocols. *Methods in Molecular Biology*. Vol. 858. New York: Springer Science + Business Media. P. 153–182.
- Jan C.M.I., Frith K., Glover A.M. et al. 2010. *Myotis alcaethoe* confirmed in the UK from mitochondrial and microsatellite DNA. — *Acta Chiropterologica*, 12 (2): 471–483.
- Juste J., Benda P., Garcia-Mudarra J.L., Ibanez C. 2013. Phylogeny and systematics of Old World serotine bats (genus *Eptesicus*, Vespertilionidae, Chiroptera): an integrative approach. — *Zoologica Scripta*, 42 (5): 441–457.
- Kitchener D.J., Maryanto I. 1993. Taxonomic reappraisal of the *Hipposideros larvatus* species complex (Chiroptera: Hipposideridae) in the Greater and Lesser Sunda Islands, Indonesia. — *Records of the Western Australian Museum*, 16: 119–173.
- Koopman K.F. 1984. Bats. — Anderson S., Jones J.K. (eds.). *Orders and families of Recent mammals of the world*. New York: Wiley-Interscience. P. 145–186.
- Koopman K.F. 1993. Order Chiroptera. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.). *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*, 2nd ed. Washington (D.C.): Smithsonian Inst. Press. P. 137–241.
- Koopman K.F. 1994. Chiroptera: Systematics, VIII. Mammalia, part 60. 217 p.
- Kruskop S.V. 2013. Bats of Vietnam. Checklist and an identification manual. 2nd ed., revised and supplemented. — *Biodiversity of Vietnam series*. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 300 c.
- Kruskop S. V. 2015. Dark and pale: taxonomic status of the barbastelle (*Barbastella*: Vespertilionidae, Chiroptera) from Central Asia. — *Acta Chiropterologica*, 17 (1): 49–57.
- Kruskop S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V. et al. 2012. Genetic diversity of northeastern Palearctic bats as revealed by DNA barcodes. — *Acta Chiropterologica*, 14 (1): 1–14.
- Kruskop S.V., Borisenko A.V. 2013. A new species of South-East Asian *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae), with comments on Vietnamese ‘whiskered bats’. — *Acta Chiropterologica*, 15 (2): 293–305.
- Lavrenchenko L.A., Kruskop S.V., Bekele A. et al. 2010. Mammals of the Babilie Elephant Sanctuary (Eastern Ethiopia). — *Russian Journal of Theriology*, 9 (2): 47–60.
- Matveev V.A., Kruskop S.V., Kramerov D.A. 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera). — *Acta Chiropterologica*, 7 (1): 23–37.
- Mayer F., von Helversen O. 2001. Cryptic diversity in European bats. — *Proceedings of the Royal Society, Ser. B: Biological Sciences*, 268 (1478): 1825–1832.
- Menu H. 1987. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères. — *Palaeovertebrata*, 17: 77–150.
- Mucedda M., Kiefer A., Pidinchedda E., Veith M. 2002. A new species of long-eared bat (Chiroptera, Vespertilionidae) from Sardinia (Italy). — *Acta Chiropterologica*, 4 (2): 121–135.
- Nachman M.W. 2013. Genomics and museum specimens. — *Molecular Ecology*, 22 (24): 5966–5968.
- Nesi N., Nakoune E., Cruaud C., Hassanin A. 2011. DNA barcoding of African fruit bats (Mammalia, Pteropodidae). The mitochondrial genome does not provide a reliable discrimination between *Epomophorus gambianus* and *Micropteropus pusillus*. — *Comptes Rendus Biologies*, 334: 544–554.
- Padiá J.M., Miralles A., De la Riva I., Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy. — *Frontiers in Zoology*, 7 (16): 1–14.
- Patrick L.E., Macculloch E.S., Ruedas L.A. 2013. Systematics and biogeography of the arcuate horseshoe bat species complex (Chiroptera, Rhinolophidae). — *Zoologica Scripta*, 42 (6): 553–590.
- Pons J., Barraclough T.G., Gomez-Zurita J. et al. 2006. Sequence based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. — *Systematic Biology*, 55 (4): 595–609.
- Puechmaillie S.J., Allegrini B., Benda P. et al. 2014. A new species of the *Miniopterus schreibersii* species complex (Chiroptera: Miniopteridae) from the Maghreb Region, North Africa. — *Zootaxa*, 3794 (1): 108–124.
- Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G. 2012. ABGD, Automatic barcode gap dis-

- covery for primary species delimitation. — *Molecular Ecology*, 21 (8): 1864–1877.
- Ratnasingham S., Hebert P.D.N. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). — *Molecular Ecology Notes*, 7: 355–364.
- Reid N.M., Carstens B.C. 2012. Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. — *BMC Evolutionary Biology*, 12: 196.
- Ruedi M., Csorba G., Lin L.-K., Chou C.-H. 2015. Molecular phylogeny and morphological revision of *Myotis* bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Taiwan and adjacent China. — *Zootaxa*, 3920: 301–342.
- Ruedi M., Mayer F. 2001. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21 (3): 436–448.
- Ruedi M., Stadelmann B., Gager Y. et al. 2013. Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69 (3): 437–449.
- Salicini I., Ibanez C., Juste J. 2011. Multilocus phylogeny and species delimitation within the Natterer's bat species complex in the Western Palearctic. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61 (3): 888–898.
- Santos H., Juste J., Ibáñez C., et al. 2014. Unveiling the systematics of brown long-eared bats in Iberia: notes on genetic, morphometry and echolocation. — XIIIth European bat research symposium. Book of Abstracts. Zagreb: Croatian Biospeleological Society. P. 152.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B. et al. 2010. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. — *Annual Reviews of Entomology*, 55: 421–438.
- Simmons N.B. 2005. Order Chiroptera. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.) *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 312–529.
- Soisook P., Karapan S., Satasook C. et al. 2013. A review of the *Murina cyclotis* complex (Chiroptera: Vespertilionidae) with description of a new species and subspecies. — *Acta Chiropterologica*, 15 (2): 271–292.
- Soisook P., Prajukijtr A., Karapan S. et al. 2015a. A new genus and species of false vampire (Chiroptera: Megadermatidae) from peninsular Thailand. — *Zootaxa*, 3931 (4): 528–550.
- Soisook P., Struebig M.J., Noerfahmy S. et al. 2015b. Description of a new species of the *Rhinolophus trifolius*-group (Chiroptera: Rhinolophidae) from Southeast Asia. — *Acta Chiropterologica*, 17 (1): 21–36.
- Son N.T., Gorfol T., Francis C.M. et al. 2013. Description of a new species of *Myotis* (Vespertilionidae) from Vietnam. — *Acta Chiropterologica*, 15 (2): 473–483.
- Spitzenberger F., Haring E., Tvrtkovic N. 2002. *Plecotus microdontus* (Mammalia, Vespertilionidae), a new bat species from Austria. — *Natura Croatica*, 11 (1): 1–18.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. 2006. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. — *Zoologica Scripta*, 35 (3): 187–230.
- Sramek J., Gvozdik V., Benda P. 2013. Hidden diversity in bent-winged bats (Chiroptera: Miniopteridae) of the Western Palearctic and adjacent regions: implications for taxonomy. — *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167 (2): 165–190.
- Tate G.H.H. 1941a. A review of the genus *Myotis* (Chiroptera) of Eurasia, with special reference to species occurring in the East Indies. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 78 (8): 537–565.
- Tate G.H.H. 1941b. A review of the genus *Hipposideros* with special reference to Indo-Australian species. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 78 (5): 353–393.
- Tate G.H.H. 1941c. Notes on Vespertilionid bats of the subfamilies Miniopterinae, Muriniinae, Kerivoulinae, and Nyctophilinae. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 78 (9): 567–597.
- Tate G.H.H. 1942. Review of the Vespertilionine bats, with special attention to genera and species of the Archbold collections. —

- Bulletin of the American Museum of Natural History, 80 (7): 221–297.
- Teeling E.C., Springer M.S., Madsen O. et al. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. — *Science*, 307: 580–584.
- Thong V.D., Puechmaille S.J., Denginger A. et al. 2012. A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Vietnam. — *Journal of Mammalogy*, 93 (1): 1–11.
- Tiunov M.P., Kruskop S.V., Jiang F. 2011. A new mouse-eared bat (Mammalia: Chiroptera, Vespertilionidae) from South China. — *Acta Chiropterologica*, 13 (2): 271–278.
- Topal G. 1975. Bacula of some Old World leaf-nosed bats (Rhinolophidae and Hipposideridae, Chiroptera: Mammalia). — *Vertebrata Hungarica*, 16: 21–53.
- Trujillo R.G., Patton J.C., Schlitter D.A., Bickham J.W. 2009. Molecular phylogenetics of the bat genus *Scotophilus* (Chiroptera: Vespertilionidae): perspectives from paternally and maternally inherited genomes. — *Journal of Mammalogy*, 90 (3): 548–560.
- Tvrtkovic N., Pavlinic I., Haring E. 2005. Four species of long-eared bats (*Plecotus* Geoffroy, 1818; Mammalia, Vespertilionidae) in Croatia: field identification and distribution. — *Folia Zoologica*, 54 (1–2): 75–88.
- Vallo P., Benda P., Cerveny J., Koubek P. 2013. Conflicting mitochondrial and nuclear paralogy in small-sized West African house bats (Vespertilionidae). — *Zoologica Scripta*, 42 (1): 1–12.
- Vallo P., Benda P., Cerveny J., Koubek P. 2015. Phylogenetic position of the giant house bat *Scotophilus nigrita* (Chiroptera, Vespertilionidae). — *Mammalia*, 79 (2): 225–231.
- Volleth M. 1987. Differences in the location of nucleolus organizer regions in European vespertilionid bats. — *Cytogenetics and Cell Genetics*, 44 (2): 186–197.
- Volleth M., Heller K.G. 1994. Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis. — *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 32: 11–34.
- Volleth M., Heller K.G. 2012. Variations on a theme: karyotype comparison in Eurasian *Myotis* species and implications for phylogeny. — *Vespertilio*, 16: 329–350.
- Volleth M., Loidl J., Mayer F. et al. 2015. Surprising genetic diversity in *Rhinolophus luctus* (Chiroptera: Rhinolophidae) from Peninsular Malaysia: description of a new species based on genetic and morphological characters. — *Acta Chiropterologica*, 17 (1): 1–20.
- Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.) 2005. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. 2142 p.
- Yeates D.K., Seago A., Nelson L. et al. 2011. Integrative taxonomy, or iterative taxonomy? — *Systematic Entomology*, 36: 209–217.
- Yoshiyuki M. 1989. *A systematic study of the Japanese Chiroptera*. Tokyo: National Science Museum. 242 p.

СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОДА *SICISTA* (RODENTIA, DIPODOIDEA): ОБЗОР КАРИОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ

М.И. Баскевич

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН;
mbaskevich@mail.ru*

Обобщены сведения по кариологии и молекулярной изменчивости рода *Sicista*. Дана оценка вклада хромосомных и молекулярных данных в изучение систематики, эволюции и изменчивости рода. Дан обзор данных по использованию хромосомных и молекулярных подходов в рассмотрении проблем эволюции *Sicista*, в том числе в оценке его положения в составе Dipodoidea, его истории, в исследовании межвидовых филогенетических связей внутри рода и внутри групп морфологически сходных видов (группы «caucasica», «betulina» и «subtilis»), в уточнении внутривидовой структуры. Дана оценка роли фактора изоляции в формировании генетического разнообразия *Sicista*. Представлены сведения по хромосомной и молекулярной маркировке видов-двойников и внутривидовых форм. Даны генетические диагнозы признаваемых в настоящее время видов и указано на необходимость таксономической ревизии группы «subtilis».

TAXONOMY, EVOLUTION, AND VARIATION OF THE GENUS *SICISTA* (RODENTIA, DIPODOIDEA): A REVIEW OF KARYOLOGICAL AND MOLECULAR DATA

M.I. Baskevich

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences;
mbaskevich@mail.ru*

Summarized is information about karyology and molecular variability in the genus *Sicista*. Contribution of chromosomal and molecular data to the study of taxonomy, evolution and variability of the genus is evaluated. Reviewed are all available data relevant to the use of chromosomal and molecular approaches to analyses of the evolution of *Sicista*, including assessment of its position within Dipodoidea and its history, interspecific phylogenetic relationships both within the genus and within the groups

of morphologically similar species (groups “caucasica”, “betulina”, and “subtilis”), and to clarification of the intraspecific structure. The role of isolating factors in the origin of genetic diversity in *Sicista* is evaluated. Information about chromosomal and molecular marking of sibling species and intraspecific forms is provided. Genetic diagnoses of currently recognized species are formalized and the need for taxonomic revision of the group “subtilis” is highlighted.

Во второй половине XX в. в систематике грызунов нашли широкое применение генетические методы исследования, в т. ч. кариология, а в последние годы и молекулярно-генетический анализ ядерной и внеядерной ДНК. Новые подходы, основанные на применении моногенно и кодоминантно наследуемых признаков-маркеров (хромосомные перестройки, молекулярно-генетические маркеры), позволили значительно расширить возможности выявления таксономической дифференциации. Использование генетических подходов подтвердило видовой статус ряда спорных форм. Выяснилось, что многие виды, традиционно считавшиеся мономорфными, представляют собой комплексы самостоятельных морфологически сходных, но генетически хорошо различимых видов. Оказалось, что генетические маркеры могут быть использованы для уточнения внутривидовой структуры, открывая новые возможности в изучении микроэволюционных процессов. Существенной оказалась также роль генетических подходов в изучении эволюции и изменчивости отдельных групп грызунов и особенностей распространения входящих в их состав видов и внутривидовых форм.

Палеарктический род *Sicista* может служить ярким примером, иллюстрирующим важную роль применения хромосомных и молекулярно-генетических данных в решении неясных вопросов систематики, эволюции и изменчивости таксона.

1. Вехи в изучении систематики рода *Sicista*

Историю изучения систематики *Sicista* можно разделить на три этапа, различающихся по характеру основных признаков, используемых в диагностике видов. На первом этапе (XIX и начало XX вв.) в основу видовой диагностики были положены особенности окраски и относительные размеры тела и хвоста. Второй этап (начало и первая половина XX в.) ознаменовался, при сохранении прежних диагностических признаков, акцентированием внимания на особенностях строения *glans penis* самцов (Vinogradov, 1925; Виноградов, 1937; Огнёв, 1948). Третий этап (с конца XX в.) в первую очередь связан с внедрением в систематику рода методов хромосомного анализа, послуживших пусковым механизмом для последующих таксономических ревизий и описания ряда кариологически дискретных видов-двойников (Соколов и др., 1981, 1986а,б, 1989; Соколов, Баскевич, 1988), а также для уточнения таксономического статуса ряда спорных форм (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987).

Динамика представлений о видовом разнообразии *Sicista* в историческом контексте за период с начала XX в. показана в табл. 1. Как видно, по мере изменения подходов в оценке видового разнообразия рода его объём неоднократно уточнялся, увеличившись на третьем этапе за счёт обнаружения кариологически дискретных видов-двойников.

Табл. 1. Динамика представлений о видовом составе рода *Sicista*.

Table 1. Dynamics of viewpoints on species composition of the genus *Sicista*.

Признаваемые виды	Источник
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i> , <i>S. flava</i> , <i>S. leathemi</i>	Виноградов, 1937
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i> , <i>S. flava</i> , <i>S. leathemi</i> , <i>S. weigoldi</i>	Огнёв, 1948
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Ellermann, Morrison-Scott, 1951
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caucasica</i>	Громов и др., 1963
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Walker et al., 1964
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Бобринский и др., 1965
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Соколов, 1977
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. concolor</i>	Corbet, 1978
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Громов, Баранова, 1981
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i>	Honaki et al., 1982
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. concolor</i>	Corbet, Hill, 1986
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Павлинов, Россолимо, 1987
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i>	Nowak, 1991
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Павлинов и др., 1995
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i> , <i>S. leathemi</i> , <i>S. flava</i> , <i>S. weigoldi</i>	Шенброт и др., 1995

Табл. 1. Окончание.

Table 1. Ending.

<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Громов, Ербаева, 1995
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i>	Holden, 1993; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005

Так, своеобразие хромосомных характеристик и некоторые другие особенности послужили основанием для обоснования видовой самостоятельности двух форм, ранее считавшихся подвидовыми: *S. strandi* Formosov, 1931 ($2n = 44$, $NF = 52$) выделена из *S. betulina* Pallas, 1779 ($2n = 32$, $NF = 64$) (Соколов и др., 1989); *S. severtzovi* Ognev, 1935 ($2n = 18-20$, $NF = 29-30$) выделена из *S. subtilis* Pallas, 1773 ($2n = 24-26$; $NF = 40-48$) (Соколов и др., 1986б). Был подтверждён видовой статус *S. caucasica* Vinogradov, 1925, и описан ряд новых видов группы одноцветных мышовок Кавказа (группа «*caucasica*»): *S. kluchorica* Sokolov, Kovalskaya et Baskevich, 1980, *S. kazbegica* Sokolov, Baskevich et Kovalskaya, 1986, *S. armenica* Sokolov et Baskevich, 1988 (Соколов и др., 1981, 1986а; Соколов, Баскевич, 1988, 1992). Была доказана видовая обособленность *S. tianschanica* Salensky, 1903 и *S. caudata* Thomas, 1907 (Sokolov et al., 1987), которых некоторые систематики рассматривали в качестве подвидов *S. concolor* Buchner, 1892 (Бобринский и др., 1965), подтверждён видовой ранг *S. pseudonapaea* Strautman, 1949 (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987). Все выше перечисленные виды *Sicista*, а также *S. napaea* Hollister, 1912, в видовом статусе которой у зоологов не возникало сомнений, включены в последние таксо-

номические сводки по млекопитающим (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005).

В настоящем сообщении, целью которого является обобщение хромосомных и молекулярно-генетических данных в изучении систематики, а также эволюции и изменчивости *Sicista*, видовой состав рода дан в соответствии с взглядами, представленными в последних таксономических сводках (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005), а большинство форм объединено в несколько группировок близкородственных видов: «*betulina*», «*subtilis*» и «*caucasica*» (Соколов, Ковальская, 1990а).

2. Хромосомные данные

Среди 13 видов мышовок, признаваемых в настоящее время (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005), хромосомные характеристики изучены у их подавляющего большинства (табл. 2). Исключением является *S. concolor*, кариотип которой до сих пор не исследован, что не позволяет уточнить на хромосомном уровне характер её таксономических отношений с другими видами одноцветных мышовок, а также с предположительно конспецифичными формами, которых некоторые зоологи рассматривают в качестве самостоятельных видов: *S. flava* True, 1894, *S. leathemi* Thomas, 1893 и *S. weigoldi* Jacobi, 1923 (Огнёв, 1948; Шенброт и др., 1995).

Табл. 2. Кариологическое разнообразие рода *Sicista*, по результатам рутинной окраски хромосом.
 Table 2. Karyological diversity in the genus *Sicista* based on chromosome routine staining.

Виды, подвиды	2n	NF	Пары аутосом	Гетеросомы		Источник
				X	Y	
<i>S. caudata</i>	50	50	24A	A	A	Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990a
<i>S. tianshanica</i> : «terskei» «djungar» «talgar»	32	58	5M+6CM+2CT+2A	A	A	Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990a
	34	56	5M+5CM+CT+5A	A	A	
	32	58	6M+6CM+CT+2A	A	A	
<i>S. n. naraea</i>	42	52	CM+3M+CT+15A	A	A	Шубин, Сучкова, 1975; Соколов и др., 1982
<i>S. pseudonaraea</i>	44	52	2M+CM+CT+17A	A	A	Соколов и др., 1982; Баскевич, Окулова, 2003
<i>S. betulina</i>	32	64–63	11(M+CM)+4CT	CM	A	Соколов и др., 1989; Баскевич и др., 2005
		60–62		(CT)		
		58 48				Fedyk et al., 2011 Быстракова, 2000 Vorontsov, Malygina, 1973
<i>S. strandi</i>	44	52	1M+3CM+17A	A	A	Соколов и др., 1989; Баскевич и др., 2005; Загоророднюк, 2007
<i>S. subtilis</i> : <i>subtilis</i> <i>vaga</i> <i>sibirica</i> <i>nozdmanni</i> <i>trizona</i>	24	40–44	8(M+CM)+	A	A	Соколов и др., 1986b
	24	41–42	3 вариабельных	A	A	
	24	44–46	пары аутосом	A	A	
	26	48	11(M+CM)+1A	A	A	
	26	48	11(M+CM)+1A	A	A	

Табл. 2. Окончание.
Table 2. Ending.

Виды, подвиды	2N	NF	Пары аутосом	Гетеросомы		Источник
				X	Y	
<i>S. severtzovi</i> ; <i>severtzovi</i>	16–22	28–30		A	A	Соколов и др., 1986а; Загороднюк, Кондратенко, 2000; Анискин и др., 2003а; Баскевич и др., 2011
<i>cimlanica</i>	22	36 (35)	7(M+CM)+3A	A	A	Ковальская и др., 2000
<i>S. caucasica</i>	32	48	4M+4CM+7A	A	A	Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич и др., 2004
	32	46	4M+3CM+8A	A	A	Баскевич, Малыгин, 2009
<i>S. kluchorica</i>	24	44	8M+2CM+15A	A	A	Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич и др., 2004
<i>S. kazbegica</i>	42	52	3CM+CM+M+15A	A	A	Соколов и др., 1986а
	40	50	3CM+CT+M+14A	A	A	Соколов, Баскевич, 1992
<i>S. armenica</i>	36	52	4M+2CM+2CT+9A	A	CT	Соколов, Баскевич, 1988

Обозначения. M – мета-, CM – субмета-, CT – субтело-, A – акроцентрики.

Abbreviations. M – meta-, CM – submeta-, CT – subtelo-, A – acrocentric pairs of autosomes.

Анализ данных, представленных в табл. 2 (рутинная окраска хромосом), показывает, что диплоидное число хромосом у *Sicista* колеблется от $2n = 16$ (Анискин и др., 2003а,б) до $2n = 50$ (Соколов и др., 1982), а число плеч хромосом варьирует от $NF = 28$ (Соколов и др., 1986а; Загороднюк, Кондратенко, 2000; Ковальская и др., 2000; Опарин и др., 2001; Анискин и др. 2003а; Баскевич и др., 2011) до $NF = 64$ (Соколов и др., 1989). При этом следует отметить видоспецифичность хромосомных маркеров у мышовок при постоянстве хромосомных характеристик у *S. caudata*, *S. pseudonapaea*, *S. napaea*, *S. kluchorica*, *S. armenica* и вариабельности кариотипа у остальных видов.

Детальные описания особенностей кариотипа у видов *Sicista* будут даны в разделе «Генетические диагнозы видов». Здесь мы остановимся лишь на некоторых моментах, касающихся проблем изменчивости и эволюции мышовок, преимущественно связанных с использованием методов дифференциальной окраски хромосом. К обсуждению частично привлечены отдельные результаты, основанные на использовании методов рутинной окраски хромосом, рассматриваемые в эволюционном аспекте.

В этой связи интересен кариотип *S. caudata*, характеризующийся наибольшим среди исследованных представителей *Sicista* диплоидным числом хромосом ($2n = 50$), представленных исключительно акроцентриками (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б; табл. 2). Это обстоятельство может служить аргументом в пользу наибольшей близости 50-хромосомного кариотипа *S. caudata* к хромосомному набору «прамышовки». В связи с этим следует отметить, что по молекулярным данным *S. concolor* занимает базальное положение

в составе рода *Sicista* (Pisano et al., 2015). Однако, как отмечалось выше, пока не изучены кариотипы одноцветных мышовок из Китая и Кашмира, относящиеся к *S. concolor*, что не позволяет проследить связи между *S. caudata* и *S. concolor* на хромосомном уровне. Сравнительный анализ хромосомных особенностей у *S. caudata* из островных (Сахалин) (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987) и материковых (Приморье) (Соколов, Ковальская, 1990б) популяций *S. caudata* не выявил между ними различий, что указывает на отсутствие влияния фактора изоляции (примерно 10 тыс. лет) на эволюцию кариотипа данного вида.

Напротив, у близкого вида *S. tianschanica*, видовая обособленность которого была подтверждена в ходе проведения хромосомных исследований (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б), выявлена географическая изменчивость кариотипа. У этого вида обнаружены три варианта кариотипа, приуроченные к различным изолированным участкам обитания в ареале вида: форма «*terskei*» ($2n = 32$, $NF = 58$), форма «*talgar*» ($2n = 32$, $NF = 58$) и форма «*djungar*» ($2n = 34$, $NF = 56$) (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б). Механизм выявленной у *S. tianschanica* хромосомной изменчивости не ясен, поскольку методы дифференциальной окраски хромосом до сих пор использованы не были. Только у формы «*terskei*» описаны особенности локализации ядрышкообразующих районов хромосом (ЯОР) (Баскевич, 1987). Поиск ответа на вопрос о предполагаемой близости *S. tianschanica* к *S. pseudonapaea* и *S. napaea* (Павлинов и др., 1995) пока не увенчался успехом, несмотря на имеющиеся данные по G-окраске хромосом у *S. pseudonapaea* (Баскевич, Окулова, 2003)

и *S. napaea* ($2n = 42$, $NF = 52$) (O'Brien, et al., 2006).

Как отмечалось выше, интерес представляет использование методов дифференциальной окраски хромосом для уточнения характера изменчивости и филогенетических связей в группах видов «*betulina*», «*caucasica*», «*subtilis*».

Группа «*betulina*» включает три вида: *S. betulina*, *S. strandi* и *S. pseudonapaea* (Соколов, Ковальская, 1990а). Вид *S. pseudonapaea* по морфологическим признакам (отсутствие хребтовой полосы) наиболее обособлен в группе, что послужило аргументом для некоторых систематиков рассматривать его вне пределов данной группы, указывая на возможную близость к *S. napaea* и *S. tianshanica* (Павлинов и др., 1995). Видовая обособленность *S. pseudonapaea* ($2n = 44$, $NF = 52$) была подтверждена в том числе хромосомными данными (Соколов и др., 1982). Два других вида этой группы — *S. betulina* ($2n = 32$) и *S. strandi* ($2n = 44$, $NF = 52$) — являются географически замещающими видами-двойниками, их *G*-окрашенные кариотипы различаются 6 хромосомными перестройками транслокационного типа и 5–6 перестройками типа изменения положения центромеры, а также перичентрическими инверсиями (Баскевич, Окулова, 2003; Kovalskaya et al., 2011; Баскевич и др., 2015а).

Такая степень хромосомной дифференциации достаточна для формирования механизмов репродуктивной изоляции между видами-двойниками *S. betulina* и *S. strandi*. *G*-окрашенные кариотипы 44-хромосомных видов (*S. strandi* и *S. pseudonapaea*) различаются тремя парацентрическими инверсиями, затрагивающими две пары гомеологичных после этих хромосомных перестроек акроцентрических аутосом (№ 9, 10 у *S. strandi* и

№ 8, 9 у *S. pseudonapaea*) и X-хромосомы (Баскевич, Окулова, 2003).

Высказано предположение о том, что первый этап эволюции в группе «*betulina*» сопровождался парацентрическими инверсиями, а дальнейшая дифференциация группы на хромосомном уровне была связана с лавинообразным ростом хромосомной изменчивости, обусловленной перестройками транслокационного типа, изменения положения центромеры и перичентрическими инверсиями (Баскевич, Окулова, 2003). Особенности локализации гетерохроматина (ГХР) у представителей этой группы видоспецифичны (Баскевич, Окулова, 2003), а для *C*-окрашенных кариотипов видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi* выявлена географическая изменчивость по данному признаку (Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич и др., 2005а; Баскевич, 2011).

По особенностям локализации ядрышкообразующих районов хромосом (ЯОР) наиболее обособлена в группе серая мышовка, *S. pseudonapaea*, а *S. betulina* и *S. strandi* по данному хромосомному признаку сходны (Баскевич, Окулова, 2003). В целом, анализируя результаты рутинной и дифференциальной окраски хромосом у видов группы «*betulina*», следует отметить, что наибольшим своеобразием кариотипа характеризуется *S. betulina*, т. е. по хромосомным данным этот вид наиболее обособлен в группе, что противоречит краниометрическим и отчасти фенетическим данным (Баскевич, Окулова, 2003). По хромосомным результатам *S. betulina* ($2n = 32$) является более молодой формой по сравнению с 44-хромосомными видами мышовок группы «*betulina*», тогда как по совокупности краниологических данных предполагается, что *S. betulina* является родоначальником более специализированных узкоареальных видов *S. strandi* и *S.*

pseudonapaea (Баскевич, Окулова, 2003). Отмеченная несогласованность в хромосомных и краниологических результатах по группе «*betulina*» может служить аргументом в поддержку пунктуалистической модели видообразования.

Об изменчивости кариотипа у представителей группы более подробно будет сказано в разделе «Генетические диагнозы видов», здесь мы остановимся лишь на некоторых моментах. У *S. pseudonapaea* хромосомная изменчивость не выявлена, а у *S. betulina* ($2n = 32$) обнаружен хромосомный полиморфизм и географическая изменчивость в морфологии второй пары аутосом (Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000; Fedyk et al., 2011). Уточнена география обнаруженной хромосомной перестройки в ареале вида (Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000) и показано, что *G*-окрашенные субметацентрический (СМ) и субтелоцентрический (СТ) варианты второй пары имеют дополнительные *G*-полосы, отсутствующие в акроцентрическом (А) варианте (Fedyk et al., 2011). Также у *S. betulina* в популяциях из Восточной Европы выявлена географическая изменчивость по количеству и особенностям локализации гетерохроматина (ГХР) (Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2011). У 44-хромосомного вида-двойника *S. strandi* отмечены отличия в количестве и особенностях локализации ГХР в кариотипах из северных (Курская, Саратовская обл.) и южных (Кавказ, Предкавказье) частей ареала вида, определяющие внутривидовую изменчивость *S. strandi* на хромосомном уровне (Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич и др., 2005а; Баскевич, 2011).

Группа «caucasica» (одноцветные мышовки Кавказа) (Соколов, Ковальская, 1990а) включает 6 географически изолированных хромосомных форм, рассматри-

ваемых в рамках четырёх видов-двойников: *S. caucasica* ($2n = 32$, $NF = 48$; $2n = 32$, $NF = 46$), *S. kluchorica* ($2n = 24$; $NF = 44$), *S. kazbegica* ($2n = 42$, $NF = 52$; $2n = 40$, $NF = 50$) и *S. armenica* ($2n = 36$; $NF = 52$) (Соколов и др., 1981, 1986а; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Баскевич, Малыгин, 2009). Хромосомные формы этой группы характеризуются аллопатрическим распространением и все, за исключением *S. armenica*, обитают на Большом Кавказе (Соколов и др., 1987; Баскевич и др., 2004, 2015б). Показано, что наиболее обособлены среди сравниваемых форм *Sicista* группы «*caucasica*» с Большого Кавказа 42-хромосомная *S. kazbegica* (древняя) и 24-хромосомная *S. kluchorica* (самая молодая в группе): их *G*-окрашенные кариотипы различаются девятью неробертсоновскими транслокациями и двумя перичентрическими инверсиями. Наиболее близки между собой две географически изолированные внутривидовые формы *S. kazbegica*, кариотипы которых различаются одной тандемной транслокацией, а также таковые *S. caucasica*, хромосомные наборы которых различаются одной перичентрической инверсией (Баскевич и др., 2004; 2015б). Выявлены резкие отличия в характере *C*- и *AgNOR*-окраски хромосом между *S. kazbegica*, с одной стороны, и *S. kluchorica* и *S. caucasica*, с другой, указывающие на подразделённость одноцветных мышовок с Большого Кавказа на западную и восточную группы (Баскевич и др., 2004).

В группе «subtilis» в ходе цитогенетического изучения были получены наиболее интересные результаты. В ней в последних таксономических сводках (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005) выделяют два морфологически сходных вида: *S. subtilis* s. str. и *S. severtzovi*. Варибельность кариотипа только по числу

Табл. 3. Данные по кариологии группы «*subtilis*».
Table 3. The data on the karyology of the “*subtilis*” group.

Вид, подвид, форма	Место отлова	2n	NF	Источник
<i>S. subtilis trizona</i>	[Сербия], Воеводина	26	48	Nam et al., 1983
<i>S. s. nordmanni</i>	Херсонская обл., Черноморский запов.	26	48	Соколов и др., 1986б
	Донецкая обл., Украинский степной запов., Хомутовская степь	26	48	Соколов и др., 1986б
	Луганская обл., Луганский запов., Стрельцовская степь	26	48	Загороднюк, Кондратенко, 2000
	Крым, Ленино	26	48	Ковальская, Федорович, 1997
	Белгородская обл., Борисовский р-н, «Отрасьевы яры»	26	48	Ковальская и др., 2007
<i>S. s. subtilis</i>	Саратовская обл, Краснопартизанский р-н, Октябрьский	24	40, 41	Баскевич и др., 2010
	Александровско-Гайский р-н, Монахов	24	40	Баскевич и др., 2010
	Ровенский р-н, Песчаное	24	40	Баскевич и др., 2005
	Краснокутский р-н, пос. Дьяковка	24	40	Быстракова, 2000
	Путачевский р-н, Большая Таволожка	24	—	Опарин и др., 2001
	Пос. Целинный	24	—	Опарин и др., 2001
	Курганская обл., Звериноголовское	24	41–44	Соколов и др., 1986б
<i>S. s. vaga</i>	Уральская обл., Урда	24	41,42	Соколов и др., 1986б
	Красноярский край, Подсинее	24	44–45	Соколов и др., 1986б
<i>S. s. sibirica</i>	Тува, оз. Тере-Холь	24	46	Соколов и др., 1986б
	Калмыкия, Черноземельский р-н, Черноземельск	24	46	Ковальская, Федорович, 1997
<i>S. subtilis</i>	Волгоградская обл., Калачёвские пески	24	44	Ковальская и др., 2000

Табл. 3. Окончание.
Table 3. Ending.

<i>S. subtrilis</i>	Саратовская обл., Воскресенский р-н, окрестности пос. Афанасьевка	23 24 22	42, 43 45 41	Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010
B -форма	Волгоградская обл., сев. часть Арчединско-Донских песков	22, 23	41, 44	Анискин и др., 2003а
I -форма	Юг Арчединско-Донских песков	24	46	Анискин и др., 2003а
M -форма	Правобережье р. Медведица	25, 26	44, 46	Ковальская и др., 2000; Анискин и др., 2003а
D -форма	Заволжье и неск. пунктов к зап. от Волги	24	40-43	Анискин и др., 2003а
<i>S. severtzovi</i>	Ростовская обл., Цимлянские пески	22	35, 36	Ковальская и др., 2000
<i>S. s. severtzovi</i>	Курская обл., Центральнo-Черноземный запов., Стрелецкий участок	18-20	28-30	Соколов и др., 1986б
	Участок «Букреевы Бармы»	19 20 19	29 29 28	Баскевич и др., 2011
	Участок «Баркаловка»	19 20	29 30	Баскевич и др., 2011
	Воронежская обл., Богучар	18	28	Ковальская и др., 2000
	Луганский запов., Стрельцовская степь	18 (17)	28?	Загороднюк, Кондраченко, 2000
	Белгородская обл., Ямская степь	20, 21	28, 29	Анискин и др., 2003б
	р. Айдар, с. Ровеньки	16 18	28 28	Анискин и др., 2003б Опарин и др., 2001
	Новооскольский р-н, р. Оскол, «Стенки Изгорья»	22	30	Ковальская и др., 2007

и морфологии хромосом у мышовок этой группы в значительной степени превосходит таковую у других представителей рода: число хромосом в группе колеблется от $2n = 16$ до $2n = 26$, а число плеч хромосом от $NF = 28$ до $NF = 48$ (табл. 3). Использование методов дифференциальной окраски хромосом для представителей группы до последнего времени носило фрагментарный характер, позволяя уточнять лишь механизм хромосомных перестроек в кариотипах некоторых форм (Анискин и др., 2003а; Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010, 2011). Однако новейшие хромосомные исследования мышовок группы «*subtilis*» на территории юго-восточной части Русской равнины в бассейне Среднего Дона с привлечением сравнительной G-окраски хромосом и филогенетического анализа матрицы хромосомных данных привели к обнаружению пяти в значительной степени дивергировавших хромосомных форм мышовок группы «*subtilis*»: *S. subtilis* s. str. ($2n = 24$, $NF = 40-46$), *S. severtzovi* ($2n = 26$, $NF = 48$), *Sicista* sp. n. 1 ($2n = 22-26$, $NF = 41-46$), *Sicista* sp. n. 2 ($2n = 16-22$, $NF = 28-31$) и *S. nordmanni* ($2n = 26$, $NF = 48$) (Kovalskaya et al., 2011). Высокий уровень кариологического разнообразия этой группы на юго-востоке Русской равнины авторы связывают с фрагментацией некогда единого ареала предковой популяции группы в результате исторических событий плейстоцена и возможным усилением процессов изоляции в группе под воздействием антропогенных факторов на современном этапе (Kovalskaya et al., 2011).

Сопоставление полученных Ковальской с соавт. (Kovalskaya et al., 2011) результатов с хромосомными данными по мышовкам группы «*subtilis*», представленных в табл. 3, позволяет отметить, что *Sicista* sp. n. 1 ($2n = 22-26$, $NF =$

41–46) включает формы **I, M, B** и находки *S. subtilis* из правобережья Саратовской обл., а *Sicista* sp. n. 2 ($2n = 16-22$, $NF = 28-31$) включает все добытые в пределах ареала вида находки, относившиеся к *S. severtzovi*. К последнему виду отнесена (Kovalskaya et al., 2011) 26-хромосомная форма из окр. с. Красное Новохоперского р-на Воронежской обл., кариотип которой отличается от 26-хромосомного кариотипа формы *nordmanni* (таксономический статус последней оценивается авторами неоднозначно: вид? подвид?) рядом хромосомных перестроек и характером C-окраски хромосом. Все обнаруженные на Среднем Дону хромосомные формы аллопатричны, за исключением *S. subtilis* s. str. и *Sicista* sp. n. 1, чьи ареалы перекрываются в правобережье Волгоградской обл. при отсутствии гибридизации в зоне контакта (Kovalskaya et al., 2011).

Степень дивергенции всех выявленных этими авторами таксонов группы «*subtilis*» и группы сравнения показана в табл. 4. Выявленная высокая степень кариологической дифференциации между большинством сравниваемых форм указывает на необходимость проведения таксономической ревизии группы и на возможный пересмотр представлений о её видовом разнообразии. Следует отметить в связи с этим, что с данными хромосомного анализа форм группы «*subtilis*» не согласуются новейшие молекулярные данные (*cytb*, *IRBP*), основываясь на которых авторы пытаются построить собственную систему этой группы (Русин и др., 2015).

3. Молекулярно-генетические данные

Степень изученности мышовок молекулярными методами показана в табл. 5, из которой следует, что молекулярно-гене-

Табл. 4. Число и тип хромосомных перестроек, разделяющих 7 представителей рода *Sicista* по результатам G-окраски хромосом (Kovalskaya et al., 2011).**Table 4.** Number and type of chromosomal rearrangements separating 7 taxa of the genus *Sicista* based on G-banding of chromosomes (Kovalskaya et al., 2011).

	SBE	SSE	SSP1	SNO	SPP2	SSU
SST	11: 5rob 4inv 1tan 1shift	10: 7rob 2tan 1inv	14: 7rob 4tan 3inv	11: 7rob 2tan 2inv	24: 10inv 9rob 5tan	16: 6rob 5tan 4inv 1fis
SBE		21: 12rob 5inv 3tan 1shift	25: 12rob 7inv 5tan 1shift	22: 12rob 6inv 3tan 1shift	35: 14rob 14inv 6tan 1shift	27: 11rob 8inv 6tan 1fis 1shift
SSE			13: 7rob 4tan 2inv	10: 7rob 2tan 1inv	23: 10rob 8inv 5tan	15: 6rob 5tan 3inv 1fis
SPP1				15: 8rob 4tan 3inv	28: 10rob 11inv 7tan	20: 7tan 7rob 5inv 1fis
SNO					13: 8inv 3rob 2tan	15: 7rob 3tan 4inv 1fis
SPP2						29: 11rob 11inv 6tan 1fis

Обозначения. SBE – *S. betulina*, SNO – *S. subtilis nordmanni*, SSE – *S. cf. severtzovi*, SSP1 – *Sicista* sp. n. 1, SPP2 – *Sicista* sp. n. 2, SST – *S. strandi*, SSU – *S. subtilis* s. str.; fis – центрическое разъединение, inv – перицентрическая инверсия, rob – робертсоновская транслокация, shift – изменение положения центромеры, tan – тандемная транслокация.

Abbreviations. SBE – *S. betulina*, SNO – *S. subtilis nordmanni*, SSE – *S. cf. severtzovi*, SSP1 – *Sicista* sp. n. 1, SPP2 – *Sicista* sp. n. 2, SST – *S. strandi*, SSU – *S. subtilis* s. str.; fis – centric fission, inv – pericentric inversion, rob – Robertsonian fusion, shift – centromeric shift, tan – tandem translocation.

Табл. 5. Изученность видов и подвидов *Sicista* молекулярными методами.**Table 5.** Results of study of *Sicista* species and subspecies by molecular methods.

Вид	Анализ RAPD PCR	Секвенирование последовательностей ДНК						
		ядНК					мтДНК	
		<i>LCAT</i>	<i>IRBP</i>	<i>GHR</i>	<i>RAG1</i>	<i>BRCA1</i>	<i>COI</i>	<i>cyt b</i>
<i>S. tianschanica</i>			++++	+	+	+		+
<i>S. concolor</i>			+++	+	+	+		+
<i>S. napaea</i>			+	+	+	+		+
<i>S. pseudonapaea</i>								
<i>S. betulina</i>	+	+	+				++	
<i>S. strandi</i>	+	+	++	+	+	+		+
<i>S. caucasica</i>	+		++	++	++	++		++
<i>S. kluchorica</i>	+		+	+	+	+		++
<i>S. kazbegica</i>	+	+	+++	+	+	+		++
<i>S. subtilis nordmanni</i>	+		++++				++	++
<i>trizona</i>			++	++	++	++	++	+
<i>S. severtzovi cimlanica</i>	+							+
								+

Примечания. Знак «+» указывает публикацию с данными о сиквенса-анализе по конкретному виду или подвиду. Не представлены данные а) не соотнесённые с конкретными видами (Wu et al., 2012); б) образцов «*S. sp. n. 1*» и «*S. sp. n. 2*», отнесённых к *S. subtilis* (Русин и др., 2015).

Comments. The sign “+” designates a particular publication on sequence analysis for particular species or subspecies. Omitted are the data a) not allocated to any particular species (Wu et al., 2012), b) forms “*S. sp. n. 1*” and “*S. sp. n. 2*” allocated to *S. subtilis* (Rusin et al., 2015).

тическими исследованиями (RAPD PCR, секвенирование генов митохондриальной и ядерной ДНК) охвачена лишь часть из признаваемых на настоящий момент видов. Образцы отдельных видов *Sicista* использовались в филогенетических построениях в отряде Rodentia (DeBry, Sagel, 2001; DeBry, 2003; Montgelard et al., 2008; Wu et al., 2012; Zhang et al., 2013), надсемейства Dipodoidea (Lebedev et al., 2013; Pisano et al., 2015), семейства Dipodidae (Fan et al., 2009), для оценки межвидовых филогенетических связей в составе всего рода *Sicista* (Zhang et al., 2013; Cserkesz et al., 2015; Pisano et al., 2015) или некоторых выделяемых групп видов (Баскевич и др., 2015а,б; Русин и др., 2015), а также в филогеографических исследованиях (Cserkesz et al., 2015). Таким образом, накопленные к настоящему моменту мо-

лекулярные данные не только расширяют возможности для дифференциальной диагностики видов-двойников *Sicista* и использования генетической концепции вида, но и служат основой для уточнения внутригрупповых, межвидовых и внутривидовых филогенетических связей у мышовок и положения рода в системе Dipodoidea.

Ниже изложены более детальные результаты применения различных молекулярных подходов к представителям *Sicista*.

3.1. Анализ RAPD PCR

Анализ RAPD PCR даёт общую оценку сходства видов на основании сканирования мутаций по всему геному (мультилокусный анализ). Этот метод позволяет разнонаправлено в каждой цепи амплифицировать участки ДНК, ограниченные

последовательностью, комплементарной случайному праймеру — искусственно синтезированной олигонуклеотидной последовательности (Банникова, 2004).

Полимеразная цепная реакция со случайными праймерами (RAPD PCR) была применена к представителям *Sicista* групп «*subtilis*», «*betulina*» и «*caucasica*», что позволило с помощью молекулярных маркеров осуществлять дифференциальную диагностику видов-двойников и идентифицировать неопознанные находки (Баскевич и др., 2003, 2004; Баскевич, Потапов, 2005). Также удалось оценить на молекулярном уровне степень сходства между видами в некоторых группах. Так, в группе «*caucasica*» наибольшее сходство в спектрах амплифицированных фрагментов ДНК по большинству использованных праймеров (ОРА-09, ОРА-19, ОРВ-20, ОРД-12, ОРЕ-01, ОРЕ-06, ОРЕ-09, ОРЕ-20, ОРО-01, ОРО-02, ОРВ-05, ОРВ-15, ОРАА-17, ОРА-04) отмечено для *S. caucasica* и *S. kluchorica*, а *S. kazbegica* оказался наиболее обособленным в группе (Баскевич и др., 2004). В группе «*betulina*» наибольшее сходство в спектрах амплифицированных фрагментов ДНК по большинству изученных праймеров (ОРА-11, ОРА-14, ОРВ-18, ОРЕ-10, ОРЕ-20, ОРФ-20, ОРФ-29, ОРФ-92) отмечено для *S. betulina* и *S. strandi*, наиболее обособлен *S. pseudonapaea* (Баскевич, Потапов, 2005).

3.2. Анализ сиквенсов ДНК

3.2.1. Положение в системе *Dipodoidea*

Интерес представляет использование молекулярных маркеров для уточнения положения рода *Sicista* в надсемействе *Dipodoidea* и для исследования истории рода. Эти вопросы рассмотрены в нескольких работах, в том числе тех, в которых молекулярно-генетические данные

экстраполируются на результаты анализа палеогеографии таксона (Wu et al., 2012; Zhang et al., 2013; Pisano et al., 2015). По имеющимся молекулярным данным *Dipodoidea* рассматривается как сестринская группа для *Muroidea*, их разделение произошло в позднем палеоцене (≈ 57 млн лет) (Pisano et al., 2015). По сведениям других авторов, использовавших фрагменты девяти ядерных генов (*A2AB*, *CNRI*, *vWF*, *ATP7A*, *Crem*, *RAG2*, *GHR*, *BRCA1*, *IRBP*) и данные палеонтологии (Wu et al., 2012), разделение *Dipodoidea* и *Muroidea* произошло позднее (≈ 44 млн лет). Оценка филогенетических связей и времени дивергенции *Dipodoidea* по результатам секвенирования ядерного гена *IRBP* с включением метода молекулярных часов и анализом палеонтологических находок, позволила поместить общего предка надсемейства *Dipodoidea* в средний эоцен (≈ 42.7 млн лет) (Zhang et al., 2013). Как сообщается в последней работе, подсемейство *Sminthinae* (= *Sicistinae*) отделилось от общего ствола *Dipodoidea* ранее других экоморфологических типов тушканчикообразных и занимают базальное положение в филогенетической структуре надсемейства, построенной на основе использования нуклеотидных последовательностей ядерного гена *IRBP*: время отделения *Sminthinae* от общего ствола *Dipodoidea* составляет 33.7 млн лет (Zhang et al., 2013).

Представители подсемейства *Sminthinae* были широко распространены в Сев. Америке, Европе и Азии до позднего миоцена. Наибольшее их разнообразие имело место в олигоцене, в миоцене ситуация сохранилась для азиатских представителей таксона, но не для форм из Сев. Америки и Европы. Все роды *Sicistinae*, за исключением *Sicista*, вымерли до плиоцена, а диверсификация *Sicista* в Евразии дати-

руется средним миоценом (16.8 млн лет). По палеонтологическим данным Жажигина и Лопатина (2000), род *Sicista* известен с позднего миоцена в Азии и с позднего плиоцена в Европе. Очевидно, что в соответствии с последними молекулярными данными (сиквенс-анализ ядерного гена *IRBP*), рассмотренными в совокупности с результатами палеогеографии, *Sicista* в Евразии имеет более древнюю историю, насчитывающую порядка 17 млн лет (Zhang et al., 2013).

Эволюция надсемейства Dipodoidea и положение рода *Sicista* в его составе также рассмотрены с помощью привлечения молекулярных филогений, построенных на основе использования пяти кодирующих генов: *IRBP*, *GHR*, *BRCA1*, *RAG1* ядерной ДНК и гена *cytb* митохондриальной ДНК, также «наложенных» на палеонтологические данные (Pisano et al., 2015). Полученные результаты показывают базальное положение *Sicista* в составе надсемейства, что согласуется с филогенией Dipodoidea, построенной на основе использования ядерного гена *IRBP* (Zhang et al., 2013). В исследовании, выполненном на большем материале представителей Dipodoidea и с использованием большего числа генов по сравнению с работой предшественников (Pisano et al., 2015), отмечено следующее: начиная со среднего эоцена, эволюционная история Dipodoidea находилась под влиянием глобальных геологических и климатических изменений, которые происходили в Центральной Азии; при этом особое значение имел подъём Гималае-Тибетского плато (центр происхождения Dipodoidea), повлекший развитие новых сред обитания, что определило диверсификацию нескольких клад Dipodoidea. Эти клады молекулярные филогенетики рассматривают как отдельные семейства (Sminthidae, Zapodidae, Dipodidae) в со-

ставе надсемейства Dipodoidea (Lebedev et al., 2013; Pisano et al., 2015) или как подсемейства (Sminthinae, Zapodinae, Allactaginae, Cardiocraniinae, Dipodinae, Euchoreutinae) в составе единственного семейства Dipodidae (Zhang et al., 2013).

Таким образом, разделение Sminthinae и Zapodinae, предложенное ещё Эллерманом (Ellerman, 1940), поддержано молекулярными данными (Fan et al., 2009; Lebedev et al., 2013; Zhang et al., 2013) и согласуется с результатами морфологии (Sokolov et al., 1987; Stein, 1990; Шенброт, 1992).

3.2.2. Оценка межвидовых связей

На основе сиквенс-анализа нуклеотидных последовательностей ядерного гена *IRBP* рассмотрены филогенетические связи между четырьмя (*S. concolor*, *S. tianshanica*, *S. kazbegica*, *S. sp.*) (Zhang et al., 2013) и шестью (*S. concolor*, *S. tianshanica*, *S. kazbegica*, *S. betulina*, *S. strandi*, *S. subtilis*) (Cserkesz et al., 2015) видами *Sicista*. По данным этих авторов, восточно-азиатские виды (*S. concolor*, *S. tianshanica*) занимают базальное положение среди сравниваемых видов, представляя собой наиболее раннюю ветвь в эволюции рода, тогда как *S. kazbegica* отделилась от общего ствола позднее. Для *S. subtilis* s. lato и видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi*, населяющих более умеренные широты, предполагается общее происхождение и относительно недавняя экспансия областей обитания (степь, тайга) (Cserkesz et al., 2015).

Следует также отметить, что молекулярные данные позволили прояснить вопрос о возможной близости *S. concolor* к *S. tianshanica*, который требовал дополнительных комплексных исследований, включая изучение геномов этих таксономически сложных форм. Моле-

кулярно-генетические данные поддерживают обособленность *S. concolor* и *S. tianshanica* и их базальное положение в роде (Zhang et al., 2013; Cserkesz et al., 2015; Pisano et al., 2015). В ходе изучения нуклеотидных последовательностей генов *cytb*, *IRBP*, *GHR*, *BRCA1* и *RAG1* у 34 представителей Dipodoidea реконструированы филогенетические связи между видами *S. tianshanica*, *S. concolor*, *S. napaea*, *S. strandi*, *S. subtilis*, *S. kazbegica*, *S. kluchorica*, *S. caucasica* (Pisano et al., 2015). По данным этих авторов, базальное положение занимают восточно-азиатские виды (*S. concolor*, *S. tianshanica*), в один кластер объединяются *S. napaea*, *S. strandi*, *S. subtilis*, монофилитическую группу образуют все виды комплекса «caucasica» (*S. kazbegica*, *S. kluchorica*, *S. caucasica*).

3.2.3. Анализ состава групп видов

Для группы «caucasica» подтверждена монофилия в ходе совокупного секвенирования четырёх ядерных генов (*IRBP*, *GHR*, *BRCA1*, *RAG1*) и гена *cytb* (Pisano et al., 2015), по последнему гену выявлен высокий уровень межвидовой дифференциации (Баскевич и др., 2015а). Уровень различий по генетическим дистанциям между *S. caucasica* и *S. kluchorica* составляет 10.5%, между *S. kazbegica* и *S. kluchorica* — 15%, между *S. kazbegica* и *S. caucasica* превышает 16% (Баскевич и др., 2015б). Как видно, по данному молекулярному признаку вид *S. kazbegica* наиболее обособлен в группе, а *S. caucasica* и *S. kluchorica* объединяются в одном подкластере. Таким образом, характер межвидовых отношений в группе, исследованных на основе сиквенс-анализа *cytb*, согласуется с результатами совокупного анализа пяти кодирующих генов ядерной (*IRBP*, *GHR*, *RAG1*, *BRCA1*) и митохондриальной

(*cytb*) ДНК (Pisano et al., 2015), а также с результатами RAPD PCR анализа и хромосомными данными (Баскевич и др., 2004).

Группа «*betulina*» охвачена молекулярно-генетическими исследованиями не в полном объёме, к её исследованию привлечены лишь несколько молекулярных маркеров: ген *cytb* и ядерные гены *LCAT* и *IRBP*. Структура филогенетического древа, построенного на основе сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей ядерного гена *IRBP* у шести видов рода *Sicista* (*S. concolor*, *S. tianshanica*, *S. kazbegica*, *S. betulina*, *S. strandi*, *S. subtilis*), показывает монофилию этой группы (Cserkesz et al., 2015). В ходе сравнительного молекулярно-генетического исследования (*cytb*) ряда европейских популяций мышивок группы «*betulina*» показано, что различия по генетическим дистанциям между *S. betulina* и *S. strandi* составляют приблизительно 10.5% (Баскевич и др., 2015). Пока в сравнительных молекулярных исследованиях отсутствует материал по *S. pseudonapaea*, что не позволяет оценить полностью характер филогенетических взаимоотношений в группе на основе молекулярного признака *cytb*.

Кроме того, в диагностике видов-двойников группы «*betulina*» использован фрагмент (391 bp) ядерного гена *LCAT*, подтверждающий монофилию группы (С.Г. Потапов, устное сообщение).

В группе «*subtilis*» секвенирование нуклеотидных последовательностей генов *IRBP* яДНК и *cytb* мтДНК из популяций европейской части России, принадлежащих к шести формам (*subtilis*, *nordmanni*, *trizona*, *S. sp. n. 1*, *S. sp. n. 2* и *cimlanica* = *severtzovi*) (Русин и др., 2015), привело к результатам, противоречащим хромосомным данным и общепринятым представлениям о таксономии группы. По мнению указанных авторов, в составе

группы «*subtilis*» следует признавать: *S. s. subtilis* Pallas, 1773, *S. s. severtzovi* Ognev, 1935 (уровень генетической дивергенции по гену *cytb* составляет 3.75%), *S. trizona* Frivaldszky, 1865 и *S. loriger* Nordmann, 1839 (уровень генетической дивергенции по гену *cytb* составляет 7.25%). При этом авторы ссылаются на мнение американских исследователей (Baker, Bradley, 2006), ошибочно принимая указанный ими внутривидовой уровень дивергенции по гену *cytb* у млекопитающих, равный 4.7%, за межвидовой, тем более что для исследованных ранее представителей *Sicista* уровень межвидовой дивергенции по данному молекулярному маркеру превышает 10.5% и достигает 16% (Баскевич и др., 2015а,б). По молекулярным результатам Русина и др. (2015), для предполагаемой по хромосомным данным видовой обособленности *S. sp. n. 1* и *S. sp. n. 2* (Kovalskaya et al., 2011) подтверждения не найдено. Интересно, что по молекулярным данным (*IRBP*, *COI*) румынских и венгерских зоологов (Cserkesz et al., 2015) формы *trizona* и *nordmanni* (младший синоним *loriger*) рассматриваются как внутривидовые: уровень генетической дивергенции между ними по гену *COI* мтДНК составляет порядка 6.2%, тогда как таковой между популяциями *S. subtilis* из Венгрии и Румынии, относящимися к номинативному подвиду, не превышает 3.6%.

4. Генетические диагнозы видов

В разделе представлены составленные на основе обобщённых хромосомных и молекулярных данных генетические диагнозы признаваемых на первую декаду XXI в. видов *Sicista*. Структура этого раздела повторяет таковую в последней таксономической сводке (Holden, Musser, 2005). Для каждого вида указаны: типовое местонахождение, краткая

синонимика, собственно генетический диагноз, очерченные преимущественно на основе использования хромосомных и молекулярных маркеров особенности распространения, таксономический комментарий. В общем списке выделены группы близких видов, к которым также даны пояснения. Это позволяет показать значение генетических подходов в разработке современной классификации р. *Sicista* и показать доминирующую роль генетических маркеров в диагностике видов-двойников и близких видов.

4.1. Группа видов «*betulina*»

По Соколову и Ковальской (1990а), группа включает три характеризующихся одинаковым строением *glans penis* близкородственных и морфологически сходных вида: *S. betulina* Pallas, 1779, *S. strandi* Formosov, 1931 и *S. pseudonapaea* Strautman, 1949. Эта точка зрения поддержана Шенбротом и др. (1995), однако некоторые исследователи, основываясь на особенностях окраски верха спины у *S. pseudonapaea* (отсутствие чёрной хребтовой полосы), рассматривают этот вид вне пределов данной группы (Павлинов и др., 1995).

4.1.1. *Sicista betulina*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, берег р. Иртыш, Барабинская степь.

СИНОНИМЫ. *montana*, *norvegica*, *taigica*, *tatricus* (Corbet, 1978; Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Holden, Musser, 2005).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Кариотип *S. betulina* изучен из ряда пунктов Московской, Калужской, Рязанской, Костромской, Нижегородской, Новгородской, Тверской, Брянской, Пензенской, Курганской, Томской, Кемеровской, Иркутской, Новосибирской областей, из Красноярского края, Бурятии, Марий-Эл, Башкортостана в Рос-

сии (Vorontsov, Malygina, 1973; Sokolov et al., 1987; Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000; Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич и др., 2005) из Ивано-Франковской (Соколов и др., 1989) и Киевской (Baker et al., 1996) областей в Украине, из нескольких пунктов в равнинной и горной частях Польши (Walknowska, 1960; Fedyk et al., 2011). Диплоидное число хромосом во всех изученных выборках постоянно и равно $2n = 32$, выделяемые систематиками «традиционные» подвиды (*betulina* s. str., *taigica*, *montana*) (Громов и др., 1963) принадлежат 32-хромосомной форме (Баскевич, 1989). Кариотип состоит преимущественно из двуплечих элементов ($NF = 64$). Как правило, аутосомный набор включает 11 пар мета- и субметацентриков и 4 пары субтелоцентрических элементов. X-хромосома — субметацентрик среднего размера, Y-хромосома — мелкий акроцентрик. В числе плеч хромосом отмечены различия: для особей из Томской обл. и Красноярского края описан 32-хромосомный кариотип с $NF = 48$ (Vorontsov, Malygina, 1973), для особей с южной периферии ареала (Пензенская обл.) — с $NF = 58$ (Быстракова, 2000). Не исключено, что эта вариабельность в числе плеч аутосом связана с методическими причинами.

Достоверным фактом является хромосомный полиморфизм и географическая изменчивость в морфологии второй пары аутосом, которая может быть представлена субмета- (СМ), субтело- (СТ), акроцентрическими (А) элементами и может быть гетероморфной. Гетероморфизм и изменчивость отмечены у некоторых экземпляров из Курганской, Новосибирской, Томской, Кемеровской, Иркутской, Рязанской, Пензенской областей, из Бурятии (Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000), из ряда локалитетов в Польше (Fedyk et al., 2011). Механизм данной хромосомной

перестройки не вполне ясен, однако показано, что G-окрашенные СМ и СТ варианты второй пары имеют дополнительные G-полосы, отсутствующие в А варианте (Fedyk et al., 2011).

Особенности локализации гетерохроматина (ГХР) в кариотипе *S. betulina* видоспецифичны (Baskevich, 1996; Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2011). Так, крупные и интенсивно окрашенные блоки прицентромерного ГХР отмечены в центромерных районах четырёх первых пар мета-субметацентрических и четырёх пар субтелоцентрических аутосом. Остальные аутосомы, как правило, C-негативны. ГХР добавочного короткого плеча обнаруживается в X-хромосоме. Отмечена географическая изменчивость по данному признаку у *S. betulina* из Восточной Европы. Так, при C-окрашивании кариотипа экземпляров из Московской области блоки прицентромерного ГХР крупные и интенсивно окрашенные, а Y-хромосома полностью гетерохроматична, хотя и слабо окрашена. У особей из Новгородской области блоки прицентромерного ГХР более мелкие и менее интенсивно окрашенные, а Y хромосома C-негативна. Наиболее интенсивная C-окраска хромосом, имеющая локализацию, сходную с таковой в популяции из Подмосковья, отмечена для особей из Ивано-Франковской области, при этом в популяции из этого географического пункта обнаружен полиморфизм по наличию интеркалярных ГХР блоков в двух первых парах аутосом (Baskevich, 1996; Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2011). ЯОР обнаружены в теломерных районах коротких плеч пары № 4 субметацентрических аутосом (Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2012). Такая локализация ЯОР сходна с таковой у *S. strandi* (пара № 1) и отличается от локализации ЯОР у *S. pseudonapaea*.

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Используя в RAPD PCR анализе праймеры: OPA-11, OPA-14, OPB-18, OPE-10, OPE-20, OPF-20, OPF-29, OP-92, оказалось возможным отличить этот вид от морфологически сходного *S. strandi*, а также близко родственного вида *S. pseudonapaea* (Баскевич, Потапов, 2005). Введение в диагностику видов группы «*betulina*» нового молекулярно-генетического маркера (фрагмент 391 bp) ядерного гена *LCAT*, дополняющего результаты хромосомного типирования видов-двойников *S. strandi* и *S. betulina*, также позволило различать эти морфологически сходные виды с помощью данного молекулярного признака (Баскевич и др., 2010а). Различия по этому фрагменту между *S. betulina* из Московской обл. и *S. strandi* из Курской обл. определяются одной нуклеотидной заменой в 4-м экзоне на расстоянии 20 нуклеотидов от его начала: у *S. betulina* в этом положении находится А-нуклеотид, а у *S. strandi*, как и у большинства других представителей *Sicista*, — G-нуклеотид.

Получены предварительные данные по *cytb*, указывающие на обособленность валдайской популяции *S. betulina* от других выборок вида из Восточной Европы: уровень её генетической дивергенции превышает 8.0% (Баскевич и др., 2015а).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Область распространения *S. betulina* s. lato до обнаружения видов-двойников в группе «*betulina*» описана Корбетом (Corbet, 1978) и Пуцекком (Pucek, 1982): арктические и горные леса от Норвегии и Дании на восток до сев. Китая и юж. Сибири, на север до Белого моря, на юг до Австрии, Карпат, Кавказа, Алтая и Саян. Уточнённый по результатам хромосомной маркировки ареал вида таков: лесной пояс от Норвегии, Дании до восточного побережья оз. Байкал, на

север до Белого моря, на юг до Карпат, центральной части Европейской России, Ю. Урала, Центр. Алтая, Саян.

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и др. (1982; Sokolov et al., 1987) дали описание признаков *gl. penis* и спермиев, которые отличают этот вид от *S. napaea* и *S. pseudonapaea*. Черепные особенности, изученные фенетическими и краниометрическими методами по сравнению с таковыми у *S. strandi* и *S. pseudonapaea* представлены в работе Баскевич, Окуловой (2003).

4.1.2. *Sicista strandi*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Кавказ, Ставропольский край, Карачаево-Черкессия, Карачаевский р-н, Учкулан, 2100 м н. у. м. (Соколов и др., 1989).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом $2n = 44$. Аутосомный набор состоит из 4 пар двуплечих и серии убывающих по величине 17 пар акроцентрических элементов. Гетерохромосомы представлены акроцентрическими элементами (Соколов и др., 1982, 1989; Дзуев, 1988; Баскевич, 1989; Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Быстракова, 2000; Баскевич и др., 2005).

Особенности локализации гетерохроматина (ГХР) изучены у особей из Ставропольского края, Саратовской и Курской обл. (Baskevich, 1996; Баскевич. Опарин, 2000; Баскевич, 2011). Количество ГХР в наборе невелико. Относительно крупные и интенсивно окрашенные блоки ГХР маркируют интеркалярные районы двух первых пар субметацентрических аутосом. Слабо окрашенные мелкие блоки ГХР обнаруживаются в большинстве акроцентрических аутосом и в Y-хромосоме. Отмечены отличия в количестве и особенностях локализации ГХР в кариотипах *S. strandi* из северных (Курская, Саратовская обл.) и южных (Кавказ,

Предкавказье) частей ареала вида, определяющие внутривидовую изменчивость на хромосомном уровне (Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич и др., 2005а; Баскевич, 2011). ЯОР локализованы в теломерных районах коротких плеч субметацентрической пары № 1 (Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2012).

Использование в RAPD PCR анализе праймеров ОРА-11, ОРА-14, ОРВ-18, ОРЕ-10, ОРЕ-20, ОРФ-20, ОРФ-29, ОРФ-92 позволило дать дифференциальную диагностику этого вида от морфологически сходного *S. betulina*, а также от *S. pseudonapaea* (Баскевич, Потапов, 2005). Отличается от *S. betulina* также по нуклеотидной последовательности фрагмента (391 bp) ядерного гена *LCAT*. Как отмечено в характеристике предыдущего вида, различия определяются одной нуклеотидной заменой в 4-м экзоне на расстоянии 20 нуклеотидов от его начала: у *S. strandi*, как и у большинства других представителей *Sicista*, в этом положении находится G-нуклеотид, а у *S. betulina* — А-нуклеотид (Баскевич и др., 2010а).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ареал очерчен преимущественно по хромосомным и молекулярным данным: Северный Кавказ, Ставропольский край, Ростовская обл., левобережная Украина, к северу до Курска, Воронеж, Пензы (Соколов и др., 1989; Баскевич, Опарин, 2000; Быстракова, 2000; Загороднюк, Кондратенко, 2000; Загороднюк, 2007; Баскевич и др., 2012). Характеризуется мозаичным распространением. Населяет изолированные участки в зоне смешанных лесов, в лесостепи, в байрачных лесах и лесополосах на юге Русской равнины, встречается на отдельных участках лугостепи и в субальпийском поясе на северных склонах Большого Кавказа, где достигает 2200 м н. у. м. (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и др. (1989) отличают *S. strandi* от *S. betulina* прежде всего по структуре кариотипа. Баскевич (Baskevich, 1996) представила дополнительные диагностические хромосомные признаки и изучила видовые особенности спермиев, рассматривая эти два вида в рамках единой группы. Соколов, Ковальская (1990а) и Шенброт и др. (1995), основываясь на сходстве строения *gl. penis*, признают близкое родство этих двух видов с *S. pseudonapaea*. Эволюционное значение краниологических признаков проанализировано в: Баскевич, Окулова (2003). Видовой ранг *S. strandi* признан во всех последних таксономических сводках (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Громов, Ербаева, 1996; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005).

4.1.3. *Sicista pseudonapaea*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Вост. Казахстан, Алтай, северные склоны Нарымского хребта, Катон-Карагай.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом $2n = 44$. Аутосомы представлены парой субмета-, 2 парами мета-, парой субтело- и 17 парами акроцентриков. X-хромосома — акроцентрик среднего размера. Y-хромосома — самый мелкий акроцентрик набора. $NF = 52$. Кариотипы изучены у особей из двух пунктов на юго-западе Алтая: из окрестностей с. Катон-Карагай (Соколов и др., 1982) и из окрестностей оз. Маркаколь (Баскевич, Окулова, 2003).

Особенности С-окраски хромосом изучены только для выборки из последней местности. Общее количество ГХР невелико: слабо окрашенные С-блоки прицентромерной локализации отмечены во всех аутосомах и в X-хромосоме. ГХР интеркалярной локализации, маркирующий две акроцентрические пары хромосом у

S. strandi, в кариотипе *S. pseudonapaea* не выявлен (Баскевич, Окулова, 2003). Локализация ЯОР в кариотипе *S. pseudonapaea* видоспецифична: помимо обнаружения ЯОР в теломерных районах субметацентрической пары № 1, гомеологичной таковой пары № 4 в кариотипе *S. betulina* и № 1 в хромосомном наборе *S. strandi*, отмечена пара акроцентрических аутосом (№ 18) с центромерной локализацией ЯОР (Баскевич, Окулова, 2003).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Используя в RAPD PCR анализе праймеры: ОРА-11, ОРА-14, ОРВ-18, ОРЕ-10, ОРЕ-20, ОРФ-20, ОРФ-29, ОРФ-92, осуществлена дифференциальная диагностика этого вида (Баскевич, Потапов, 2005).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южная периферия Алтая в Казахстане, возможно обитание на сопредельных территориях Китая (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИИ. Соколов и др. (1982) дали описание хромосомных признаков и *gl. penis*, отличающих этот вид от *S. betulina* и *S. napaea*. Видовой ранг *S. pseudonapaea* признаётся во всех последних таксономических сводках (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Шенброт и др., 1995; Громов, Ербаева, 1996; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005). Шенброт и др. (1995) рассматривают *S. pseudonapaea* в составе группы «*betulina*»; этой точке зрения мы придерживаемся в настоящем обзоре. Павлинов и др. (1995), основываясь на специфике окраски меха (отсутствие хребтовой полосы), рассматривают *S. pseudonapaea* вне группы «*betulina*».

4.2. Группа видов «*subtilis*»

КОММЕНТАРИЙ. В составе группы (Соколов, Ковальская, 1990а) выделено два криптических вида, характеризующихся

сходным типом окраски меха и одинаковым типом строения *gl. penis* самцов: *S. subtilis* s. l. и *S. severtzovi*. Эта точка зрения признаётся практически во всех последних таксономических сводках (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Шенброт и др., 1995; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005) и принята в настоящем сообщении. Однако следует подчеркнуть, что в свете последних, хотя и противоречащих друг другу, хромосомных и молекулярных данных по этой группе (Kovalskaya et al., 2011; Русин и др., 2015), представления о её таксономическом разнообразии могут измениться.

4.2.1. *Sicista subtilis*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Курганская обл., бассейн р. Тобол близ Каминской курьи, по дороге из Звериноголовской в Курган (Огнёв, 1948)

СИНОНИМЫ. *interstriatus*, *interzonus*, *lineatus*, *loriger*, *nordmanni*, *pallida*, *sibirica*, *tripartitus*, *tristriatus*, *trizona*, *vaga*, *virgulosus* (Ellerman, Morrison-Scott, 1951).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. С кариологической точки зрения — один из наиболее хорошо изученных и кариологически полиморфных видов среди представителей *Sicista* (Соколов и др., 1986б; Ковальская, Федорович, 1997; Быстракова, 2000; Ковальская и др., 2000; Анискин и др., 2003а; Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010; Kovalskaya et al., 2011; см. табл. 3). Диплоидное число хромосом в кариотипе $2n = 22-26$, фундаментальное число варьирует от $NF = 40$ до $NF = 48$. В 26-хромосомном кариотипе у особей, принадлежащих подвидам *S. s. nordmanni* (кариотипированы особи из Херсонской и Донецкой областей (Соколов и др., 1986б), Крыма (Kovalskaya, Федорович, 1997)) и *S. s. trizona* (кариотипирована особь из окрестностей Воеводины в

бывшей Югославии (Ham et al., 1983) все аутосомы, за исключением одной пары, представлены двуплечими элементами. X-хромосома — акроцентрик среднего размера. Y-хромосома — самый мелкий в наборе акроцентрический элемент, $NF = 48$. 26-хромосомный кариотип самки с правого берега р. Медведица в Волгоградской обл. отличается от вышеупомянутого морфологией нескольких пар аутосом ($NF = 46$). Этот вариант 26-хромосомного кариотипа содержит 10 пар двуплечих (7 пар мета- и 3 пары субметацентриков) и 3 пары акроцентрических элементов. Таксономическое положение этой 26-хромосомной формы не вполне ясно (Ковальская и др., 2000). В кариотипе у особей к востоку от р. Волги (Соколов и др., 1986б; Ковальская, Федорович, 1997; Быстракова, 2000; Баскевич и др., 2010) и из Калмыкии (Ковальская, Федорович, 1997) $2n = 24$. Большинство хромосом 24-хромосомного набора представлено двуплечими элементами и может быть разделено на постоянные и переменные элементы. Постоянная часть набора включает 5 относительно крупных, 2 среднего размера мета-субметацентрических пар и одну пару мелких метацентриков. Гетерохромосомы акроцентрики, X средней величины, Y самый малый элемент набора. Переменная часть кариотипа включает три пары (№ 8–10) по мнению Соколова и др. (1986б) или (№ 6, 8, 10) по данным Ковальской и др. (Kovalskaya et al., 2011), которые могут быть представлены как акроцентриками, так и двуплечими элементами, что обуславливает изменчивость числа плеч хромосом ($NF = 40–46$). Некоторые из переменных пар аутосом (№ 8, 10) имеют вторичные перетяжки, маркируемые при AgNOR-окраске хромосом ЯОР (Баскевич и др., 2010; Баскевич, 2012). Наибольшее фундаментальное чис-

ло ($NF = 46$) у 24-хромосомных мышовок характерно для особей из Тувы и Калмыкии (Ковальская, Федорович, 1997). Все аутосомы в кариотипах особей из этих пунктов представлены двуплечими элементами.

Кариотипирование особей, относящихся к подвидам *S. s. sibirica* (Красноярский край, $NF = 44–45$), *S. s. subtilis* (Курганская обл., $NF = 41–44$), *S. s. vaga* (Волго-Уральские пески, $NF = 41–42$) и таковых из Саратовского Заволжья ($NF = 40–41$), подтвердило хромосомные различия между подвидами и выявило градиент, выражающийся в увеличении числа мелких акроцентрических аутосом (№№ 8–10) в направлении с востока на запад до русла Волги (Соколов и др., 1986б; Быстракова, 2000; Баскевич и др., 2010).

Хромосомная изменчивость у *S. subtilis* к западу от Волги чрезвычайно высока, её интерпретация пока носит предварительный характер. Первоначально были выявлены различные хромосомные формы, которым были присвоены буквенные обозначения. В ходе исследования песчаных участков в среднем течении левобережья Дона были обнаружены три хромосомные формы: **М**-форма ($2n = 25, 26; NF = 44, 46$) (правый берег р. Медведица), **В**-форма ($2n = 22, 23; NF = 41, 44$) (северная часть Арчединско-Донских песков), **Г**-форма ($2n = 24, NF = 46$) (южная часть Арчединско-Донских песков) (Анискин и др., 2003а). В Саратовском Правобережье (Воскресенский р-н) была обнаружена новая хромосомная форма мышовки *S. subtilis* s. lato с $2n = 23, NF = 42, 43$, наиболее близкая к **В**-форме. Правобережная саратовская популяция оказалась полиморфной по двум структурным хромосомным перестройкам (тандемная транслокация № 4–10 и перичентрическая инверсия № 6), и позднее в её составе

были обнаружены особи с $2n = 22$ ($NF = 41, 42$) и с $2n = 24$ ($NF = 45, 46$) (Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010; 2012). Сравнение G -окрашенных хромосом у этих форм с таковым *S. subtilis* из Заволжья ($2n = 24, NF = 40$) (**D**-форма) указывает на их значительные отличия, а между 24-хромосомными **I**- и **D**-формами прослеживается гомология только для четырёх пар аутосом (Анискин и др., 2003а). Кроме того, были обнаружены резкие различия в характере C - и $AgNOR$ -окраски хромосом между заволжскими (**D**-форма) и правобережными (близкая к **B**-форме) представителями группы из Саратовской обл. (Баскевич и др., 2010).

Молекулярные данные поддерживают кариологические результаты. Так, используя RAPD PCR маркеры 92, OPB-20, OPE-10, OPE-20, OPF-20, возможно осуществлять дифференциальную диагностику этого вида от морфологически сходного вида *S. severtzovi* (Баскевич и др., 2003). Эти виды слабо различаются с помощью гена *cytb*: уровень их генетической дивергенции составляет 3.75%, тогда как уровень отличий форм *nordmanni* и *trizona* от *S. subtilis* s. str. по данному признаку составляет 7.25% (Русин и др., 2015). Последнее обстоятельство послужило аргументом для необоснованного выделения этих форм в качестве самостоятельных видов *S. trizona* Frivaldszky, 1865 и *S. loriger* (старший синоним *nordmanni*) Nordmann, 1839 (Русин и др., 2015). Однако уровень их дивергенции по гену *cytb* значительно ниже уровней межвидовой дивергенции в роде *Sicista*, превышающего 10.5% и достигающего 16% (Баскевич и др., 2015б). По молекулярным данным румынских и венгерских зоологов, использовавших сиквенс-анализ ядерного *IRBP* и митохондриального *COI* генов, формы *trizona* и *nordmanni* (младший синоним *loriger*) рас-

сматриваются как внутривидовые формы *S. subtilis* (Cserkesz et al., 2015).

На сегодняшний день не вполне ясно, *S. subtilis* s. str. — политипический вид или же он представляет собой комплекс кариологически дискретных криптических видов. На возможность последнего предположения указывает недавнее исследование, выполненное с привлечением филогенетического анализа матрицы хромосомных данных, в ходе которого на юго-востоке Русской равнины было обнаружено пять кариоморф мышовок данной группы: *S. subtilis* s. str. ($2n = 24, NF = 40-46$), *S. severtzovi* ($2n = 26, NF = 48$), *Sicista* sp. n. 1 ($2n = 22-26, NF = 41-46$), *Sicista* sp. n. 2 ($2n = 16-22, NF = 28-31$), *S. nordmanni* ($2n = 26, NF = 48$), степень кариологической дифференциации которых может указывать на их видовую обособленность (Kovalskaya et al., 2011); этому противоречат молекулярные данные (Русин и др., 2015). По крайней мере, часть из выше упомянутых форм, для которых Ковальская и др. (Kovalskaya et al., 2011) предполагают видовой статус (*S. subtilis* s. str., *S. nordmanni*, *Sicista* sp. n. 1), в настоящем обзоре считаются внутривидовыми формами *S. subtilis*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Степь, отдельные участки лесостепи и полупустыни от вост. Австрии, Венгрии, Балкан через юж. Россию, сев. Казахстан и юго-зап. Сибирь к Алтаю, окрестностям оз. Балхаш, Байкал, сев. Сибирь (Ma et al., 1987; Шенброт и др., 1995; Ковальская и др., 2000).

КОММЕНТАРИЙ. Таксономический статус **M**-, **B**-, **I**- и **D**-форм требует уточнения. Необходимо также привести в соответствие новейшие хромосомные (Kovalskaya et al., 2011) и молекулярные (Русин и др., 2015) данные по генетическому разнообразию мышовок группы «*subtilis*» и их таксономическим интер-

претациям. Необходима таксономическая ревизия политипического вида *S. subtilis* s. str. и группы «*subtilis*» в целом.

4.2.2. *Sicista severtzovi*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Воронежская обл., Бобровский р-н, Каменная степь.

СИНОНИМЫ. *cimlanica* (Ковальская и др., 2000).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Для *S. severtzovi* характерны диплоидное число хромосомом $2n = 16-22$ и фундаментальное число плеч $NF = 28-35$. Хромосомная изменчивость выявлена на межпопуляционном и внутривидовом уровнях. Установлено, что внутривидовая хромосомная изменчивость связана с тандемной (ТТ) и робертсоновской (РТ) транслокациями. В частности, внутривидовый хромосомный полиморфизм на участке «Стрелецкая степь» Центрально-Чернозёмного заповедника (ЦЧЗ) в Курской обл., обусловленный одной тандемной транслокацией, привёл к появлению в популяции трёх вариантов кариотипа: с $2n = 18$ ($NF = 28$), с $2n = 19$ ($NF = 29$) и с $2n = 20$ ($NF = 30$) (Соколов и др., 1986б). В кариотипе особей с низким диплоидным числом хромосом ($2n = 18$, $NF = 28$) аутосомный набор включает 3 пары мета-, 2 пары субмета- и 3 пары акроцентриков. Крупнейшая в наборе пара метацентриков и 2 пары субметацентриков составляют группу особенно крупных аутосом. Остальные аутосомы имеют небольшие размеры. X-хромосома — акроцентрик среднего размера, Y-хромосома — самый малый в наборе акроцентрический элемент. 19-хромосомный кариотип отличается от 18-хромосомного присутствием непарных крупного и среднеразмерного субмета- и мелкого акроцентриков вместо 3-й пары крупных субметацен-

трических аутосом у 18-хромосомной формы. 20-хромосомный кариотип в сравнении с 18-хромосомным содержит среднеразмерную субметацентрическую и дополнительную акроцентрическую пары вместо 3-й пары крупных субметацентриков, характерной для кариотипа 18-хромосомной формы. Самая крупная акроцентрическая пара характеризуется наличием вторичных перетяжек, маркируемых при *AgNOR*-окраске хромосом ЯОР (Baskevich, 1996; Баскевич, 2012). Полиморфизм по данной хромосомной перестройке был обнаружен также на участке ЦЧЗ «Баркаловка», где были отмечены только особи с $2n = 19$ ($NF = 29$) и с $2n = 20$ ($NF = 30$), а гомозиготы по тандемной транслокации не найдены (Баскевич и др., 2011). 18-хромосомные кариотипы были обнаружены в окр. Богучара Воронежской обл. (Ковальская и др., 2000), на территории Луганской обл. в Украине, где также были отмечены особи с $2n = 17$ (Загороднюк, Кондратенко, 2000). Меж- и внутривидовая хромосомная изменчивость, обусловленная одной тандемной и двумя робертсоновскими транслокациями, была зарегистрирована у особей из Белгородской обл. (Анискин и др., 2003б). Так, кариотипы с $2n = 20$ ($NF = 28$) и $2n = 21$ ($NF = 29$) были найдены в Ямской степи, тогда как в бассейне р. Айдар были отмечены особи с $2n = 16$ ($NF = 28$) и с $2n = 18$ ($NF = 28$) (Опарин и др., 2001; Анискин и др., 2003б). В Мантуровском р-не (Букреевы Бармы) Курской обл. были обнаружены новые варианты кариотипа темной мышовки с $2n = 19$ ($NF = 28$) и с $2n = 20$ ($NF = 29$) и впервые выявлен внутривидовый полиморфизм по двум структурным хромосомным перестройкам: тандемной (ТТ) и робертсоновской (РТ) транслокациям (Баскевич и др., 2011).

Хромосомные наборы с $2n = 16-21$ ($NF = 28-30$) характерны для номинативного подвида *S. s. severtzovi*. В среднем течении р. Дон в Цимлянских песках (Ростовская обл.) был выявлен вариант кариотипа с $2n = 22$ ($NF = 35-36$), характеризующийся наличием в аутосомном наборе 7 пар двуплечих, среди которых выделяется крупным размером 1-я пара субметацентриков, и 3 пар акроцентрических элементов. Гетерохромосомы такие, как у особей вида из других локалитетов. Отмечена внутривидовая изменчивость в морфологии 2-й (субметацентрик-акроцентрик) пары аутосом (Ковальская и др., 2000). Хромосомная форма мышовки из Цимлянских песков рассматривается в качестве особого подвида *S. s. cimlanica* Kovalskaya et al., 2000 (Ковальская и др., 2000).

Применение молекулярно-генетических подходов, основанных на анализе RAPD PCR (использованы праймеры 92, OPB-20, OPE-10, OPE-20, OPF-20), также позволяет различать виды-двойники *S. severtzovi* и *S. subtilis* (Баскевич и др., 2003). Русин и др. (2015), сопоставившие нуклеотидные последовательности гена IRBP и гена *cytb* у различных представителей мышовок группы «*subtilis*», показали, что уровень генетической дивергенции форм *cimlanica* и *subtilis* s. str. по гену *cytb* составляет 3.75% и соответствует подвидовому.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Лесостепная часть юга Русской равнины между Волгой и Днепром. Шенброт и др. (1995) сомневаются в принадлежности к этому виду находок из правобережья Днепра и левобережья Волги.

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и др. (1986б) провели таксономическую ревизию, в ходе которой выделили этот вид из *S. subtilis*, основываясь в первую очередь на особенностях его кариотипа. Эта точ-

ка зрения признаётся в большинстве последующих таксономических сводок (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005), за исключением определителя по грызунам и зайцеобразным фауны России (Громов, Ербаева, 1995). Русин и др. (1915), основываясь на молекулярных данных (были использованы образцы *S. s. cimlanica*), понижают ранг *S. severtzovi* до подвидового. Ковальская и др. (Kovalskaya et al., 2011) в своей последней публикации, в которой использован метод сравнительной кариологии (G-окраска хромосом) и филогенетический анализ матрицы хромосомных данных, поддерживают видовой ранг *S. severtzovi*. Вместе с тем, они относят к этому виду единственную находку ($2n = 26$; $NF = 48$) из окрестностей с. Красное Новохопёрского р-на Воронежской области, тогда как все выше описанные находки в пределах ареала вида и вблизи его terra typica (см. табл. 3) они относят к *Sicista* sp. n. 2, предполагая для этой формы видовой статус и предлагая в значительной степени усложнить систему группы, чему противоречат молекулярные результаты (Русин и др., 2015).

4.3. Группа видов «caucasica»

КОММЕНТАРИЙ. Включает шесть географически изолированных хромосомных форм, которые группируют в четыре вида (Соколов и др., 1981, 1986а; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Баскевич, Малыгин, 2009). Характеризуются сходной окраской меха и сходным строением gl. penis самцов, что послужило основанием для выделения этих эндемиков Кавказа в качестве группы видов (Соколов, Ковальская, 1990а). Выявлен высокий уровень видовой дифференциации в группе «caucasica» по гену *cytb* (Баскевич и др., 2015б). Показано, что уровень различий по генети-

ческим дистанциям между *S. caucasica* и *S. kluchorica* превышает 10%, между *S. caucasica* и *S. kazbegica* превышает 16%.

4.3.1. *Sicista caucasica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Краснодарский край («Кубанский округ»), Майкопский р-н, 2100–2700 м н. у. м..

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом $2n = 32$, фундаментальное число хромосом варьирует от $NF = 48$ до $NF = 46$. В первом варианте кариотипа ($NF = 48$), известном с северных склонов западной части Большого Кавказа, аутосомы включают 4 пары метацентриков (М), 4 пары субметацентриков (СМ) и 7 пар акроцентриков (А). X- и Y-хромосомы — акроцентрики. Такой кариотип обнаружен у особей из окрестностей с. Верхний Архыз в Карачаево-Черкессии (Соколов и др., 1981) и из долины р. Уруштен Краснодарского края (Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич, 2002а; Баскевич и др., 2004). Второй вариант кариотипа *S. caucasica* ($NF = 46$), известный из одного пункта (верховья р. Мзымта) на южных склонах западной части Большого Кавказа, очень близок к первому и отличается от него одной перичентрической инверсией, обусловившей уменьшение числа субметацентриков и, соответственно увеличение на одну пару числа акроцентриков (Баскевич, Малыгин, 2009).

Для кариотипа этого вида характерно наличие небольшого количества ГХР (его локализация ограничена главным образом Y-хромосомой) (Баскевич, 2011). ЯОР маркируют теломерные районы коротких плеч самой крупной пары СМ и прицентромерные районы самой крупной пары А аутосом (Баскевич, 2012).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Использование

в RAPD PCR анализе праймеров ОРА-09, ОРА-19, ОРВ-20, ОРД-12, ОРЕ-01, ОРЕ-06, ОРЕ-09, ОРЕ-20, ОРО-01, ОРО-02, ОРВ-05, ОРВ-15, ОРАА-17, ОРА-04 позволяет отличать этот вид от других видов-двойников группы «caucasica» (Баскевич и др., 2004). Результаты анализа нуклеотидных последовательностей гена *cytb* согласуются с данными анализа RAPD PCR (Баскевич и др., 2015б).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ареал очерчен преимущественно по хромосомным и молекулярным данным. Сев.-зап. часть Большого Кавказа. На северных склонах от Майкопского р-на Краснодарского края до левого берега р. Большой Зеленчук, Карачаево-Черкессия, на южных — в Адлерском р-не Краснодарского края (верховья р. Мзымта) и в близ расположенном пункте (Анчо) в Абхазии (Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич и др., 2004; Баскевич, Малыгин, 2009). Населяет мезофильные участки на высотах от 1550 до 2700 м н. у. м. (Соколов и др., 1987; Баскевич, 1995; Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИИ. Дано описание признаков *gl. penis*, отличающих этот вид от *S. kluchorica* (Соколов и др., 1981), *S. armenica* (Соколов, Баскевич, 1988), *S. kazbegica* (Соколов и др., 1986а; Соколов, Баскевич, 1992). Диагностические особенности спермиев изучены Соколовым и др. (1981). На основании использования кариологически датированного материала разработаны дискриминантные ключи по промерам черепа, позволяющие отличать *S. caucasica* от *S. kluchorica* (Окулова, Баскевич, 2003; Баскевич и др., 2004).

4.3.2. *Sicista kluchorica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ: Россия, Карачаево-Черкессия, верховья р. Северный Клухор, вблизи Клухорского пер., 2100 м н. у. м.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом $2n = 24$, фундаментальное число $NF = 44$. Аутосомы представлены 8 парами мета-, 2 парами субмета- и 1 парой акроцентрических элементов. X- и Y-хромосомы — акроцентрики (Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич, 1990; Баскевич, 2002б; Баскевич и др., 2004; 2015б). Особенности локализации ГХР и его незначительное количество подобны таковым у *S. caucasica* (Баскевич и др., 2004). ЯОР локализованы в теломерных районах самой крупной СМ пары и в перичентромерной области акроцентрической пары аутосом (Баскевич, 1987; Баскевич и др., 2004; Баскевич, 2012).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Использование в RAPD PCR анализе праймеров ОРА-09, ОРА-19, ОРВ-20, ОРД-12, ОРЕ-01, ОРЕ-06, ОРЕ-09, ОРЕ-20, ОРО-01, ОРО-02, ОРВ-05, ОРВ-15, ОРАА-17, ОРА-04 позволяет отличать этот вид от других видов группы «caucasica» (Баскевич и др., 2004). В частности, RAPD PCR маркеры были использованы для уточнения видовой принадлежности находки *Sicista* из долины р. Черек Безенгийский в Кабардино-Балкарии, хранящейся в Зоомузее МГУ: эта находка отнесена к *S. kluchorica*. Результаты анализа нуклеотидных последовательностей гена *cytb* согласуются с данными RAPD PCR (Баскевич и др., 2015б).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид известен на Сев. Кавказе от правобережья р. Кизгич (правый приток р. Большой Зеленчук) в Карачаево-Черкессии до Приэльбрусья в Кабардино-Балкарии (ареал уточнён на основе хромосомной и молекулярной маркировки находок из 10 пунктов) (Соколов и др., 1987; Баскевич и др., 2004; 2015б). Обитает на высотах от 1550 до 2800 м н. у. м. Оптимум ареала — субальпийский пояс, известны находки в верхней части

лесного и в нижней части альпийского поясов (Соколов и др., 1987). Не исключено, что находки форм группы «caucasica» с южных склонов Большого Кавказа в Сванетии также относятся к этому виду (Баскевич, 2002б).

КОММЕНТАРИЙ. Дано описание признаков *gl. penis*, которые отличают этот вид от *S. caucasica* (Соколов и др., 1981), от *S. armenica* (Соколов и Баскевич, 1988) и *S. kazbegica* (Соколов и др., 1986а). Диагностические особенности спермиев изучены Соколовым и др. (1981), Баскевич (Baskevich, 1996). На основании использования кариологически датированного материала разработаны дискриминантные ключи по промерам черепа, позволяющие отличать *S. kluchorica* от *S. caucasica*, что открывает перспективы для более широкого использования музейных коллекций в изучении вида (Окулова, Баскевич, 2003; Баскевич и др., 2004).

4.3.3. *Sicista kazbegica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Южная Осетия, Казбегский р-н, в 14 км к сев.-зап. от с. Коби, ущ. Суатиси, верховье р. Терек, субальпийский пояс, 2200 м н. у. м.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ: Выявлены две хромосомные формы: с $2n = 42$, $NF = 52$ (Соколов и др., 1986а) и с $2n = 40$, $NF = 50$ (Соколов, Баскевич, 1992; Баскевич, 2002в; Баскевич и др., 2004, 2015б). В 42-хромосомном кариотипе (*terra typica* вида) аутосомы представлены пятью парами двуплечих и 15 парами акроцентрических хромосом. X-хромосома — акроцентрик среднего размера, в то время как Y-хромосома — самый мелкий акроцентрический элемент набора. ГХР сконцентрирован в прицентромерных областях всех аутосом и X-хромосомы, а также в полностью гетерохроматичной Y-хромосоме (Баскевич и др., 2004). ЯОР

маркируют теломерные районы двух первых пар субметацентрических аутосом (Баскевич и др., 2004; Баскевич, 2012). 40-хромосомный кариотип *S. kazbegica*, известный из двух пунктов Северной Осетии (верховья рек Цейдон и Сказдон в Цейском ущ.), включает 5 пар двуплечих, 14 пар акроцентрических аутосом и сходные по форме и размерам с 42-хромосомной формой вида гетерохромосомы. Для кариотипа 40-хромосомной формы характерно сходство в количестве и особенностях локализации ГХР и ЯОР в кариотипе с таковым у 42-хромосомной формы (Баскевич, 2011, 2012), хромосомные отличия этих форм определяются одной хромосомной перестройкой: тандемной транслокацией (ТТ № 5, № 20) (Соколов, Баскевич, 1992).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Использование в RAPD PCR анализе праймеров OPA-09, OPA-19, OPB-20, OPD-12, OPE-01, OPE-06, OPE-09, OPE-20, OPO-01, OPO-02, OPW-05, OPW-15, OPAА-17, OPA-04 позволяет отличать этот вид от других видов группы «caucasica» (Баскевич и др., 2004). Результаты анализа нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *cytb* мышовок согласуются с данными RAPD PCR. Использование образца *S. kazbegica* (FM200058) в сиквенс-анализе ядерного гена *IRBP* указывает на более позднее ответвление *S. kazbegica* от общего ствола по сравнению с восточно-азиатскими одноцветными представителями рода *Sicista* (*S. concolor*, *S. tianshanica*) (Zhang et al., 2013; Cserkkesz et al., 2015).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Форма с $2n = 42$ достоверно известна из terra typica вида (Южная Осетия, Казбегский р-н, ущ. Суатиси). По-видимому, к этой форме принадлежат находки из ряда пунктов в верховьях бассейна р. Терек (Крестовый

пер., окр. с. Тепи, Коби, Гвилети, Кетреси, Гуршеви) на южных склонах Центрального Кавказа в Южной Осетии и Грузии (Соколов и др., 1987; Баскевич, 2002в). Высотные пределы распространения — от 2000 до 2400 м н. у. м. Форма с $2n = 40$ обитает на северных склонах Большого Кавказа в высокогорьях Северной Осетии и, возможно, в некоторых районах Чечни и Ингушетии (Шенброт и др., 1995). Достоверно зарегистрирована в верховьях рек Цейдон (Соколов, Баскевич, 1992) и Сказдон (Баскевич, Хляп, 2011) Цейского ущ. на территории Северной Осетии. Предполагаемые находки формы в Северной Осетии рассмотрены Баскевич (2002в). Высотные пределы распространения 40-хромосомной формы — от 1800 до 1850 м н. у. м. (Соколов, Баскевич, 1992; Баскевич, 1995; Баскевич и др., 2004).

КОММЕНТАРИЙ. Дана оценка особенностям сперматозоидов в дифференциальной диагностике *S. kazbegica*, отчасти дополняющим генетические данные по группе «caucasica» (Соколов и др., 1986а; Соколов, Баскевич, 1992; Baskevich, 1996).

4.3.4. *Sicista armenica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Сев.-зап. Армения, Малый Кавказ, Памбакский хр., Разданский р-н, близ с. Анкавкан, верховья р. Мармарик, субальпийский пояс, 2200 м н. у. м.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом $2n = 36$ ($NF = 52$). Аутосомный набор включает 4 пары мета- (1 крупная, 2 средней величины и 1 мелкая), 2 пары субмета- (крупная и мелкая), 2 пары субтело- и 9 пар постепенно уменьшающихся по величине акроцентрических элементов. X-хромосома — средней величины акроцентрический элемент, Двуплечая Y-хромосома — наименьший элемент набора.

При С-окрашивании гетерохроматин прицентромерной локализации выявляется во всех акроцентрических аутосомах и в X-хромосоме, Y-хромосома полностью гетерохроматична. ЯОР маркируют две пары аутосом: крупнейшую в наборе пару субметацентриков (ЯОР локализованы в теломерных р-нах коротких плеч) и одну из акроцентрических пар (ЯОР локализованы в прицентромерных районах) (Соколов, Баскевич, 1988; Баскевич, 2002г). По особенностям локализации гетерохроматина и ЯОР в кариотипе *S. armenica* занимает особое положение в группе «caucasica».

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид известен только из типового местонахождения. Предполагается обитание в субальпийском поясе ряда хребтов Малого Кавказа (Памбакском, Севанском, Триалетском) (Баскевич, 1998, 2002г).

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и Баскевич (1988) изучили специфику кариотипа *S. armenica*, дали характеристику спермиям как диагностическим признакам.

4.4. Виды вне групп

4.4.1. *Sicista tianshanica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Китай, Синьцзян, южные склоны Тянь-Шаня между Капчагаем (Хапзагай-Гол) и р. Цанмы (Занма).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом в кариотипе варьирует от $2n = 32$ до $2n = 34$ (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б). У этого вида выявлена географическая изменчивость кариотипа (Соколов и др., 1982; Соколов, Ковальская, 1990б). Так, 32-хромосомный кариотип особей из Терской Алатау, а также из Кунгей Алатау, центр. и сев. Тянь-Шаня и хр. Кетмень (форма «terskei») может быть разделен

на три группы. Первая группа включает 5 пар метацентрических аутосом, 2 из которых крупные, 2 среднего размера и одна мелкая пара, $NF = 58$. Вторая группа включает 6 пар субметацентриков, среди которых одна крупная, 4 среднего размера и 1 мелкая пара. Третья группа состоит из среднего размера 2 пар субтелоцентриков и 2 пар акроцентриков. X-хромосома — среднего размера акроцентрик с едва заметным коротким плечом, Y-хромосома — мелкий акроцентрический элемент, $NF = 58$. Кариотип с 32 хромосомами у экземпляров из Джунгарского Алатау, Тарбагатай и Саура (форма «talgar») отличается от формы «terskei» увеличением числа метацентрических аутосом (6 пар) и, соответственно, уменьшением числа хромосом в третьей группе, которая у этой формы включает только 3 пары субтело-acroцентрических аутосом. В хромосомном наборе особей из двух изолированных популяций в Джунгарском Алатау и Сауре (форма «djungar») 34 хромосомы, в группе субтело-acroцентрических аутосом присутствует 6 пар (вместо 4 у формы «terskei» и 3 у формы «talgar»), $NF = 56$. Эта хромосомная форма также отличается числом субметацентрических пар аутосом во второй группе набора (их только пять) и сравнительными размерами отдельных пар аутосом. Например, в группе метацентрических аутосом присутствует только одна крупная пара (Соколов, Ковальская, 1990б). AgNOR окрашивание выполнено только для формы «terskei»: ЯОР в кариотипе этой формы найдены в теломерных частях коротких плеч двух субметацентрических пар (Баскевич, 1987).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. На территории Казахстана, Киргизии (Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Тарбогатай, Саур) (Слудский и др., 1977; Шенброт и др., 1995), в Китае (Тянь-Шань, вост. Тарбагатай, горы

Синьцзяна) (Ma et al., 1987). Известен от предгорий до альпийского пояса (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Огнёв (1948) впервые дал описание *gl. penis* и показал диагностическое значение этого признака. Соколов и др. (1982; Sokolov et al., 1987) сопоставили характеристики *gl. penis* у *S. tianshanica* и *S. caudata*, Баскевич (1988) сравнила особенности сперматозоидов у этих видов. Эллермен и Моррисон–Скотт (Ellerman, Morrison-Scott, 1951) рассматривают *S. tianshanica* как подвид *S. concolor*. Видовой ранг *S. tianshanica* признаётся в большинстве таксономических сводок (Виноградов, 1937; Огнёв, 1948; Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Шенброт и др. 1995; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005). Сиквенс-анализ ядерного гена *IRBP* в пределах всего надсемейства *Dipodoidea* указывает на обособленность *S. tianshanica* и *S. concolor* по данному признаку (Zhang et al., 2013).

4.4.2. *S. caudata*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, «в 17 милях к сев.-зап. от Корсакова».

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Кариотип содержит 50 хромосом. Все аутосомы и гетерохромосомы представлены акроцентрическими элементами. Аутосомный набор включает 8 пар крупных, 8 пар среднего размера и 8 пар мелких акроцентриков. X-хромосома — один из крупных, а Y-хромосома — самый мелкий элемент набора. $NF = 50$. Этот кариотип был обнаружен у особей с о. Сахалин (Соколов и др., 1982) и из южного Сихотэ-Алиня (Соколов, Ковальская, 1990б).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Горные тёмнохвойные леса Сахалина, Приморья, сев.-вост. Китая, под вопросом Кореи (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Наибольшее для представителей *Sicista* число хромосом может указывать на более древнее по сравнению с другими видами происхождение *S. caudata*. Кроме хромосомных характеристик дано описание *gl. penis* (Виноградов, 1937; Огнёв, 1948; Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987) и диагностических особенностей сперматозоидов (Баскевич, 1988), отличающих этот вид от *S. tianshanica* (Соколов и др., 1982). Видовой статус подтверждается хромосомными данными (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990а). Изучение взаимосвязи между *S. caudata* и *S. concolor* требует дополнительных исследований, включая использование хромосомного подхода.

4.4.3. *Sicista concolor*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Китай, Ганьсу, сев. склоны гор Синина, Гуидуша (Guiduisha).

Синонимы. *flavus*, *leathemi*, *weigoldi* (Ellerman, Morrison-Scott, 1951).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Кариотип не изучен. Сиквенсы ядерного гена *IRBP* (образец JF835089) использованы в сравнительных филогенетических реконструкциях на уровне рода *Sicista* (Cserkesz et al., 2015) и надсемейства *Dipodoidea* (Zhang et al., 2013). Показано, что во всех филогенетических построениях *S. concolor* занимает базальное положение.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Синьцзян, Цинхай, Ганьсу, Шаньси и зап. Сычуань, Кашмир, сев. Пакистан (Ma et al., 1987; Wang, 1990; Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Вопрос о возможной близости *S. concolor* к *S. caucasica* и *S. caudata* (Бобринский и др., 1965; Corbet, 1978; Walker, 1983) или к *S. tianshanica*

(Ellerman, Morrison-Scott, 1951) требует дополнительных комплексных исследований, включая изучение особенностей кариотипа. Сравнительные молекулярно-генетические (IRBP) данные, охватывающие всего 6 видов *Sicista*, поддерживают обособленность *S. concolor* от *S. tianshanica* (Cserkesz et al., 2015). Конспецифичность всех форм, относящихся к *S. concolor*, вызывает вопросы (Павлинов и др., 1995); Шенброт и др. (1995) придают видовой ранг всем номинальным формам, традиционно включаемым в этот вид.

4.4.4. *Sicista napaeva*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Алтайский край, Горный Алтай, Семинский пер. (Тапучай).

Синонимы. *tschingisauca* (Бибииков, Стогов, 1963).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом $2n = 42$, $NF = 52$. Хромосомный набор содержит 5 пар двуплечих элементов (пара крупных субметацентриков, 3 пары среднеразмерных и мелких метацентриков и пара субтелоцентриков) и 15 пар акроцентрических аутосом. X-хромосома — акроцентрик средней величины, Y-хромосома — самый мелкий в наборе акроцентрический элемент. Описаны кариотипы особей из нескольких пунктов Чарышского и Шабалинского р-нов Алтайского края, принадлежащие к номинативному подвиду. Хромосомная изменчивость не выявлена (Vorontsov, Malygina, 1973; Шубин, Сучкова, 1975; Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987). Кариотип *S. n. tschingisauca*, описанного Бибииковым и Стоговым (1963), не изучен. Дифференциальная окраска хромосом (*G*-banding) дана в сводке (O'Brien et al., 2006).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Открытые станции от лесостепных участков у подножия до

альпийского пояса Алтая в России (Алтайский край), вост. части Казахстана и, возможно, Монголии на высотах от 400 до 2200 м н. у. м. (Слудский и др., 1977; Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и др. (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987) представили описание признаков *gl. penis*, по которым отличают алтайскую мышовку от *S. pseudonapaeva* и *S. betulina*. По этим признакам вид наиболее сильно обособлен в роде (Шенброт и др., 1995). Однако некоторые авторы (Павлинов и др., 1995) предполагают его возможную тесную связь с *S. tianshanica* и *S. pseudonapaeva*.

5. Заключение

На основании проведенного цитогенетического анализа рода *Sicista* показано, что использование хромосомных подходов послужило пусковым механизмом для таксономических ревизий некоторых политипических видов и таксономически сложных форм, что в итоге привело к увеличению объема рода за счёт обнаружения кариологически дискретных видов-двойников. Позднее хромосомная диагностика видов была дополнена молекулярной.

Продемонстрирован вклад хромосомных и молекулярных маркеров в видовую диагностику и в уточнение внутривидовой структуры *Sicista*.

Подчёркнута доминирующая роль молекулярных подходов (секвенирование генов ядерной и митохондриальной ДНК) в рассмотрении проблем эволюции рода.

Благодарности

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 16-04-00032-а).

Литература

- Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю. М. и др., 2003а. Кариологическая дифференциация мышовок группы «*subtilis*» (Rodentia, *Sicista*) на юго-востоке Русской равнины. — Аверьянов А.О., Абрамсон Н.И. (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Материалы международного совещания. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. С. 27–29.
- Анискин В.М., Горелов Ю.К., Ковальская Ю.М. и др. 2003б. Изменчивость кариотипа темной мышовки *Sicista severtzovi severtzovi* (Rodentia): к проблеме сохранения генофонда малых популяций. — Орлов В.Н. (ред.). Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. Москва: Изд-во РАН. С. 19–20.
- Банникова А.А. 2004. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих. — Журнал общей биологии, 65 (4): 278–305.
- Баскевич М.И. 1987. Районы ядрышкового организатора в кариотипах восьми форм *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea). — Молекулярные механизмы генетических процессов. Международный симпозиум (Москва, 1987 г.). Москва: Изд-во РАН. С. 61–62.
- Баскевич М.И. 1988. Особенности строения сперматозоидов у мышовок и трех видов тушканчиков (Rodentia, Dipodoidea). — Соколов В.Е. (ред.). Тушканчики фауны СССР. Тез. Всесоюзного совещания (Нукус, 1988), Вып. 2. Ташкент: Изд-во «Фан» УзССР. С. 13–16.
- Баскевич М.И. 1989. Систематика и инвентаризация фауны мышовок. — Соколов В.Е., Сыроечковский Е.Е., Баянов М.Г. и др. (ред.). Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. (Уфа, 1989), Вып. 1. Уфа: Башкирское книжное изд-во. С. 67–69.
- Баскевич М.И. 1996. Кариологическая дифференциация и распространение одноцветных мышовок Кавказа. — Соколов В.Е. (ред.). Труды Международного совещания «Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье» (февраль 1995, Москва). Москва: Наука. С. 31–38.
- Баскевич М.И. 2002а. *Sicista caucasica*, кавказская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2002б. *Sicista kluchorica*, клухорская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2002в. *Sicista kazbegica*, казбегская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2002г. *Sicista armenica*, армянская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2011. Изменчивость структурного гетерохроматина в эволюции и адаптивной стратегии видов-двойников *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) фауны Восточной Европы. — Кунах В.А. (ред.). Материалы Международной конференции «Факторы экспериментальной эволюции организмов» (Алушта, 26–30 сент. 2011 г.). Сборник научных трудов. Т. 10. Киев: Изд-во «Логос». С. 10–14.
- Баскевич М.И. 2012. Изменчивость ядрышкообразующих районов хромосом в эволюции близких видов *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea). — Кунах В.А. (ред.). Достижения и проблемы генетики, селекции и биотехнологии. Сборник научных трудов IX съезда УОГИС. Т. 4. Киев: Изд-во «Логос». С. 22–27.
- Баскевич М.И., Малыгин В.М. 2009. Хромосомные подходы в изучении закономерностей формирования генетического и таксономического разнообразия грызунов Кавказа на примере мышовок, *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) фауны Кавказского региона. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Горные экосистемы и их компоненты. Материалы III Международной Конференции, 24–29 авг. 2009 г., Нальчик, Ч. 2. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 204–210.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М. 2003. Сравнительная кариология и краниология мышовок (*Sicista*, Dipodoidea, Rodentia) группы «*betulina*». — Зоологический журнал, 82 (8): 996–1009.

- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Власов А.А. и др. 2005а. Хромосомная и краниометрическая изменчивость у мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) на Кавказе и Русской равнине. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Млекопитающие горных территорий. Материалы Международной конференции, 4–9 сент. 2005 г., Нальчик. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 18–23.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г. и др. 2004. Диагностика, распространение и эволюция одноцветных мышовок Кавказа (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*). — Зоологический журнал, 83 (2): 220–233.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г. и др. 2005. К вопросу о диагностике и распространении видов-двойников мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) на территории Русской равнины и Кавказа. — Труды Зоологического института РАН, 360: 22–40.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л. 2000. О новой находке мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea), уточняющей северо-восточную границу распространения вида. — Зоологический журнал, 79 (7): 1133–1136.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л. 2009. Хромосомные подходы в изучении таксономического и генетического разнообразия грызунов Нижнего Поволжья. Итоги и перспективы применения. — Поволжский экологический журнал, 1: 3–15.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Черепанова Е.В. и др. 2010. Хромосомная дифференциация степной мышовки, *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) в Саратовском Поволжье. — Зоологический журнал, 89 (6): 749–757.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г. 2005. Генетические подходы к изучению систематики, филогении и эволюции мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) фауны России и сопредельных территорий. — Воробьева Э.И., Стриганова Б.Р. (ред.). Эволюционные факторы формирования животного мира. Труды Всероссийского совещания «Современные проблемы эволюции и филогении животных», 3–5 дек. 2001 г., Москва. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 238–247.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Илларионова Н.А. 2003. Цитогенетическая и молекулярно-генетическая дифференциация в группе степных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*). — Аверьянов А.О., Абрамсон Н.И. (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Материалы международного совещания. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. С. 44–46.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М. и др., 2015а. Структура вида у мышовок группы «*betulina*» (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) фауны Восточной Европы в свете хромосомных, молекулярных и краниометрических данных. — Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции, 21–23 окт. 2015 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 15.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А. 2015б. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования. — Журнал Общей Биологии, 75 (4): 333–349.
- Баскевич М.И., С.Г. Потапов, М. Л. Опарин и др. 2012. Генетическое и таксономическое разнообразие мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) в антропогенно трансформированных ландшафтах Восточной Европы в свете кариологических и молекулярно-генетических данных. — Багров Н.В. (ред.). Биоразнообразие и устойчивое развитие. Материалы международной конференции, 12–16 сент. 2012 г., Алушта. Симферополь: Изд-во «Крымский научный центр НАН Украины». С. 147–150.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Хляп Л.А. и др. 2011а. Генетическое и таксономическое разнообразие одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) Кавказа в свете кариологических и молекулярно-генетических данных. Исторические реконструкции и современное состояние популяций. — Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны

- ны Кавказа. Материалы международной конференции, 26–30 сент. 2011 г., Ереван. Ереван: Асогик. С. 72–77
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Власов А.А. 2011. Новые данные по хромосомной изменчивости темной мышовки (*Sicista severtzovi*, Rodentia, Dipodoidea) из Центрального Черноземья. — Зоологический журнал, 90 (1): 59–66
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Потапов С.Г. и др. 2010а. О видах-двойниках мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) в Курской области: диагностика, изменчивость, особенности биологии. — Власов А.А. (ред.). Исследования по Красной книге Курской области. Курск: Изд-во Центрально-Черноземного заповедника. 2: 3–7.
- Баскевич М.И., Хляп Л.А. 2011. Хромосомные исследования в изучении видового разнообразия и особенностей биологии одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) Кавказа. — Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания, 1–4 февр. 2011 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 44
- Бибиков Д.И., Стогов И.И. 1963. Материалы по млекопитающим Чингиз-Тау. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол., 68 (4):14–23.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.И. 1965. Род мышовки, Genus *Sicista* — Кузякин А.П. (ред.). Определитель млекопитающих СССР. 2 изд. Москва: Провещение. С. 287–289.
- Быстракова Н.В. 2000. Таксономическое и генетическое разнообразие мелких млекопитающих Среднего Поволжья. — Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва: ИПЭЭ РАН. 24 с.
- Виноградов Б.С. 1937. Тушканчики. — Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3 (4). Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 298 с.
- Громов И.М., Баранова Г.И. (ред.). 1981. Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен–современность. Л.: Наука. 455 с
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А. и др. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1 (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, 83). Москва–Ленинград: Зоологический институт АН СССР. 639 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН, 167). Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. 521 с.
- Дзуев Р.И. 1988. Кариологические исследования мышовок (*Sicista*) Центрального Кавказа. — Раменский С.Е. (ред.). Грызуны. VII Всесоюзное совещание, 27 сент. – 1 окт. 1988 г., Нальчик. Т. 1. Свердловск: УрО АН СССР. С. 70–71
- Загороднюк И.В. 2007. Аловиди грузинів групи *Sicista "betulina"* просторові взаємини з огляду на концепцію лімітувальної схожесті. — Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія, Екологія, 15: 45–53.
- Загороднюк И.В., Кондратенко А.В. 2000. *Sicista severtzovi* и близкие к ней формы грызунов в Украине: цитогенетический и биогеографический анализ. — Вестник зоологии, Suppl. 15: 101–107.
- Зажигин В.С., Лопатин А.В. 2000. Эволюция, филогения и классификация Dipodoidea. — Агаджанян А.К., Орлов В.Н. (ред.). Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 50–52.
- Ковальская Ю.М., Аксенова Т.Г., Шаповалов А.С. 2007. К распространению видов-двойников мышовок (р. *Sicista*) и серых полевок (р. *Microtus*) в Белгородской области (Rodentia, Mammalia). — Рожнов В.В. (ред.). Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания (VIII Съезд териологического об-ва), 31 янв. – 2 февр. 2007 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 205.
- Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. и др. 2000. Новые находки хромосомных форм мышовок группы «*subtilis*» и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp. n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона. — Зоологический журнал, 79 (8): 954–964.

- Ковальская Ю.М., Федорович Е.Ю. 1997. К распространению хромосомных форм степной мышовки *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea). — Зоологический журнал, 76 (12): 1430–1433.
- Огнёв С.И. 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т. 6. Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 559 с.
- Окулова Н.М., Баскевич М.И. 2003. Многомерный анализ краниометрических признаков у одноцветных мышовок Кавказа (*Sicista*, Rodentia, Mammalia) как один из подходов к изучению видовой разнообразия этой группы грызунов. — Доклады Академии Наук, 390 (2): 283–285.
- Опарин М.Л., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М. и др. 2001. К распространению темной мышовки *Sicista severtzovi* Ognev, 1935 (Mammalia) на Русской равнине. — Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Материалы конференции, посвященной 250-летию МГУ им. М.В. Ломоносова. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. С. 121–123.
- Павлинов И.Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. — Труды Зоологического музея Московск. госуд. универ., 46. 297 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 1987. Систематика млекопитающих СССР. — Труды Зоологического музея Московск. госуд. универ., 25. 285 с.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. Rodentia. Систематико-географический справочник. — Труды Зоологического музея Московск. госуд. универ., 32. 240 с.
- Русин М.О., Шрамко Г., Черкес Т. 2015. Ревизия степных мышовок (*Sicista subtilis* s. l.) Европейской части ареала. — Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции, 21–23 окт. 2015 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 71.
- Слудский А.А., Бекенов А., Борисенко В.А. и др. 1977. Грызуны [кроме сурков, сусликов, земляной белки, песчанок и полевок]. — Слудский А.А. (ред.). Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука. 1 (2). 536 с.
- Соколов В.Е. 1977. Систематика млекопитающих. Ч. 2. Отряды зайцеобразных и грызунов. Москва: Высшая школа. 494 с.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. 1988. Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea) с Малого Кавказа. — Зоологический журнал, 67 (2): 300–304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. 1992. Новая хромосомная форма одноцветных мышовок из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*). — Зоологический журнал, 71 (8): 94–103.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1981. Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 и *S. kluchorica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae). — Зоологический журнал, 60 (9): 1386–1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1986a. *Sicista kazbegica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения реки Терек. — Зоологический журнал, 65 (6): 949–952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1986b. Изменчивость кариотипа степной мышовки, *Sicista subtilis* Pallas (1778) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev, 1935 (Rodentia, Zapodidae). — Зоологический журнал, 65 (2): 1684–1692.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Лукьянова И.В. и др. 1987. К вопросу о распространении одноцветных мышовок (Rodentia, Zapodidae) Кавказа. — Зоологический журнал, 66 (11): 1730–1736.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М. 1990a. Система рода *Sicista* и хромосомные формы Тяньшанской мышовки, *S. tiancshanica* Salensky, 1903. — Тезисы докладов V Съезда Всесоюзного териологического об-ва (Москва, 29 янв. – 2 февр. 1990 г.). Москва: Изд-во АН СССР. 1: 99–100.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М. 1990b. Кариотипы мышовок Северного Тянь-Шаня и Сихотэ-Алиня — Зоологический журнал, 69 (5): 152–157.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. 1982. Систематика и сравнительная цитогенетика некоторых видов мышовок рода *Sicista* фауны СССР (Rodentia,

- Dipodoidea). — Зоологический журнал, 61 (1): 102–108.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. 1989. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *S. strandi* Formosov (Rodentia, Dipodoidea). — Зоологический журнал, 68 (10): 95–106.
- Шенброт Г.И. 1992. Кладистический подход к анализу филогенетических отношений тушканчикообразных. — Сборник трудов Зоологического музея Московск. госуд. универ., 29: 176–201.
- Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гептнер В.Г., Ковальская Ю.М. 1995. Тушканчикообразные. — Соколов В.Е. (ред.). Млекопитающие России и сопредельных регионов. Москва: Наука. 573 с.
- Шубин И.Г., Сучкова Н.Г. 1975. Биология алтайской одноцветной мышовки (*Sicista paraea*). — Зоологический журнал, 54 (3): 473–479.
- Baker R.J., Bradley R.D. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. — *Journal of Mammalogy*, 87 (4): 643–662.
- Baker R.J., Hamilton M.J., van der Bussche R.A. et al. 1996. Small mammals from the most radioactive sites near the Chernobyl nuclear power plant. — *Journal of Mammalogy*, 77 (2): 155–170.
- Baskevich M.I. 1996. About morphologically similar species in the genus *Sicista*. — *Bonner Zoologische Beiträge*, 46 (1–2): 133–140.
- Corbet G.B. 1978. The mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. London: Cornell Univ. Press. 314 p.
- Corbet G.B., Hill J.E. 1986. A World list of mammalian species, 2nd ed. London: British Museum (Natural History). 241 p.
- Cserkesz T., Aczel-Fridrich Z., Hegyeli Z. et al. 2015. Rediscovery of the Hungarian birch mouse (*Sicista subtilis trizona*) in Transylvania (Romania) with molecular characterization of its phylogenetic affinities. — *Mammalia*, 79 (2): 215–224.
- DeBry R.W. 2003. Identifying conflicting signal in a multigene analysis reveals a highly resolved tree: the phylogeny of Rodentia (Mammalia). — *Systematic Biology*, 52 (4): 604–617.
- DeBry R.W., Sagel R.W. 2001. Phylogeny of Rodentia (Mammalia) inferred from the nuclear-encoded gene IRBP. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19 (2): 290–301.
- Ellerman J.R. 1940. The families and genera of living rodents. Vol. 1. Rodents other than Muridae. London: Trustees of the British Museum (Natural History). 689 p.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals from 1758 to 1946. London: British Museum (Natural History). 810 p.
- Fan Z., Liu Sh., Liu Y., et al. 2009. Molecular phylogeny and taxonomic reconsideration of the subfamily Zapodinae (Rodentia: Dipodidae), with an emphasis of Chinese species. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51 (3): 447–453.
- Fedyk S., Chetnicki W., Ruprecht A.L., Cichocki J. 2011. Chromosome polymorphism in Polish populations of Northern birch mouse *Sicista betulina*. — *Folia Zoologica*, 60 (1): 31–36.
- Ham I., Tvrtković N., Kataranovski D., Soldatović B. 1983. New data on southern birch mouse (*Sicista subtilis* Pallas, 1773; Rodentia, Mammalia) from Deliblatska pescara (Vojvodina, Yugoslavia). — *Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti*, 404 (1): 171–181.
- Holden M.E. 1993. Family Dipodidae. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 2nd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 487–499.
- Holden M.E., Musser G.G. 2005. Family Dipodidae. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3d ed. Vol. 2. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 21–42.
- Honacki J.H., Kinman K.E., Koepl J.W. (eds). 1982. *Mammal species of the World*. Lawrence (KS): Allen Press. 694 p.
- Jansa S.A., Weksler M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31 (2): 256–276.
- Kovalskaya Y.M., Aniskin V.M., Bogomolov P.L. et al. 2011. Karyotype reorganization in

- the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*): Unexpected taxonomic diversity within a limited distribution. — *Cytogenetic and Genome Research*, 132 (4): 271–288.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Pages M. et al. 2013. Molecular phylogeny and systematics of Dipodoidea: a test of morphology-based hypotheses. — *Zoologica Scripta*, 42 (2): 231–249.
- Ma Y., Wang F., Jin S., Li S. 1987. Glires (Rodents and Lagomorphs) of Northern Xinjiang and their zoogeographical distribution. Beijing: Science press. 274 p.
- Montgelard C., Forty E., Arnal V. et al. 2008. Suprafamilial relationships among Rodentia and the phylogenetic effect of removing fast-evolving nucleotides in mitochondrial, exon and intron fragments. — *BMC Evolutionary Biology*, 8: 321.
- Nowak R.M. 1991. Walker's Mammals of the World. 5th ed. Baltimore & London: Johns Hopkins University Press. Vol. 2. 1629 p.
- O'Brien, S.J., Menninger J.C., Nash, W.G. (eds). 2006. Atlas of mammalian chromosomes. Hoboken (NJ): John Wiley & Sons. 714 p.
- Pisano J., Condamine F.I., Lebedev V. et al. 2015. Out of Hymalaya: the impact of past Asian environmental changes on the evolutionary and biographical history of Dipodoidea (Rodentia). — *Journal of Biogeography*, 42 (5): 856–870.
- Pucek Zd., 1982. Family Zapodidae. — *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 2/1. Weisbaden: Academic Verlag. P. 497–538.
- Sokolov V.E., Kovalskaya Yu.M., Baskevich M.I. 1987. Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia). — *Folia Zoologica*, 36 (1): 35–44
- Stein B. 1990. Limb miology and phylogenetic relationships in the superfamily Dipodoidea (birch mice, jumping mice, and jerboas). — *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 28 (4): 299–314.
- Vorontsov N.N., Malygina N.A. 1973. Karyological studies in Jerboas and birch mice (Dipodidae, Rodentia, Mammalia). — *Cariologia*, 26 (2): 193–212.
- Vinogradov B.S. 1925. On the structure of the external genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as a classificatory character. — *Proceedings of the Zoological Society of London*, 2: 577–584.
- Walker E.P., Warnik F., Hamlet S.E. et al. 1964. Mammals of the world. V. 2 Baltimore. London: Hopkins University Press. P. 647–1500.
- Walknowska J. 1960. Les chromosomes chez *Sicista betulina* Pall. — *Folia Biologica*, 8 (1–2): 65–70.
- Wang T. 1990. On the fauna and zoogeographical reorganisation of Glires (including Rodents and Lagomorphs) in Shaanxi province. — *Acta theriologica sinica*, 10 (2): 128–136.
- Wu S., Wu W., Zhang F. et al. 2012. Molecular and paleontological evidence for a Post-Cretaceous origin of Rodents. — *PLoS One*, 7: e46445
- Zhang Q., L. Xia, Yu. Kimura et al. 2013. Tracing the origin and diversification of Dipodoidea (Order: Rodentia): evidence from fossil record and molecular phylogeny. — *Evolutionary Biology*, 40 (1): 32–44.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.Ю. Пузаченко

Институт географии РАН; puzak1@rambler.ru

В работе дано обоснование многомерной модели морфологического пространства и количественных параметров морфологического разнообразия. Изложены основные результаты применения этой модели к описанию разнообразия черепа представителей нескольких отрядов млекопитающих. На основании полученных данных устанавливаются ограничения реализации морфологического разнообразия черепа и работы морфорегуляторных механизмов. Варьирование меры организованности разнообразия (1 минус «выравненность») как размеров, так и формы черепа подчиняется теореме о пропускной способности канала связи с шумом Шеннона. Эмпирические данные предполагают вероятностно-детерминированное управление морфогенезом с относительно высоким вкладом стохастической составляющей. Результаты данного исследования являются обоснованием правомочности применения инструментария и моделей теории информации и кибернетики для описания и моделирования морфологического разнообразия, таких как теорема о пропускной способности (Shannon, 1949), регулятор Эшби и закон необходимого разнообразия (Ashby, 1958).

THE QUANTITATIVE PATTERNS OF MORPHOLOGICAL DISPARITY OF MAMMALIAN SKULL

Andrey Yu. Puzachenko

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences; puzak1@rambler.ru

Summary

The paper provides a rationale for a multi-dimensional model of the morphological space and quantitative parameters of the morphological disparity. The main results of the application of this model to describe disparity of the skull parameters in several mammalian orders are shown.

Based on these data, limits are set for the implementation of both morphological disparity and activity of morphoregulatory mechanisms. Variation of the measures of disparity organization (1 minus “evenness”) of both skull size and shape obey the Shannon’s theorem of channel capacity. Empirical data suggest probabilistic-deterministic control of the morphogenesis with a relatively high contribution of a stochastic component. The results of this study substantiate a possibility of application of the tools and models of the information theory and cybernetics to describe and simulate morphological disparity, such as noisy-channel coding theorem (Shannon, 1949), Ashby’s regulator, and Law of requisite variety (Ashby, 1958).

1. Введение

Предметом изучения в биологии является живое вещество планеты Земля (Вернадский, 1978). Пока нет возможности сравнить разные варианты реализации этого феномена на других планетах. Поэтому примем, что физические условия на Земле на определённых этапах её истории оказались благоприятными для возникновения и эволюции наиболее сложно организованных и разнообразных материальных систем. Варианты систем, в организации и функционировании которых качественно важную роль играют разного рода сложные межэлементные («социальные») взаимодействия, не уникальны и встречаются у эволюционно далёких форм. Поэтому следует предположить, что возникновение очень сложных систем с ведущей ролью живого вещества, включая человеческое общество, имеет в своей основе набор фундаментальных ограничений (несформулированные пока «законы природы»), общих в отношении эволюции самых разных материальных систем. В тоже время идея о том, что знание законов природы даёт возможность делать точный прогноз их эволюции, оказалась неверной в отношении нелинейных систем с высокой чувствительностью к начальным условиям и с высоким вкладом стохастичности в их динамике (Майнцер, 2009). Это вывод распространяется на все

очень сложные системы, способные менять правила и скорости своей эволюции (Капица, 2010; Heuylighen, 1996).

Биология и «социальные» науки исследуют наиболее сложно организованные системы с наиболее богатым набором свойств и спектром взаимодействий с окружающей средой. В силу этого именно в них, прежде всего в биологии, могут быть сформулированы и проверены гипотезы об общих принципах эволюции материальных систем. При этом естественно, что язык, который будет для этого использован, должен быть максимально инвариантным относительно систем разного уровня сложности. Существует ли такой язык (понятийный аппарат, тезаурус и т. п.) в настоящее время? Возможно ли в принципе его построение в будущем и какова должна быть его понятийная база? Эти и множество сопутствующих вопросов могут постепенно найти свои ответы только в рамках междисциплинарного подхода, путём включения в анализ, например, биологических эмпирических данных, моделей и понятий из смежных областей физики и химии и антропологии. Обозначенный подход не имеет ничего общего с вульгарным «физикализмом» или «социальным дарвинизмом», поскольку в нём не ставится задача объяснить наблюдения исключительно действием физических (сформулированных на языке физики)

или биологических (сформулированных на языке биологии) законов. Задача состоит в поиске достаточно общей модели, которая при этом не будет противоречить основным из упомянутых фундаментальных законов физики или биологии, но будет включать их в себя в качестве частных проявлений более общих принципов.

Выявление закономерностей разнообразия в живом веществе Земли (биологическое разнообразие), в том числе морфологического (структурного) разнообразия организмов, является одной из частных задач на пути выявления общих законов эволюции разнообразия материальных систем любой природы и любого уровня сложности.

В рамках данной статьи мы предлагаем формальное обоснование многомерной модели пространства для описания структуры морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих) и вычисления параметров морфологического разнообразия. Эта модель представляет собой, прежде всего, инструментарий для описания явления. Одновременно она позволяет анализировать эмпирические данные с использованием переменных, которые по исходному допущению инвариантны относительно «природы» системы. Связанные с этими переменными понятия и теории имеют примерно одинаковое содержание, но разную интерпретацию, в естественных науках. Это позволяет определять их как элементы общего языка описания сложных систем в соответствии с идеями «общей теории систем» (Bertalanffy, 1962).

2. Исходные положения

Прежде чем мы перейдём к изложению частных результатов исследования разнообразия черепа у млекопитающих, необходимо сформулировать общие по-

ложения относительно исследуемого явления/процесса, которые в нашем случае можно рассматривать в качестве аксиом.

Аксиома 1: Возникновение и эволюция живого вещества на Земле является частью более общего явления — эволюции барионной материи, начиная от момента возникновения Вселенной. Речь идёт об «обычной» материи, из которой состоят, например, звёзды и живые организмы и которая, согласно Стандартной модели, в своей основе содержит тяжёлые элементарные частицы — барионы (нейтроны, протоны и др.). Предполагается, что от общей массы материи Вселенной эта форма занимает всего около 5% (Уреул, 2012).

Аксиома 2: Эволюция материи во Вселенной включает компоненту, характеризующуюся ростом сложности организации материальных систем — от элементарных частиц до биологических и социальных систем. На этом фоне доминируют циклические процессы «усложнения vs. упрощения» материальных систем, например, в эволюции звёзд. В эволюции живого вещества на разных масштабах от индивидуального развития до макроэволюции также широко представлены «циклы» роста и деградации сложности. «Цикличность» не противоречит «необратимости» подобной эволюции для конкретных материальных систем. Тренд роста сложности в эволюции живого вещества подтверждается данными палеонтологической летописи, а в эволюции социальных систем — данными археологии и истории.

Аксиома 3: Биологические и социальные (связанные с деятельностью человека) эволюционные формы материи («биосфера» и «ноосфера») одновременно являются и наиболее сложно организованными формами материи. Не исклю-

чено, что существуют и более сложно организованные формы материи, но о них нам ничего неизвестно.

Аксиома 4: Существует преемственность ограничений, возникших эволюционно, между последовательными стадиями эволюции сложности материальных систем. Совокупность этих ограничений составляет память систем (накопленная информация). Преемственность ограничений подразумевает передачу в разных формах сохранённой информации между системами разного уровня сложности.

Аксиома 5: В основе относительного детерминизма эволюции от «простого» к «сложному» лежат случайные процессы; эволюция материи принципиально не телеологична (не целесообразна) и самопроизвольна.

Аксиома 6: Любой эволюционный процесс на любом уровне сложности осуществляется путем взаимодействий между материальными системами; каждый эволюционный уровень сложности выделяется диапазоном величины энергии, необходимой для осуществления взаимодействий. Предполагается, что эта энергия качественно снижается от уровня элементарных частиц до уровня социальных систем.

Аксиомы 1–4 предполагают существование общих правил или законов, в результате действия которых рост сложности материальных систем в определённых условиях становится высоко вероятным событием, включая событие возникновения жизни. Для неживой материи «ограничения» формулируются в виде «законов» на языке физических наук. Вследствие аксиом 1–4 эти ограничения распространяются и на живое вещество. Кроме этого, на их основе в живой материи эволюционно возникают свой специфические варианты ограничений — «биологические

законы», например, в форме законов наследственности. При этом по умолчанию принимается, что «биологические законы» не могут противоречить «физическим законам». Вследствие аксиом 4–5 асимметрия в значениях вероятностей разных состояний систем для внешнего наблюдателя может выглядеть как проявление детерминизма, «направленности» и «целесообразности» эволюционного процесса. Аксиомы 1, 5 и 6, с одной стороны, накладывают ограничения на содержание гипотез о механизмах эволюции, а с другой стороны, предполагают саму возможность построения общей модели или совокупности моделей, описывающих эволюцию сложности материальных систем, включая биологическую эволюцию в качестве частного случая.

3. Сложность и разнообразие

Понятие материальной системы в общем случае корреспондируется с неким реальным феноменом, но на практике мы будем его использовать для обозначения только частной модели этого феномена. Это предполагает множественность моделей для феномена и конкуренцию между ними.

Определим далее сложность и разнообразие как переменные функции состояний материальных систем, которые можно отразить и измерить на её моделях.

Не существует строгого в логическом смысле общего определения понятия сложности. В целом существует лишь консенсус в том, что из известных систем наибольшей «сложностью» характеризуются биологические и социальные системы. Соответственно, двигаясь «вниз» по иерархии сложности, на её противоположном полюсе окажутся наиболее «простые» материальные системы — поля, элементарные частицы и т. п.

Дать определение сложности трудно и из-за «субъективности» такой оценки. Оценка того, насколько сложна та или иная система, существенно зависит от исследователя, а точнее от отношений между исследователем и исследуемой системой (Эшби, 1966). В общем случае, должно быть определённое соотношение между внутренней сложностью наблюдателя и сложностью наблюдаемой системы. Если внутренняя сложность наблюдателя (имеется ввиду сложность организации той системы, с помощью которой наблюдатель строит модель) равна или больше сложности исследуемой системы, он обладает возможностью построения для неё адекватной модели. В результате этого система — относительно данного наблюдателя — качественно переходит в категорию «простых». В рамках такого субъективного понимания сложности, обеспечивающего связь между абстракцией и эмпирической реальностью в процессе исследования, на модели выделяются признаки самих систем, наличие которых служит указанием на то, что объект данного исследования относится к категории сложных систем.

К основным структурным и динамическим признакам (критериям) сложности обычно относят (Baranger, 2001; Cilliers, 2002) следующие:

1) наличие многих составных частей (элементов, подсистем), взаимодействие между которыми в общем случае нелинейно и включает как отрицательные, так и положительные контуры, в том числе нелинейной обратной связи; в силу нелинейности взаимодействий системы могут быть чувствительными к малым возмущениям и устойчивы к сильным воздействиям;

2) для многих сложных систем характерна функциональная избыточность —

одна и та же функция может одинаково осуществляться разным числом взаимодействующих элементов;

3) для «сильно интегрированных систем», таких как организм, составные части демонстрируют сильную взаимозависимость, т. е. удаление какой-либо существующей части из системы или включение в неё новой приводит к необратимым преобразованиям всей системы;

4) структура системы представима одновременно в нескольких пространственных масштабах, в том числе в виде иерархии, например: элементарные частицы > атомы > молекулы > ... > органеллы > клетки > ткани > органы > системы органов и т. д.;

5) каждый элемент в сложной системе не имеет полной информации о системе в целом и реагирует в основном на информацию, получаемую от соседних элементов (локально), но и система не имеет полной информации о своих элементах; наличие эмерджентных свойств означает невозможность описать свойства системы на определённом иерархическом уровне без привлечения информации о её свойствах на «соседних» уровнях;

6) сложные системы в большинстве своём являются открытыми и активно взаимодействуют с окружающей средой через потоки энергии и информации; открытость сложной системы сильно затрудняет её выделение из среды, определение её границ в конкретном исследовании;

7) сложные системы существуют в условиях, далёких от физического равновесия, и для их поддержания необходим постоянный приток энергии из среды; равновесие для сложной системы эквивалентно смерти;

8) способность к самоорганизации на базе структуры и эмерджентных эффектов, т. е. способность заменять элементы,

создавать новые элементы, изменять свою структуру или строить новую структуру;

9) в среднем только 20% элементов сложной системы участвует в формировании её динамики и эволюции;

10) способность к адаптации за счёт приспособления к изменяющейся среде и/или путём изменения самой среды;

11) сочетание упорядоченной и хаотической (статистической) динамик, в том числе на разных иерархических уровнях; переход между разными типами динамик зависит от значений некоторых переменных системы — «параметров порядка»;

12) сложные системы обладают памятью о прошлых состояниях, которая оказывает влияние на их возможную будущую эволюцию;

13) способность к самовоспроизведению — признак, особенно характерный для биологических и социальных систем.

В приведённом (далеко не исчерпывающем) перечне признаков сложных систем отсутствует упоминание, по крайней мере в явном виде, об одном из принципиальных свойств всех материальных систем, которое особенно ярко проявляется именно у очень сложных систем. Речь идёт о способности систем к взаимодействиям с другими материальными системами. В отношении самой системы это свойство усиливается по мере роста её структурной сложности (Николис, 1989), когда усложняются способы взаимодействия между её подсистемами. Но в ещё большей степени растёт разнообразие потенциально возможных взаимодействий с другими материальными системами.

В этом нетрудно убедиться, рассмотрим ряд: элементарные частицы, поля > ... > атомы > молекулы > ... > живые организмы > человеческие цивилизации... В начале ряда присутствуют системы, которые способны взаимодействовать

только на квантовом уровне. Атомы — сложные системы следующего уровня, способные взаимодействовать с системами своего уровня и с элементарными частицами. Объединение атомов в более сложные молекулярные системы расширяет возможности этих взаимодействий, сохраняя способность подсистем системы (отдельных атомов) взаимодействовать на квантовом уровне. В конце ряда расположены биологические и биосоциальные системы. Биологические системы способны вступать во взаимодействие с материальными системами любого уровня сложности, не превышающей их собственную сложность, от квантового уровня и выше.

Максимальные возможности в этом отношении демонстрируют человеческие социальные системы. Частным следствием этой имманентной способности очень сложных систем является увеличение, по мере роста сложности, адаптационных возможностей в изменяющихся условиях среды и способности целенаправленно изменять условия окружающей систему среды. Подчеркнём, что технологии всегда вторичны по отношению к сложности организации социума и их изменения во времени могут служить маркером предшествующих изменений в его структуре.

Концепция сложности — одна из центральных в большинстве эволюционных теорий. Факт возрастающей системной (структурной) сложности в эволюции материи заставляет рассматривать различные модели её происхождения и соответствующие движущие силы, особенно в связи с такими понятиями как «самоорганизация», «координация», «функциональная сложность», «иерархия», «прогрессивная эволюция» и т. д. (Красилов, 1986; Heuylighen, 1996; Mayr, 2001 и др.). Астрофизика с космологией, с одной стороны, и палеонтологическая летопись, с

другой, явно указывают на рост сложности материальных систем. Параллельно с ростом структурной сложности растёт и разнообразие систем, т. к. в их образовании принимает участие всё большее и большее количество «элементарных кирпичиков», возникших на более ранних стадиях эволюции.

По В.И. Вернадскому (Вернадский, 1978, с. 51–56) «живое вещество» разнообразно, состоит из разных относительно однородных совокупностей — однородных живых веществ (например, обозначаемых как «виды»): «В совокупности организмов — живом веществе — проявляются новые свойства, незаметные или несуществующие, если мы станем изучать отдельный организм». Следствием этих положений является необходимость статистического описания свойств «живого вещества», в котором «организмы» играют роль элементов. Другими словами, живое вещество может быть представлено в форме сложной системы с эмерджентными статистическими свойствами. Системная, вероятностно-информационная природа биологического разнообразия отражена и в определении Ю.Г. Пузаченко (2009, с. 28), в котором последнее рассматривается как «свойство (переменная) живого вещества на любом уровне его организации, отражающее неопределённость выбора, возможность преобразования, количество информации или сложности».

В разнообразии как феномене безотносительно онтологии его частных вариантов возможно выделить несколько измеряемых составляющих (Stirling, 2006, 2007):

1) многообразие, число разновидностей (*variety*) — число объектов разного качества (например, видовое разнообразие),

2) выравненность (*evenness, balance*) — теоретическое или эмпирическое отно-

сительное обилие (частота встречаемости, представленности) или распределение объектов по классам или распределение вероятностей их обнаружения,

3) различия (*disparity*) между объектами — результат проявления феномена изменчивости материальных систем как процесса (*variability*) (об этом в биологии см.: Pielou, 1975; Magurran, 1988; Odum, 1989).

Различия/сходства между биологическими объектами имеют разные аспекты, такие как филогенетический и функциональный, использование которых наряду с таксономическим разнообразием используется для описания структуры, например, экологических систем (Cadotte et al., 2009; Flynn et al., 2011 и др.). Эти три аспекта присущи разнообразию живого вещества на всех уровнях его организации. Выделение отдельных аспектов комплексного феномена разнообразия всегда в той или иной мере условно и относительно, предполагает введение специальных метрик и способов измерения различий/сходства между ними. Тем не менее выделение трёх основных аспектов разнообразия оправдано, т. к. позволяет чётче ограничить предмет конкретного исследования. Так, например, под биологическим разнообразием в экологических исследованиях чаще всего понимают видовое богатство, охарактеризованное количественно множеством индексов разнообразия. Последние рассчитываются по распределению относительной представленности таксонов (по числу особей или биомассе), что подразумевает включение в оценку другого аспекта разнообразия — выравненности. В анализе структуры сообществ, помимо распределения таксонов по встречаемости, можно учитывать их отношения включением в анализ мер, отражающих их филогенетическое и/или

функциональное сходство. В этом случае оценка структуры, например, структуры сообществ (Якимов, 2015), включает и третий аспект — различия между таксонами.

В широком контексте морфологическое разнообразие представляет собой одно из проявлений неоднородности живого вещества. В частном контексте данного исследования морфологическое (морфометрическое) разнообразие черепа млекопитающих определяется как частное проявление феномена биологического разнообразия, возникающее вследствие эволюции структуры черепа, влияния индивидуальной и групповой изменчивости и воздействия внешних по отношению к организму факторов (Pielou, 1975; Tilman, 2001; Павлинов и др., 2008; Pavlinov, 2011 и др.). В нашем случае основным предметом изучения будет выравненность, т. е. закономерности распределения встречаемости особей с определёнными уровнями морфологических различий.

4. Модели

Морфологическая изменчивость организмов, как совокупность различных биологических процессов, по определению Дж. Симпсона (1948) связана с мерой различия между особями на уровне популяций, т. е. выступает как статистическая характеристика популяции, а не отдельной особи (Яблоков, 1966). Особь (организм) принимается в качестве наименьшей единицы анализа.

Далее определим морфологическую систему (морфосистему) черепа млекопитающих как множество (статистический ансамбль), заданное на множестве всевозможных переменных (микрпеременных) — признаков (измерений) черепа и метрик, позволяющих оценивать различия между элементами. Таким об-

разом, элементом морфосистемы является конкретный череп, но не как реальный физический объект «целиком», а только в той части, которая может быть отражена в модели данным набором переменных — измерениями черепа. В результате применения метрики, задающей отношения между элементами, модель морфосистемы становится определённой. Выбор адекватных метрик является одним из принципиальных и в общем случае нетривиальных моментов в определении морфосистемы.

Таким образом, морфосистема представляет собой не более чем модель отношений между элементами выборки черепов, причём специфичность модели определяется конкретным набором особей (выборкой), использованными для их описания признаками (измерениями) и применённой метрикой.

Прагматическая цель построения модели морфологической системы — получение первичных данных о морфологическом разнообразии. Причины, приведшие к измеримым различиям между черепами разных особей и морфологического разнообразия в выборке, заранее неизвестны; проверяемые гипотезы формулируются как внешние по отношению к модели. В перечень гипотез может быть включены предположения о групповой изменчивости разного рода: возраст, пол, принадлежность к таксонам разного ранга, генетические различия и т. п. В любом случае морфосистема сначала рассматривается как однородная относительно её элементов.

Морфологические дистанции интегрально отражают отношения между любой парой элементов морфосистемы одновременно по многим измерениям и зависят от выбранной метрики. Информация о разнообразии содержится в со-

вокупности морфологических дистанций между элементами выборки.

Объектом нашего исследования является череп млекопитающих. Очевидно, в представленной модели череп может быть без потери общности заменён на любую другую морфологическую структуру. Более того, в качестве элемента системы может быть рассмотрен любой исследуемый атрибут или функция организма, а равно и их совокупности. Таким образом можно определить, например, «этосисистему» для описания разнообразия поведенческих актов или «нейросистему» для описания разнообразия биохимических процессов в нейронах.

Подчеркнём, что описанная выше процедура построения системы вполне рутинна в практике морфометрических исследований, хотя обычно не осознаётся эксплицитно и не формализуется исследователем. Необходимость её формализации в такой форме возникает только в связи построением модели следующего уровня общности.

Наша цель состоит в развитии такой модели описания отношений между элементами системы, формальное обоснование и способ построения которой были бы насколько возможно независимы от частных свойств объекта исследования. Соотношение между моделью и исследуемой морфосистемой должно быть примерно таким же, как отношение между черепом и штангенциркулем, при помощи которого взяты первичные измерения. Кроме этого, модель должна позволять исследовать интересующие нас аспекты разнообразия на основе простой аксиоматики и иметь область определения, как минимум покрывающую класс биологических систем. Последнее требование необходимо для сравнения результатов исследований разных, в том числе эволюционно далё-

ких, морфологических систем, например, составленных из представителей разных отрядов млекопитающих, разных классов позвоночных и т. д. Наконец, желательно, чтобы конкретные методы построения модели были уже включены в практику морфометрических исследований.

Всем перечисленным требованиям удовлетворяет подход к построению моделей описания динамики материальных систем, принятый в статистической физике — в частности, в статистической механике и статистической термодинамике (Левич, 1954; Вернадский, 1978, 1988). На возможность использования физической модели Л. Больцмана к описанию живого вещества прямо указывал В.И. Вернадский, отталкиваясь от представлений о статистическом ансамбле, где «по аналогии с газом, газу отвечает живое вещество, газовой частице — организм» (Вернадский, 1978, с. 53). Исследование всей совокупности элементов статистического ансамбля практически невозможно, поэтому решение о реальности тех или иных свойств ансамбля принимается исследователем в условиях неизбежного недостатка информации. Сам Л. Больцман рассматривал теоретические построения Ч. Дарвина как первую попытку статистического описания эволюции открытых систем (Климонтович, 2002).

Содержательные различия между моделью морфосистемы и моделью, призванной описать структуру разнообразия морфосистемы, информация о которой содержится в морфологических дистанциях между элементами, состоят в следующем. Модель определяется в общем случае как многомерное пространство, в котором элементы морфосистемы отображены точками, характеристиками (признаками) которых выступают значения координат пространства. Другими словами, эти точ-

ки — образы элементов исходного множества и поэтому нетождественны элементам морфосистемы, а их относительное положение в модельном пространстве не полностью корреспондируется с исходными морфологическими дистанциями. Аналогичным образом, элементы морфосистемы в силу ограниченного набора первичных измерений далеко не тождественны черепам выборки.

Исследуемое множество отображений элементов морфосистемы в морфопространстве характеризуется уникальным выборочным распределением вероятностей, характеризующих их положение в пространстве. Применяя терминологию, введённую Л. Больцманом (Стратонович, 1975), эти реализации сопоставляются с «микросостояниями» некоторой физической системы. Непрямые связи между микро- и макроуровнями выражаются в том, что частицы могут иметь всевозможные микросостояния (находится в разных местах морфопространства) — но только такие, которые совместимы с данными макроскопическим состоянием. Например, принадлежность к одному виду и полу (макросостояние) явно ограничивает число возможных вариантов взаимоположения микросостояний морфосистемы в пространстве модели. Эти ограничения будут меняться, если в исходную выборку будут добавлены, например, представители другого пола, в соответствие с изменившимся макроскопическим состоянием. В моделях статистической физики макроскопическими параметрами системы могут выступать переменные пространства и времени, в статистической термодинамике — температура, объём, давление, энергия системы, термодинамическая энтропия и др. В случае нормального распределения значений какого-то морфологического признака (из-

мерения), смысл макропараметров принимают описательные статистики: математическое ожидание (среднее значение), дисперсия, коэффициенты асимметрии и эксцесса и другие моменты переменной. Тривиальный случай одного признака не представляет интереса для решения задачи получения количественной оценки разнообразия, имеющей отношение к черепу в целом, для чего и проводится одновременно не одно, а большое число разных измерений.

Макропараметры, таким образом, характеризуют полный статистический ансамбль микросостояний, соответствующий данному макросостоянию. В нашем случае под макросостоянием, или просто состоянием, системы понимается конкретная структура морфопространства, определяемая взаимным расположением отображённых в нём элементов морфосистемы.

Дальнейшее развитие модели предполагает построения пространства, где координатами становятся сами макропараметры или другие обобщённые переменные, связанные с ними, а элементами — модели морфопространств. В такой метамодели морфопространства представлены в виде множества геометрических точек. Метамодель содержательно соответствует фазовому пространству. В нём удобно представлять модели разных морфосистем или одной и той же морфосистемы, но в разных динамических макросостояниях.

Пространство моделей обоих уровней (морфопространство, метамоделю) задается как вероятностное. Для этого модельное пространство разбивается на равные ячейки, количество которых пропорционально объёму выборки. Затем в каждой ячейке подсчитывается число, например, микросостояний и определяются выбо-

рочные вероятности, характеризующие каждую ячейку.

Необходимо иметь в виду, что рассмотренные модели в математике и физике относятся к «чисто математическим» (Ландау, Лифшиц, 1976) понятиям. Они представляют собой неизбежную абстракцию, необходимую для описания макроскопических состояний и динамики сложной систем. Рис. 1 иллюстрирует иерархию рассмотренных выше моделей — от модели конкретной морфосистемы до метамодели. Отметим, что в принципе нет ограничений на построение моделей всё более высокого уровня общности,

Подчеркнём, что выбранный нами подход к построению модели морфопространства не является ни единственным, ни универсальным. Более того, в ряде случаев сам способ построения модели становится не вполне адекватным свойствам изучаемых объектов. В рамках общего подхода статистического описания сложных систем есть существенное различие между объектами физики (химии) и биологии. В физике закономерности легче исследуются и выявляются на макроскопическом уровне системы, и существенные технические и теоретические трудности приходится преодолевать при исследовании её элементов — молекул, атомов, элементарных частиц и т. д. (в зависимости от уровня организации). В биологии, напротив, элемент системы — например, организм — непосредственно наблюдаем, но как справедливо констатирует В.И. Вернадский, только «путём трудной и долгой абстракции мы можем подняться до понимания свойств их совокупности» (Вернадский, 1978, с. 53). В отличие от физики, в биологии часто доступен контроль (измерение) непосредственно микросостояний системы, который даёт основания для вывода

макроскопического описания непосредственно, т. е. на основе знания конкретных значений исходных измерений (микроскопических). Понятно, что по мере снижения иерархического уровня организации изучаемой биологической системы — вплоть до систем, состоящих из молекул (ферменты, участки клеточных мембран, ДНК и т. п.), различия между условиями изучения систем живой и неживой природы постепенно стираются. Преимущество же статистического физического подхода состоит в том, что, во-первых, он действительно формально соответствует заявленным требованиям и, во-вторых, на уровне модели позволяет использовать для биологических объектов некоторые физические макропараметры, имеющие широкое применение в моделях неживой природы. Такая возможность может быть рассмотрена как следствие Аксиом 1 и 4.

Предлагаемая базовая модель морфопространства является формальной конструкцией, инструментом описания разнообразия элементов морфосистемы. Она не содержит никаких гипотез о его природе и свойствах, кроме легко проверяемых статистических гипотез о том, что не все варианты микросостояний равноценны по встречаемости и не все они равноудалены друг от друга в морфопространстве. Вследствие этого не возникает ограничений на выбор методов апостериорного анализа результатов.

Модель многомерного пространства в форме морфопространства позволяет: 1) определить морфологическое разнообразие как переменную структуры, которая задаётся взаимоположением образов элементов морфосистемы (микросостояний); 2) получить количественную оценку макропараметров этой структуры по значениям координат микросостояний; 3) давать различные по содержанию трак-

Морфологическая система

Элементы морфосистемы (особи),
 (e_1, e_2, \dots, e_N) + система измерений черепа (микроременные)



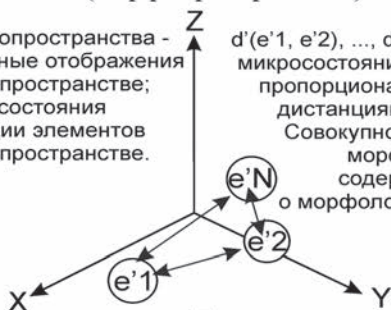
+ метрика - способ измерения различия/сходства
 между элементами

$d(e_1, e_2), \dots, d(e_1, e_N)$ - множество морфологических
 дистанций между элементами - содержит информацию
 о морфологическом разнообразии

Модель пространства морфосистемы (морфопространство)

Y, X, Z - координаты морфопространства -
 макроскопические переменные отображения
 морфосистемы в морфопространстве;
 e_1, e_2, \dots, e_N - микросостояния
 морфосистемы - проекции элементов
 морфосистемы в морфопространстве.

$d'(e'_1, e'_2), \dots, d'(e'_1, e'_N)$ - дистанции между
 микросостояниями в морфопространстве,
 пропорциональные морфологическим
 дистанциям $d(e_1, e_2), \dots, d(e_1, e_N)$.
 Совокупность d' задает структуру
 морфопространства -
 содержит информацию
 о морфологическом разнообразии

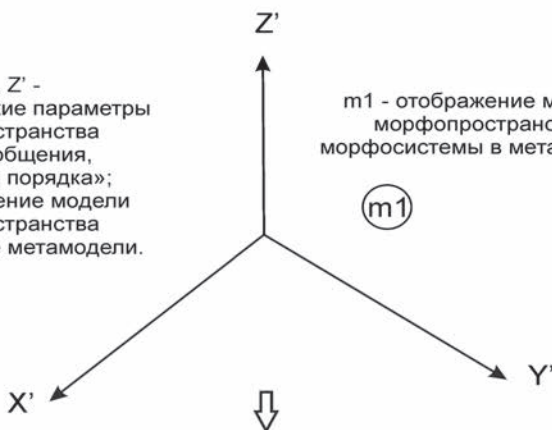


$f(X, Y, Z)$ - макроскопические параметры (X', Y', Z') - функции от макропеременных модели,
 параметры структуры морфопространства =
 морфологического разнообразия.

Метамодел - фазовое пространство

Y', X', Z' -
 макроскопические параметры
 морфопространства
 или их обобщения,
 «параметры порядка»;
 m_1 - отображение модели
 морфопространства
 в пространстве метамодели.

m_1 - отображение модели
 морфопространства
 морфосистемы в метамодели;



возможно дальнейшее обобщение

товки координат морфопространства без изменения структуры самой модели или способа её построения.

5. Построение морфологического пространства

Принципиально важно, что по крайней мере у части измерений черепа всегда наблюдается согласованное варьирование. Эмпирический факт наличия корреляций является обоснованием поиска решения задачи построения модельного пространства путём разложения дисперсии множества измерений на небольшое число линейно независимых компонент. Здесь мы уходим от аналогии с физическими моделями, но только в части способа определения координат модельного пространства. Полученные таким путём координаты задают пространство возможностей, внутри которого реальные наблюдения будут отражены в виде множества точек. Аналогами координат морфопространства в физических моделях являются существенные переменные (Эшби, 1966), параметры порядка или степени свободы системы (Хакен, Хакен-Крель, 2002).

Координаты по способу выделения должны представлять собой линейно независимые переменные, которые в обобщённом виде содержат информацию о варьировании множества исходных измерений (микропеременных). Метрика морфосистемы, использовавшаяся для измерения различий между её элементами, может совпадать или не совпадать с

метрикой морфопространства, применяемой для измерения расстояния между микросостояниями.

Задача построения морфопространства (извлечение координат из исходных измерений) может быть решена путем применения многомерного статистического анализа с использованием хорошо известных методов снижения размерности: метод главных компонент, варианты факторного анализа, многомерное шкалирование и др. В результате их применения удаётся добиться упомянутого выше разложения дисперсии микропеременных (промеров) на линейно независимые компоненты (= латентные факторы, обобщённые переменные, макропеременные), которые и являются искомыми координатами модели морфопространства. Размерность, или мерность (число координат) этого пространства, вообще говоря, заранее не задана и каждый раз требует своего обоснования для конкретной морфосистемы (Пузаченко, 2001, 2013; Куприянова и др., 2003, Abramov et al., 2009).

Очевидными общими критериями при выборе метода построения многомерной модели являются:

- адекватность исходным гипотезам о природе объекта;
- воспроизводимость и сопоставимость результатов, полученных на разных выборках и объектах;
- возможность выделять и описывать общие свойства, относящиеся к некоторым подмножествам элементов сложных систем (Baranger, 2001);



Рис. 1. Схема, иллюстрирующая иерархию (сверху вниз) сопряжённых моделей, использованных для исследования морфологического разнообразия.

Fig. 1. A diagram illustrating a hierarchy (top to bottom) of the models used to study the morphological disparity.

— минимальное число априорных гипотез о форме задания исходной информации;

— «гибкость» оптимизируемого критерия информативности;

— максимальное число допустимых преобразований (Айвазян и др., 1989).

В наибольшей степени перечисленным выше требованиям удовлетворяет метод неметрического многомерного шкалирования (НМШ) (Shepard, 1962, Kruskal, 1964; Пузаченко, 2013). Следует подчеркнуть, что результат применения НМШ зависит от свойств конкретных выборок и исследовательских задач. Утверждать, что во всех или даже в большинстве случаев метод НМШ даёт качественно наилучший результат, нельзя (Shepard, 1980). Обычно модели, построенные на основе разных методов, в основном оказываются сопоставимы по результату, а значимость различий определяется целями исследования. Более существенно, что метод главных компонент и варианты факторного анализа, в отличие от НМШ, не позволяют использовать другие метрики, кроме корреляции/ковариации между переменными.

Исходной формой представления данных для НМШ является матрица попарных морфологических дистанций между элементами морфосистемы в виде коэффициентов различия или сходства.

Евклидова метрика — один из самых распространённых способов измерения расстояния не только в биологии, но и других разделах естествознания. Это связано в том числе с тем, что трёхмерная геометрия евклидова пространства — исторически базовая геометрия и большинство измерений предметов основано на её свойствах. Одним из важных свойств евклидова пространства является его линейность, однородность или изотропность.

В нашем случае эта дистанция отражает, прежде всего, различия в размерах между элементами морфосистемы.

Непараметрический коэффициент ранговой корреляции tb Кендэлла (Kendall, 1975) может быть использован для оценки различий пропорций (формы) элементов морфосистемы. Интерпретация этой корреляции существенно отличается от интерпретации обычной корреляции Пирсона. Для любого элемента выборки значения микропеременных после нормировки могут быть упорядочены по величине, например, от большего к меньшему. Если для пары элементов эти последовательности одинаковы, то это означает взаимоподобие отношений их промеров и, следовательно, геометрической формы. Простой переход от абсолютных значений промеров к их рангам позволяет убрать различия в общих размерах черепа. То, что коэффициент tb Кендэлла действительно является мерой подобия между объектами по их форме и не чувствителен к различиям размеров (в случае отсутствия корреляции между размерами и формой), нетрудно убедиться, проведя простое численное моделирование (Пузаченко, 2013). Во избежание недоразумений надо иметь в виду, что предложенный нами приём не является альтернативой широко известной технологии геометрической морфометрии, хоть и связанной с анализом формы, но имеющей другие конечные цели и задачи, не включающие измерение разнообразия.

Ключевым этапом построения модели морфопространства является определение его размерности. Теоретически размерность может варьировать от максимума, равного числу микропеременных, до 1. На практике размерность модельных пространств, в которых удается удовлетворительно воспроизводить основные

свойства материальных систем, редко превышает 9. Череп млекопитающих представляет собой высокоорганизованную полифункциональную часть скелета. Поэтому для него характерны высокие величины корреляции между большинством измерений. Тем не менее, заранее размерность модели для конкретной морфосистемы не известна.

Нами (Куприянова и др., 2003) было показано, что при прочих равных условиях НМШ хуже всего воспроизводит морфологические дистанции, если в качестве переменных использованы искусственные данные со случайным нормальным или иными типами канонических распределений (модель системы без внутренней структуры). При этом для любой размерности модели величина критерия («стресс»), отражающего расхождение между исходными морфологическими дистанциями и расстояниями между микросостояниями в морфопространстве, всегда выше, чем для реальных данных. Максимальные значения «стресса» наблюдались при равномерном распределении морфологических дистанций. Сравнение величин «стресса» для реальной морфосистемы с аналогичными величинами, рассчитанными для модели случайных данных, позволяет оценить размерность пространства, при которой разница между обеими величинами «стресса» максимальна. Это решение о числе координат принимается в качестве оптимального, так как при меньшем числе координат качество описания исходных дистанций между элементами морфосистемы ухудшается, в то время как при большем числе координат на эту оценку начинает сильно влиять стохастическая компонента дисперсии морфологических дистанций.

Макросостояние морфосистемы отражено в структуре распределения микро-

состояний в модели морфологического пространства. Поэтому все функции, зависящие от этого распределения, могут быть рассмотрены в качестве претендентов на роль макропараметров — переменных морфологического разнообразия. Морфологическое пространство определено выше как вероятностное пространство. В этих условиях информационная энтропия Шеннона является хорошим (но не единственным) параметром, значение которого связано с характером распределения множества микросостояний морфосистемы. Сумма энтропий по всем координатам дает оценку разнообразия морфосистемы в целом.

Отметим, что многочисленные меры разнообразия (Keylock, 2005), включая такие как энтропии Реньи и Тсаллиса, являются монотонными степенными функциями от вероятности распределения случайной величины p в виде p_i^q (Jost, 2006). Случайная величина p представляет собой вероятность встретить в выборке объект, относящийся к i -ой категории. Выбор энтропии Шеннона объясняется её известными математическими свойствами:

— аддитивность, т. е. информация, содержащаяся в двух независимых событиях, является суммой информации каждого из них;

— линейность, т. е. энтропия двух независимых событий является средней информацией индивидуальных событий;

— зависимость только от распределения вероятностей, но не от формы распределения.

Энтропия Шеннона играет важную роль в теории информации, широко применяется в разных естественных и социальных науках как мера разнообразия, сложности, устойчивости и информации, используется в моделях и теориях эволюции систем (включая биосистемы) и

биологического разнообразия, в которых связывается содержательно со статистической термодинамической энтропией Больцмана или с термодинамической энтропией (Brooks, Wiley, 1986; Collier, 1986; Morowitz, 1986; Brooks et al., 1989; Brooks, 1990; Berry, 1995; Зотин, Зотин, 1999; Demetrius, 2000; Schneider, 2000; Эбилинг и др., 2001; Brooks, 2001; Мартюшев, Селезнев, 2006; Пузаченко, 2009; Anila, Salte, 2010; Chakrabarti, Ghosh, 2011, Korb, Dorin, 2011; Pross, 2011 и др.). Энтропия Шеннона является частным случаем обобщённой энтропии Реньи и Тсаллиса. В принципе интересно было бы использовать для характеристики морфологического разнообразия, например, спектры энтропии Реньи для разных значений q , тем более что для определённых q значение энтропии соответствует разным известным индексам разнообразия (Simpson, 1949; Renyi, 1961; Hill, 1973; Heip, Engels, 1974, и др.). Нам представляется, что это должно стать темой будущих исследований.

Используемые в работе производные от энтропии макропараметры разнообразия приведены в Табл. 1. Удельная (относительная) энтропия или относительное разнообразие (H_d) — нормированный макропараметр, характеризует среднюю величину энтропии, приходящейся на одну размерность морфопространства.

Пэттен (Patten, 1962) предложил вариант записи индекса выравнинности для биологических систем в виде $(1 - E)$, где E есть индекс выравнинности Пиелу. В теории информации (для индекса Пиелу) такая форма записи называется «мерой избыточности сообщения» (redundancy) или «вырожденности кода». Минимальное значение индекса достигается в случае равномерного распределения событий в канале связи без ограничения мощности

сигнала. Это соответствует отсутствию ограничений на разнообразие, низкому уровню относительной организованности систем. В контексте данного исследования мы рассматриваем этот макропараметр в качестве меры, характеризующей ограничение внутреннего разнообразия, т. е. организованности морфосистемы черепа, и будем обозначать его аббревиатурой *МО*.

«Неприятным» свойством всего семейства параметров разнообразия является логарифмическая зависимость их значений от объёма выборки (N). Эта зависимость превращается в линейную, если в качестве независимой переменной берётся логарифм от N . Для получения сравнимых значений макропараметров разнообразия морфосистем при существенной разнице в объёмах выборок нужно вычесть из эмпирических величин линейный тренд, обусловленный зависимостью от N , и «восстановить» масштаб величины, прибавив к остатку медианное или среднее значение (табл. 1). Процедуру калибровки можно осуществить на множестве значений параметров разных морфосистем или на серии значений макропараметров, рассчитанных для одной и той же морфосистемы при разном значении N . Возможно, в будущем целесообразно рассмотреть вариант приведения значений индексов к объёму некоторой стандартной выборки, типичной для морфометрических исследований черепа у млекопитающих.

Перечень приведённых здесь макропараметров морфологического разнообразия не является исчерпывающим. В дополнение к перечисленным упомянем энтропию Кульбака и совместную информацию, содержащуюся в координатах морфопространства. Энтропия Кульбака, или мера расхождения Кульбака—Лейблера (Kullback, Leibler, 1951; Кульбак, 1967;),

Табл. 1. Параметры морфологического разнообразия и способ их калибровки.
Table 1. Parameters of the morphological disparity and methods of their calibration.

Название макропараметра	Формула / обозначение
Информационная энтропия (энтропия Шеннона), бит/микросостояние — «валовая энтропия», общее разнообразие: сумма энтропии распределений микросостояний (p_i) относительно всех координат морфопространства, d ; K — объём выборки.	$H = - \sum_{j=1}^d \sum_{i=1}^k p_i \log_2 p_i$ $\sum p_i = 1$ $k = 1 + \log_2 K$
Удельная (относительная) энтропия, относительное разнообразие (бит/микросостояние/размерность морфопространства)	$H_d = H/d$
Мера организованности разнообразия (избыточность), H_{max} — теоретическая величина энтропии при условии равномерного распределения микросостояний.	$MO = \frac{H_{max} - H}{H_{max}} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^d H_i}{d \log_2 k}$
Калибровка макропараметров морфологического разнообразия	
Первая часть суммы соответствует операции вычитания линейного тренда, описывающего зависимость x_i от K_i . Фактически это «остатки», не описываемые регрессионной моделью с коэффициентами a и b . Второй член суммы — масштабная константа, возвращающая исходный масштаб данным после вычитания тренда — среднее значение объёма выборки, медиана или некий «стандартный» объём выборки (\bar{K}).	$x_i^{calib} = [x_i - (a + b \log_{10} K_i)] + (a + b \log_{10} \bar{K})$

может использоваться для сравнения распределений микросостояний морфосистем в разных условиях или сравнения наблюдаемых и модельных распределений. Второй макропараметр позволяет учесть нелинейные отношения между координатами морфопространства и в общем случае зависит от размерности модели по логарифмическому закону.

Другой класс макропараметров, на котором мы не будем здесь останавливаться, включает коэффициенты ранговых распределений и фрактальные размерности морфопространства (подробнее об использовании ранговых распределений см. статью Ю. Г. Пузаченко в настоящем томе).

6. Интерпретация морфологического пространства

Кратко остановимся на возможных физических интерпретациях модели морфопространства. Кроме уже частично описанной информационно-статистической трактовки, она может интерпретироваться в терминах кибернетики и синергетики.

При информационно-статистической трактовке координаты морфопространства могут быть соотнесены с независимыми информационными каналами, характеризующимися определённой пропускной способностью (Shannon, 1949). «Сигнал» описывается распределением

микросостояний относительно координаты. Исходный источник сигнала — элементы морфосистемы. В процессе измерений сигнал от многих источников кодируется в виде цифр, а затем преобразуется в морфологические дистанции. В процессе построения морфопространства он раскладывается на независимые компоненты так, как если бы он проходил по независимым информационным каналам. Качество этого преобразования легко проверить, поскольку любой исходный сигнал (измерения на черепе), по условию построения модели, должен быть представим в виде линейной комбинации координат морфопространства.

В кибернетической интерпретации морфопространство представляет собой модель регулятора (Ashby, 1956), который поддерживает внутреннее разнообразие системы в допустимых для неё границах, т. е. в гомеостатическом состоянии. Конкретные измерения черепа характеризуют итог работы всей совокупности механизмов в частном морфогенезе, т. е. в обобщённом виде содержат информацию о работе регуляторных механизмов. В модели морфопространства каждую координату можно соотнести с отдельным независимым регулятором или с существенной переменной, значения которой им контролируются. Работа регуляторных механизмов должна поддерживать дисперсию значений промеров на допустимом для организма уровне. Распределение микросостояний относительно координат морфопространства прямо связано с этой дисперсией и, следовательно, является характеристикой работы регулятора. Теоретические свойства кибернетического регулятора можно описать на языке теории информации (Ashby, 1956), что делает две трактовки нашей модели взаимодополняющими. Для обозначения

такого гипотетического регулятора в отношении морфологических структур мы ввели обозначение «морфорегулятор Эшби» (Пузаченко, 2013).

Синергетический анализ важен в исследованиях динамики (кинетики) систем. В данной работе аспекты динамики морфологического разнообразия будут затронуты в самой малой степени. Тем не менее, необходимо упомянуть, что координаты морфопространства эквивалентны «параметрам порядка» или «модам» в синергетических моделях систем. В случае модели черепа присутствие «мод» или «параметров порядка» выражается, например, в скоррелированном, упорядоченном варьировании значений отдельных промеров, в аллометрических отношениях, в существовании «блоков» промеров и соответствующих им костных структур, варьирование и разнообразие которых относительно независимо и, вероятно, контролируется относительно независимыми регуляторными механизмами.

Может показаться, что введение разных интерпретаций формально одной и той же модели излишне перегружает содержание понятия морфологического пространства. Однако именно в этом, т. е. в возможности использовать результат одной модели для исследования различных аспектов проблемы разнообразия, состоит основная цель её построения. В следующем разделе мы продемонстрируем некоторые преимущества такого подхода.

7. Морфологическое разнообразие черепа млекопитающих

Мы измерили значения макропараметров морфологического разнообразия черепа у 76 видов (только взрослые животные) — представителей 34 родов, 13 семейств и 5 отрядов (Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla, Rodentia, Soric-

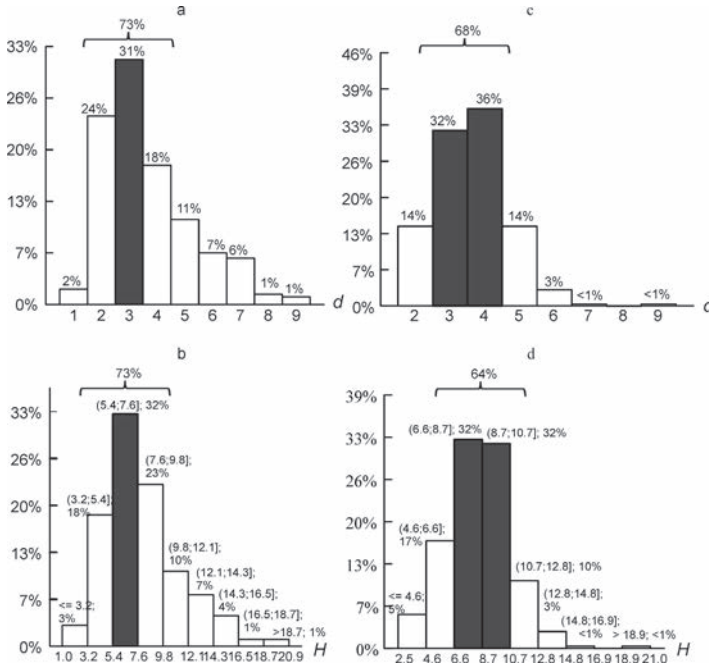


Рис. 2. Распределение значений макропараметров морфологического разнообразия для 305 моделей морфопространств: а – размерность морфопространства размеров черепа; б – валовая энтропия разнообразия размеров черепа; с – размерность морфопространства пропорций (формы) черепа; д – валовая энтропии разнообразия пропорций (формы) черепа.

Fig. 2. Distribution of macroparameters of morphological disparity for 305 morphospace models: а – dimensionality of skull size morphospace models; б – gross entropy of skull size morphospace models; с – dimensionality of skull shape morphospace models; д – gross entropy of skull shape morphospace models.

morpha) (Пузаченко, 2013). Для некоторых видов были получены модели морфопространств для подвидов или отдельных популяций (*Vulpes lagopus*, *Bison bonasus*, *Felis silvestris*, *Ursus arctos* и др.) и/или модели для самцов и самок (*Mustela* sp., *Ursus* sp. и др.). В нескольких случаях строились модели одновременно для нескольких видов одного надвидового таксона (*Sorex*, *Mustela*, *Meles*, *Felis*, *Spelearctos*, *Spalax*, *Nannospalax*, *Myospalax*, *Allactaga*, *Capra*, *Bison*, и др.).

Здесь представлены только результаты проверки гипотезы об ограниченности

морфологического разнообразия черепа, точнее — гипотезы об ограничении варьирования макропараметров разнообразия.

Гипотеза строится на предположении о том, что большинство морфосистем находится в относительно устойчивом, стационарном состоянии и должен существовать оптимальный уровень разнообразия, достаточный для обеспечения этой устойчивости. Кроме этого, у любой саморегулирующейся системы существует верхний уровень эффективности работы регуляторных механизмов (Эшби, 1966). Этот предел теоретически определяется:

Табл. 2. Статистики параметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих (305 моделей морфопространства).

Table 2. Statistics of the parameters of mammalian skull morphological disparity (305 morphospace models).

Макропараметр	Медиана	Min	Max
Разнообразие размеров черепа (305 моделей)			
d , размерность модели	3	1	9
H бит/микросостояние, валовая энтропия (бутстреп-оценка)	7.40 (7.72±0.638)	1	20.91
H_d , удельная энтропия (бутстреп-оценка)	2.18 (2.18±0.01)	0.41	2.48
MO , мера организованности (бутстреп-оценка)	0.18 (0.184±0.01)	0.06	0.29
Разнообразие пропорций (формы) черепа (305 моделей)			
d , размерность модели	4	2	9
H бит/микросостояние, валовая энтропия (бутстреп оценка)	8.55 (8.48±0.355)	2.53	20.98
H_d , удельная энтропия (бутстреп-оценка)	2.33 (2.33±0.02)	1.41	2.74
MO , мера организованности (бутстреп-оценка)	0.13 (0.127±0.004)	0.004	0.29

1) способностью регулятора контролировать значения существенных для системы переменных только в пределах необходимых для поддержания её стационарного состояния, и 2) существованием верхнего предела меры организованности системы, как следствие из теоремы о пропускной способности информационного канала (Shannon, 1949).

Размерность модели морфопространства размеров черепа в 73% случаев варьирует от 2 до 4 (медианное значение 3, табл. 2). Размерность модели морфопространства разнообразия пропорций черепа (рис. 2) в 68% случаев изменялось от 3 до 4 (медианное значение 4). Наиболее часто встречаемая размер-

ность морфопространства разнообразия размеров черепа 2 или 3 отражает наличие в черепе ориентированных «паттернов» организации, возникающих в евклидовом пространстве, чаще всего в обычном трёхмерном. Чем выше размерность, тем больше структур («блоков») в черепе изменяются независимо как друг от друга, так и от его общих размеров. Промеры черепа, варьирование которых имеет несколько независимых компонент (описывается несколькими координатами морфопространства), чаще всего сопоставимы с отдельными или немногими структурными элементами черепа. В группе таких комплексных измерений с наи-

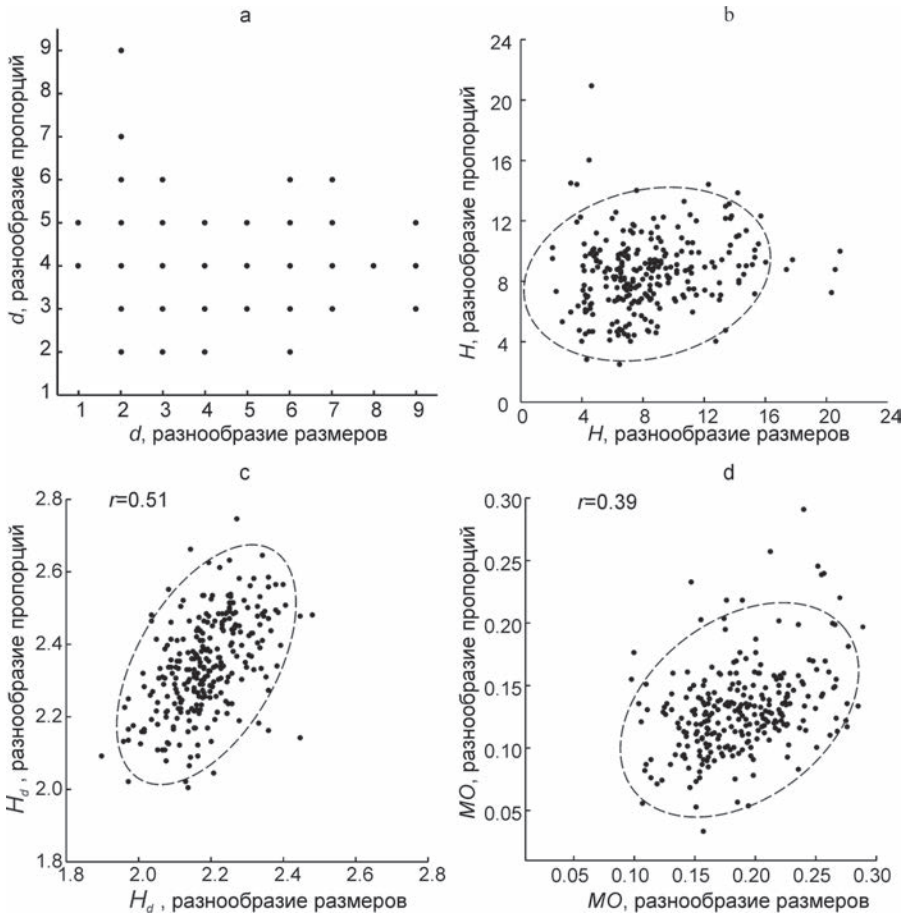


Рис. 3. Макропараметры морфологического разнообразия черепа для 305 моделей морфопространств: а – размерность моделей; б – валовая энтропия, с – относительная энтропия; д – мера организованности.

Fig. 3. Macroparameters of morphological disparity for 305 models of morphological spaces: а – dimensionality; б – gross entropy, с – relative entropy; д – measure of organization.

большой частотой встречаются промеры мозговой части, основания черепа, зубных рядов или отдельных зубов.

Размерность морфопространства пропорций черепа закономерно выше. Дополнительные размерности здесь возникают вследствие нелинейных взаимодействий размерных паттернов организации черепа; другими словами, за счёт аллометрических отношений.

Более 80% моделей имеют размерность не более 5. Можно полагать, что 3–4 макропеременные в подавляющем большинстве случаев удовлетворительно описывают разнообразие как размеров, так и пропорций черепа. В случае разнообразия размеров трёхмерное, а в случае разнообразия пропорций четырёхмерное морфопространства интерпретируются как соответствующие «нормы».

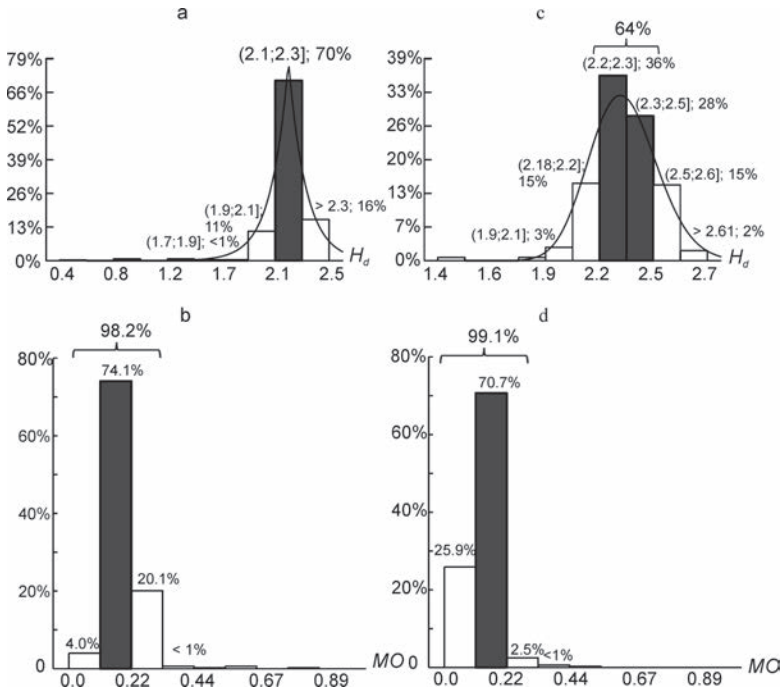


Рис. 4. Распределение значений макропараметров морфологического разнообразия для 305 моделей морфопространств. а – относительная (удельная) энтропия разнообразия размеров черепа; б – мера организованности размеров черепа; с – относительная (удельная) энтропия разнообразия пропорций (формы) черепа; д – мера организованности пропорций (формы) черепа.

Fig. 4. The distribution of macroparameters of morphological disparity for 305 morphospace models: а – relative entropy of skull size morphospace models; б – measure of organization of size morphospace models; с – relative entropy of skull shape morphospace models; д – measure of organization of shape morphospace models.

Размерности морфопространств разнообразия размеров и формы черепа изменяются независимо друг от друга (рис. 3).

Верхний предел размерности для моделей морфологических пространств (9, см. табл. 2) имеет пока только эмпирическое обоснование. Не исключено, что предел может быть обусловлен качественной потерей устойчивости систем при большем числе внутренних степеней свободы.

Отметим, что размерность 9 (без обоснования) является предельной в алго-

ритме НМШ, реализованном в Statistica; в SPSS и Systat заложены ещё более жёсткие ограничения — 6 и 5 координат, соответственно. Таким образом, разработчики программ ограничили возможности пользователей в целях экономии машинного времени, поскольку в итерационной процедуре НМШ объём вычислительных операций существенно возрастает не только с ростом числа наблюдений, но и с ростом размерности модели. Для расчётов моделей НМШ мы использовали

NCSS (Hintze, 2007), где нет таких программных ограничений на размерность.

Распределения величин валовой энтропии H характеризуются пиками, соответствующими пикам распределения размерности морфопространства d (рис. 2b,d). Соответственно, разнообразие пропорций черепа выше, чем разнообразие размеров (см. табл. 2). Разнообразие размеров черепа изменяется в среднем практически независимо от разнообразия его формы (рис. 3b).

Между величиной H и размерностью модели существует линейная зависимость: $H = 2.2d$ для разнообразия размеров ($r^2 = 0.87$) и $H = 2.3d$ для разнообразия пропорций ($r^2 = 0.77$). Коэффициенты при d соответствуют среднему значению относительной энтропии (рис. 4; табл. 2). Относительная энтропия в моделях разнообразия пропорций превышает энтропию соответствующих моделей разнообразия размеров черепа приблизительно на 0.16 бит ($p < 0.001$). В отличие от валовой энтропии, между соответствующими значениями H_d для размеров и пропорций черепа существует статистически значимая положительная корреляция (рис. 3 c), что может служить указанием на то, что в ряде случаев особенности регуляция размерных параметров могут заметно влиять и на разнообразие формы черепа.

Существенно более жёстко ограничено варьирование меры организованности (рис. 4b,d). «Экстремальный» класс MO включает более 70% наблюдений и занимает узкий интервал 10–11% от потенциального масштаба варьирования макропараметра. При этом практически все эмпирические значения не превышают величины 0.30. В случае низких значений меры организованности ожидается, что распределение микросостояний в морфопространстве будет приближаться

к равномерному. Напротив, если MO выше 0.3, то соответствующее распределение, либо не будет описываться ни каким из канонических распределений случайной величины, либо будет приближаться к распределению с сильно выраженной асимметрией. Между MO размеров и пропорций черепа показана очень слабая положительная корреляция (рис. 3d).

Анализ распределений значений макропараметров морфологического разнообразия (рис. 2, 4) позволяет сделать вывод о существовании ограниченных интервалов значений, в которых сосредоточена основная часть эмпирических наблюдений. Эмпирический факт присутствия выраженных интервалов наиболее вероятных выборочных значений макропараметров морфологического разнообразия («норм») черепа млекопитающих позволяет обосновать утверждение, что на процессы регуляции морфогенеза этой структуры в этом классе позвоночных наложены существенные, фундаментальные ограничения. Это следует из того факта, что существование любого инварианта в некотором множестве явлений подразумевает наличие ограничения разнообразия (Эшби, 1959).

На рис. 5a изображён пример мета-модели, построенной методом главных компонент, где в качестве переменных приняты макропараметры морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа. Здесь каждая точка соответствует одновременно двум моделям морфопространств. Возможно построение метамоделей только на основе параметров разнообразия размеров или только параметров разнообразия формы. Объединённая мета-модель имеет смысл, поскольку выше была продемонстрирована корреляция между некоторыми параметрами разнообразия размеров и формы черепа.

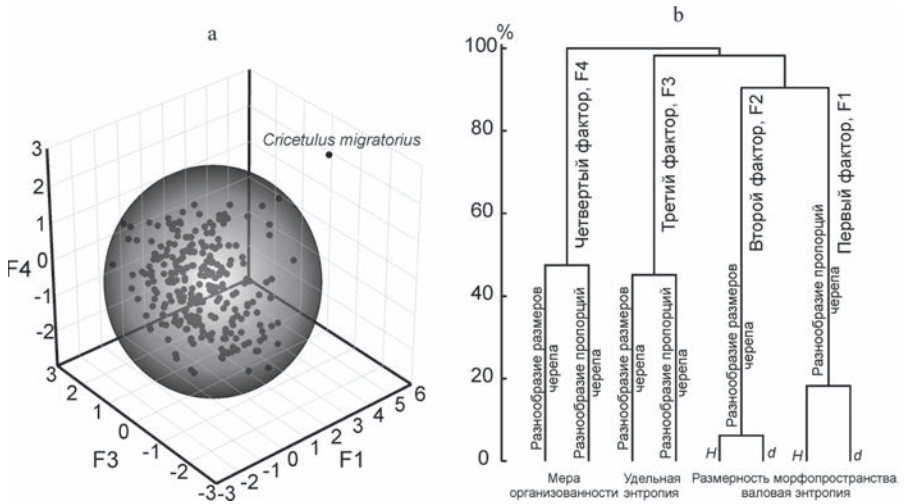


Рис. 5. Метамодель (главные компоненты) для 610 моделей морфопространств (каждая точка соответствует двум моделям морфопространств) (а) и классификация макропараметров морфологического разнообразия по нагрузкам на главные компоненты (б).

Fig. 5. Metamodel (principal components) for 610 morphospace models (each point corresponds to two morphospace models) (a) and classification of disparity macroparameters based of the loads on the principal components (b).

Координаты модели имеют смысл управляющих параметров (синергетическая интерпретация).

Структуру отношений между управляющими параметрами и макропараметрами морфологического разнообразия демонстрирует классификация (рис. 5b) на основе четырёх главных компонент, описывающих 86% дисперсии их значений.

Для метамодели аналогично рассчитана мера организованности $MO = 0.28$, которая существенно выше, чем для большинства моделей морфопространств. Это указывает на сильную асимметрию и эксцесс распределения точек в пространстве метамодели. Как бы то ни было, результат однозначно свидетельствует о существовании «правил», ограничивающих дисперсию значения макропараметров морфологического разнообразия.

В заключении раздела особо подчеркнём, что представленные результаты измерений разнообразия черепа были получены на основе различных схем первичных измерений. Различия касались как числа, так и набора промеров черепа, специфичных для разных крупных таксономических групп. Не было обнаружено корреляций между значениями макропараметров разнообразия и числом исходных промеров черепа (Пузаченко, 2013). Отсутствие чувствительности макроскопических параметров к системе первичных измерений черепа показывает, что избранные параметры характеризуют череп в целом, и «достаточная» информация о разнообразии так или иначе содержится в любом стандартном наборе, скажем, из 10–15 промеров. Инвариантность параметров морфологического разнообразия от системы первичных измерений соз-

даёт предпосылки для сравнительного исследования таксономически далеких и существенно различающихся морфологически объектов.

Представленные эмпирические данные позволяют сделать вывод о том, что для обобщённой (не зависящей от таксономии) морфосистемы черепа млекопитающих реализуется единственная область наиболее вероятных значений размерности, энтропии и меры организованности. Это соответствует гипотезе о пребывании большинства изученных морфосистем в стационарном состоянии и о существовании общих для данной группы организмов ограничений, наложенных на систему регулирования морфологического разнообразия черепа.

8. Моделирование морфологического разнообразия

Понятие морфологического регулятора Эшби в нашем случае включает всю совокупность возможных, но неизвестных нам в деталях, процессов генетического и эпигенетического контроля онтогенеза черепа, результат которых отражён в конкретных значениях первичных промеров черепа. Можно ли при этих общих условиях на основе модели морфопространства делать обоснованные заключения о качестве морфологической регуляции?

В кибернетике понятием «регулятор» обозначается абстрактный преобразователь информации в общем случае неизвестной природы. Регулятор осуществляет выбор того или иного состояния системы в зависимости от текущих значений состояния среды (внешней или внутренней). Цель регулятора — снижение дисперсии (разнообразия) жизненно важных для системы (существенных) переменных до системной нормы, в противодействии внешним или внутренним

возмущениям. Регулятор может достичь этой цели исключительно за счёт увеличения своего внутреннего разнообразия или сложности (закон необходимого разнообразия, Ashby, 1956). Разнообразие регулятора зависит от разнообразия среды, которое в простейшем случае ассоциируется с информационным шумом, приводящим к ошибкам при передаче информации и способным вывести систему из гомеостатического равновесия. Гипотетический случай, когда регулятор исправляет все ошибки, равносильен отсутствию информационной связи между ним и средой. Но в этом случае он не может выполнять и свои регуляторные функции. Таким образом, никакой регулятор не может обеспечить точный контроль и может гарантировать только невыход значений существенных переменных за допустимые границы.

Важное следствие из кибернетической модели заключается в утверждении об ограничениях эффективности любого регулирования в следующей форме: никакая система не может иметь эффективность, большую, чем детерминированная система, работающая как регулятор (Эшби, 1966).

Мы определили выше, что каждая координата морфопространства может быть интерпретирована как результирующая состояния существенной переменной. Соответственно, чем ниже дисперсия распределения микросостояний относительно избранной координаты, тем выше эффективность работы регулятора. Если распределение микросостояний морфосистемы соответствуют параметрам нормального распределения, энтропия пропорциональна квадратному корню из дисперсии: $H = \sqrt{\delta} \log_2 \sqrt{2\pi e}$. В общем случае целесообразно использовать фор-

мулу Шеннона, которая корректно определяется при любых типах распределений, она является более общей мерой разнообразия, чем дисперсия. Так как координаты морфопространства не зависят друг от друга (по условию построения модели), то фактически речь идёт о нескольких регуляторах, действующих независимо, и о нескольких независимых существенных переменных.

Далее сформулируем несколько гипотез о работе морфорегулятора Эшби: 1) регуляционные механизмы морфогенеза черепа млекопитающих приводят к общей и единственной норме для каждого макропараметра разнообразия; 2) регуляция общих размеров черепа в среднем осуществляется независимо от регуляции его формы. Если эти гипотезы верны, то нарушения работы регуляторов в виде существенного отклонения значений макропараметров от соответствующих норм могут служить указанием на действие внешних и внутренних факторов, вследствие которых морфосистема переходит в нестационарное состояние и, в том числе, может быть маркером эволюционных преобразований.

Для оценки эффективности работы морфорегулятора необходимо перейти от кибернетической к теоретико-информационной интерпретации модели морфопространства. Это существенно усилит её познавательную мощь за счёт расширения области определения и приложения ряда практических выводов теории.

Основы теории информации возникли в рамках прикладного направления — теории передачи информации, или теории связи (Shannon, 1948, 1949; Shannon, Weaver, 1949). Однако в силу инвариантности относительно природы источников и приёмников сигналов и природы самого сигнала, результаты теории информации

нашли широкое применение в различных областях естествознания. Уже У.Р. Эшби (Ashby, 1958) интерпретировал «регулятор» как канал связи между «разнообразием среды» и «разнообразием допустимых состояний системы».

Модель можно представить в виде графа, отражающего передачу регулирующего сигнала в условиях «шума» (рис. 6). Сигнал или «сообщение» состоит из совокупности значений допустимых состояний «существенных переменных системы». Здесь «корректирующий канал» R исполняет роль регулятора, снижающего дисперсию (энтропию) результирующего сигнала Z вследствие подавления «шума» D в основном канале связи. Количество шума, которое можно изъять из результирующего сигнала, ограничено энтропией, которая может быть передана через корректирующий канал, т. е. ограничено внутренним разнообразием регулятора $H(R)$ (Shannon, 1948). Другими словами, способность регулятора выполнять свою функцию зависит от его внутреннего параметра, который называется пропускной способностью. Отметим, что варианты «допустимых состояний системы» корреспондируются с нашими микросостояниями морфосистемы в морфопространстве. Естественно, что при этом речь идёт, как всегда, о выборочной оценке. Результирующий сигнал, таким образом, состоит из совокупности этих состояний и его переменной является валовая энтропия H .

Пропускная способность C характеризуется ограничениями на количество информации (разнообразия, энтропии), которое можно передать по каналу связи (Shannon, 1949). В принятых обозначениях она прямо пропорциональна ширине полосы частот (W) сигнала и логарифму отношения мощности сигнала (P) к мощности шума (N): $C = W \log_2(1 + P/N)$. Если полоса ча-

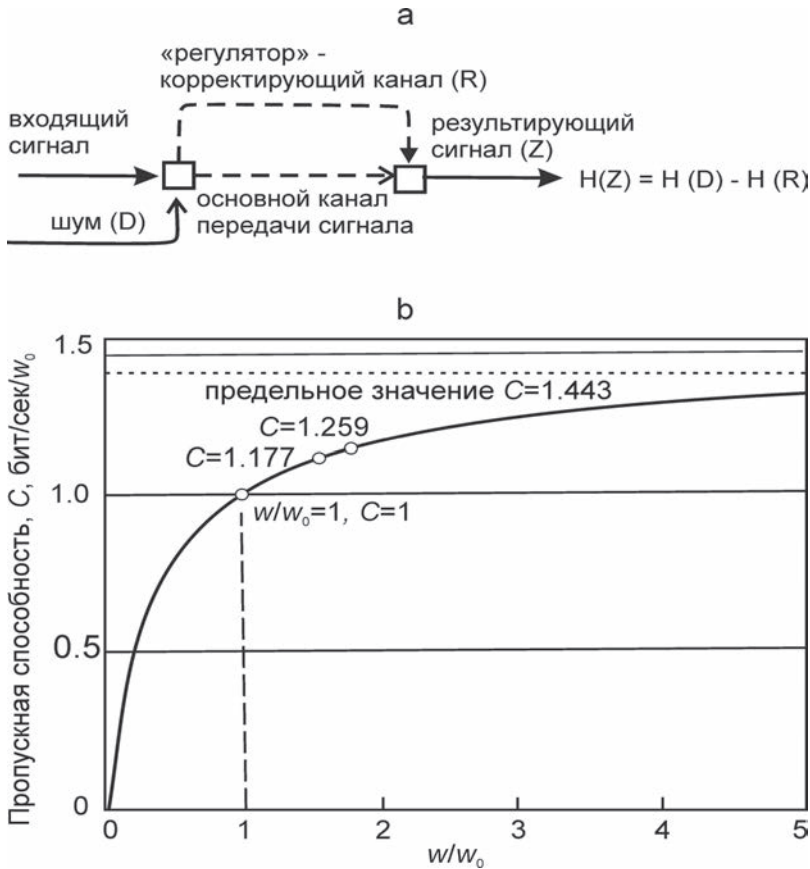


Рис. 6. а – модель, отражающая передачу регулирующего сигнала в канале связи в условиях «шума»; б – график величины пропускной способности канала связи C в зависимости от безразмерного отношения полосы частот W к частоте W_0 (по Shannon, 1949).

Fig. 6. а – correcting signal transmission model in a communication channel with the “noise”; б – graph of communication channel capacity C versus dimensionless ratio W/W_0 (after Shannon, 1949).

стот остаётся неизменной, то пропускная способность и, следовательно, эффективность канала связи определяется только отношением сигнал/шум (рис. 6). Таким образом, эффективность регулирующего канала C_R будет прямо пропорциональна его пропускной способности и обратно пропорциональна отношению мощностей сигнала и шума: $C_R = C/(P/N)$; в теории связи это коэффициент использования

канала по мощности, энергетическая эффективность (Васильев и др., 2008). При фиксированной мощности шума на единицу полосы частот, величина P/N тождественна полосе частот, а C_R представляет собой коэффициент использования канала по полосе частот (в теории связи это частотная эффективность).

Теперь определим, каким образом наши параметры морфологического разно-

образия корреспондируются с переменными формулы пропускной способности. Число независимых частот W прямо соотносится с размерностью морфопространства d . В варианте интерпретации модели с несколькими независимыми регуляторами, W приравнивается к единице и не влияет на оценку эффективности.

Валовая энтропия H пропорциональна числу возможных (допустимых) микросостояний и, поэтому характеризует пропускную способность морфологического регулятора.

В результате применения НМШ сигнал (от многих признаков) раскладывается на независимые компоненты. В теоретико-информационной интерпретации модели морфопространства, макропараметр H_d может быть содержательно связан с удельной (на независимый канал связи) величиной пропускной способности морфорегулятора.

После подстановки в выражение для пропускной способности значений удельной энтропии из табл. 2 получим такие оценки P/N : 1) для разнообразия размеров черепа $P/N \approx 2^{2.18} - 1 = 3.53$; 2) для разнообразия пропорций черепа $P/N \approx 2^{2.33} - 1 = 4.03$. При подстановке этих величин в уравнение для ϵ_R получаем, что средняя эффективность работы морфорегулятора Эшби для размеров черепа составляет 0.48 (48%), а для пропорций 0.46 (46%).

Вероятно, полученные оценки ϵ_R немного завышены, поскольку в них не учтена часть энтропии шума, «отфильтрованного» на стадии построения модели морфопространства. Эта энтропия включает: а) энтропию шума, предположительно «пропущенного» (незаблокированного) морфорегулятором, б) энтропию ошибок измерительного прибора, используемого для взятия промеров черепа, и в) энтропию случайных ошибок измерения,

связанных с человеком. Оценить вклад каждой из этих компонент практически невозможно, но для разнообразия размеров черепа можно прикинуть общее количество энтропии, не описываемой в модели морфопространства. В среднем, линейная комбинация координат морфопространства воспроизводит 70–80% (в среднем 75%) дисперсии исходных измерений черепа. Следовательно, недоучёт энтропии в модели составит величину порядка 6%. Принимая эту оценку без учёта ошибок измерений, скорректированная эффективность работы морфорегулятора размеров черепа составит около 0.465. Таким образом, вкладом неучтённого в модели морфопространства разнообразия в большинстве случаев можно пренебречь.

Практический вывод из приведённых рассуждений состоит в том, что совокупную работу множества частных механизмов биологической регуляции морфогенеза можно оценивать количественно, используя в качестве исходных данных стандартные промеры черепа.

С точки зрения теории, эффективность регуляции (ограничения) морфологического разнообразия черепа млекопитающих прямо связана с пропускной способностью регулятора как канала связи. Ниже мы будем вынуждены рассмотреть более подробно фундаментальные ограничения, накладываемые на варьирование пропускной способности. При расширении или сужении полосы частот W (т. е. при снижении или увеличении степеней свободы системы) пропорционально возрастает или снижается мощность шума в регуляторе: $N = N_0 W$, где N_0 — удельная мощность шума на единицу измерения частоты сигнала. Обозначим $W_0 = P/N_0$ как частоту сигнала, при которой его мощность P равна удельной мощности шума (N_0). Тогда выражение для пропускной

способности канала можно записать в следующем виде: $C/W_0 = (W/W_0) \log_2 [1 + (W/W_0)]$ (Shannon, 1949). На рис. 6б показан график величины C/W_0 в зависимости от безразмерного отношения полосы W/W_0 . По мере расширения полосы частот пропускная способность быстро растёт до тех пор, пока суммарная мощность шума не становится близкой к мощности самого сигнала ($W/W_0=1$). Затем рост пропускной способности замедляется и график стремится асимптотически к величине $C = W_0 \log_2 \left[\lim_{(W/W_0) \rightarrow \infty} (1 + 1/(W/W_0))^{(W/W_0)} \right] = W_0 \log_2 e \approx 1.443W_0$, которая в 1.443 бит раз больше, чем пропускная способность канала при $W_0 = W$, 1 бит/сек. Таким образом, получается, что пропускная способность любого информационного канала принципиально ограничена независимо от природы канала и от природы передаваемого по нему сигнала.

Ограничения морфорегулятора по пропускной способности, т. е. способности к осуществлению регуляции, принципиальны и порождают антиномию между качеством регулирования и способностью к реагированию регулятора на внешние воздействия. Теоретически, идеальный морфорегулятор мог бы поддерживать очень узкий, но не нулевой, диапазон варьирования размеров и пропорций черепа, обеспечивая поддержание морфосистемы в устойчивом, практически детерминированном состоянии. Такой регулятор должен был бы иметь относительно низкую пропускную способность, высокую эффективность и осуществлять свои функции в условиях относительно низкой мощности шума. Результаты нашего исследования показывают, что для черепа млекопитающих компромисс между жёсткостью регулирования и способностью регулятора к реагированию

на потенциальные возмущения среды смещён в сторону последней. Вероятно, относительно низкая эффективность регулирования компенсируется за счёт высокой чувствительности регуляторных механизмов. В более широком контексте это противоречие онтологически связано с: 1) противоречием между морфологической и экологической специализацией организмов и их способностью к адаптации к изменяющимся условиям среды, 2) противоречием между количественным ростом организма и его внутренней дифференциацией, 3) противоречием между процессами микро- и макроэволюции, 4) противоречием между внутренней сложностью организации системы, способностью к эволюционным преобразованиям и её устойчивостью.

Теперь нам остаётся определить роль третьего макропараметра морфологического разнообразия — меры организованности. Распределение эмпирических значений меры организованности (рис. 4b,d) косвенно указывает на исключительную важность этого параметра разнообразия.

Пропускная способность регулятора может быть записана как линейная функция от меры организованности: $C = (1 - MO) \log_2 e$. Величина MO в точке перегиба графика ($W/W_0 = 1$, $C/W_0 = 1$) равна: $MO = 1 - (H/H_{\max}) = 1 - (1/\log_2 e) \approx 1 - 0.693 \approx 0.31$. Далее, подставляя значения MO из табл. 2, получаем оценку средней пропускной способности: 1) для морфорегулятора разнообразия размеров черепа $C = 1.177$ бит и 2) для морфорегулятора разнообразия пропорций черепа $C = 1.259$ бит. Обе полученные величины лежат выше критического значения 1 бит (рис. 6б). Это означает, что морфосистема черепа, точнее, её обобщенный морфологический регулятор, действительно «жертвует» качеством (эффективностью) регулирова-

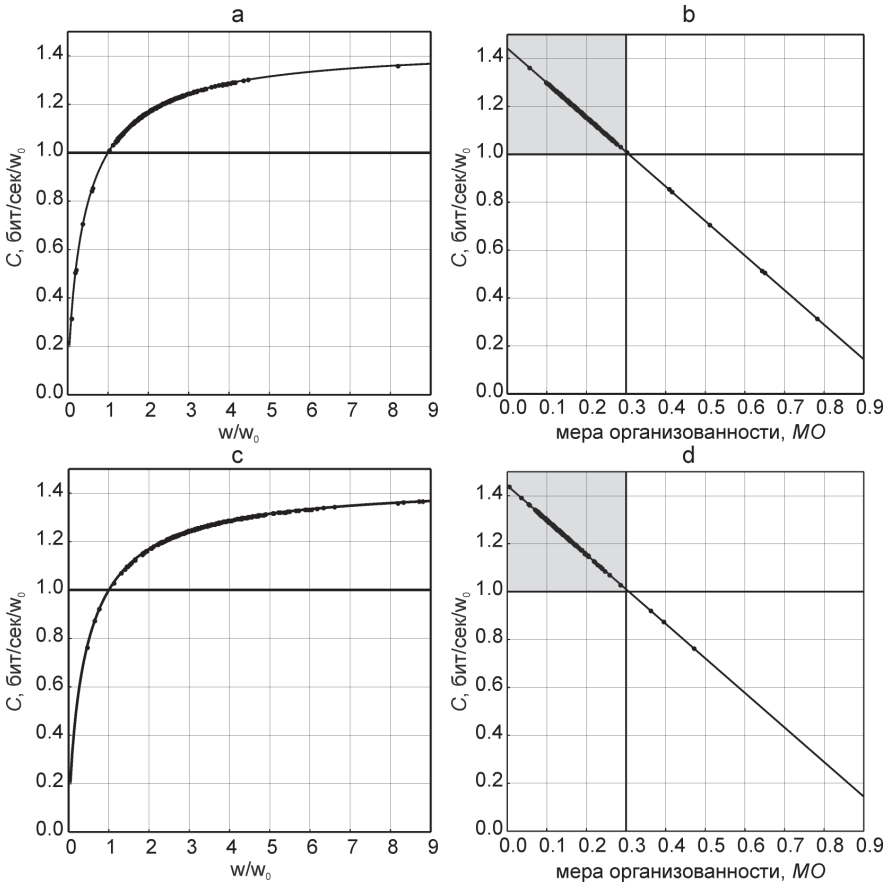


Рис. 7. Графики пропускной способности гипотетических обобщённых морфорегуляторов размеров (а) и пропорций (с) черепа, построенные по реальным значениям удельной энтропии; корреляция меры организованности (МО) размеров и пропорций черепа с пропускной способностью обобщённого морфорегулятора C (b, d).

Fig. 7. Plots of communication channel capacity for hypothetical generalized morphoregulators of skull size (a) and shape (c) disparity based on the real values of relative entropy; b, d– correlation between measure of organization (MO) of skull size and shape disparity and channel capacity of generalized morphoregulators C (b, d).

ния разнообразия в пользу большей пропускной способности.

На рис. 7 представлены графики пропускной способности морфорегуляторов разнообразия размеров и пропорций черепа, построенные по реальным данным и соответствующие зависимости между

MO и пропускной способностью. Видно, что подавляющее число наблюдений не превышает теоретическое критическое значение 0.31. Мы полагаем, что это совпадение эмпирических данных и следствий теории информации не случайно: механизмы, регулирующие параметры

черепа в онтогенезе, вне зависимости от их частных особенностей подчиняются общим принципам, ограничивающим их возможности по качеству передачи управляющих сигналов.

В 1959 г. Х. Фёрстер впервые предложил использовать информационную избыточность в качестве меры внутренней упорядоченности системы, возникающей в процессе её самоорганизации. Он же постулировал, что при моделировании сложной системы «среда» и «система» должны рассматриваться вместе (Foerster, 1960). Конкретные механизмы повышения внутренней организации могут быть весьма разнообразны, но их работа не должна противоречить ограничениям, сформулированным выше в терминах теории информации. Изменение внутреннего порядка и разнообразия могут происходить за счёт: 1) изменений параметров распределения элементов системы, обладающих разными свойствами, 2) изменений (перераспределения) элементов с разным значением одного и того же свойства (признака), 3) образования связей между элементами (изменение условных вероятностей). Все перечисленные процессы приводят к локальному снижению энтропии и разнообразия (в смысле evenness, balance) и, соответственно, к росту информации в системе.

Может ли внутренний регулятор системы поддерживать гомеостатический уровень внутреннего разнообразия на фоне процессов самоорганизации? Гипотетически это возможно при «размножении» элементов системы или увеличении числа внутренних степеней свободы (Пузаченко, 1992). В последнем случае возникают независимые уровни регуляции. Рост размерности (числа степеней свободы) регулятора выражается в автономизации регуляции отдельных подсистем, которые

на практике в черепа млекопитающих можно объективно выделить. В моделях это должно отразиться на размерности морфологического пространства. Для сохранения баланса организованности (информации) и разнообразия (энтропии), рост размерности морфопространства и соответствующий рост валовой энтропии должен быть компенсирован повышением эффективности работы морфорегулятора. На практике мы должны наблюдать снижение удельной энтропии H_d . Однако для черепа млекопитающих компенсационное снижение H_d в среднем отсутствует и, как было показано выше, рост размерности всегда сопровождается линейным ростом энтропии. Исходя из этих данных, можно сделать вывод о том, что рост меры организованности морфорегулятора черепа выше критического уровня, лежащего в районе 0.3, видимо более неблагоприятен, чем высокая энтропия и неизбежные затраты на борьбу с шумами. Следовательно, процессы самоорганизации в черепа могут осуществляться только на фоне опережающего роста внутреннего разнообразия и/или сложности морфорегулятора Эшби.

Из предположения о стационарности состояния морфосистемы черепа следует, что эмпирически определённый интервал размерности моделей морфопространства, равный 3–4 (= оптимальное число независимых полос частот = число независимых информационных каналов = число степеней свободы), должен рассматриваться как оптимальный. При этом пропускная способность морфорегулятора на один канал (= одну размерность модели) принимает значения около 1.18 бит (размеры черепа) и 1.26 бит (форма черепа).

В нашей выборке крайне редко встречались модели морфопространств с очень

высокой (до 8–9) и очень низкой (1) размерностью. Верхний предел размерности морфосистемы соответствует очень высокой пропускной способности морфорегулятора, близкой к максимально возможной. Существенное отклонение размерности модели морфопространства от «нормы» должно рассматриваться как вероятный признак нахождения всей морфосистемы в нестационарном состоянии. Каждый такой случай необходимо исследовать отдельно и проверять различные объясняющие гипотезы. Среди всех построенных нами моделей морфопространств только пять (< 1.5%) имели размерности 8 и 9, причём только одна из них описывала разнообразие пропорций черепа. Для всех моделей разнообразия размеров черепа формальная причина очень высокой размерности заключалась в присутствии измерений, дисперсия которых либо не зависела от дисперсии общих размеров черепа (например, *Myospalax myospalax*), которая воспроизводится первой координатой морфопространства, либо включала две или даже три (*Paradipus stenodactylus*) независимые компоненты, воспроизводимые, соответственно, координатами с номерами больше 1.

Например, высокая размерность модели для самцов и самок *Felis catus* связана с разнообразием размеров клыков, верхней диастемы, слуховых барабанов, затылочной кости, но не промеров, характеризующих общие размеры черепа; индивидуальные модели для самцов и самок в отдельности имели размерность 3. Мера организованности также находилась в пределах варьирования нормы для этого макропараметра разнообразия. Поэтому высокая размерность модели в данном случае, вероятно, объясняется половым диморфизмом в регуляции отдельных структур черепа.

Сложная структура морфологического разнообразия черепа цокоров *Myospalax epsilanus* с территории Китая и Забайкальского края (Россия) выразилась в альтернативе построения двух моделей морфопространства с тремя (воспроизводит около 70% дисперсии морфологических дистанций) и девятью (86.5% дисперсии) координатами. Обычно такая ситуация служит указанием на присутствие «скрытой» иерархии в данных. Есть основания полагать, что цокоры, обитающие в России и на приграничных территориях Китая, морфологически и генетически разнородны (Puzachenko et al., 2014), а высокий уровень их разнообразия, возможно, является индикатором современного процесса видообразования.

Наверно наиболее интересный пример в нашей выборке представляет череп серого хомячка *Cricetulus migratorius* (рис. 5а). Экстремальная размерность морфопространства пропорций черепа (9) у этого вида сочетается с относительно высокими значениями меры организованности и низким разнообразием размеров черепа (размерность модели 2). Варьирование формы черепа в значительной степени носит случайный характер (шум); существенная доля дисперсии не описывается в рамках модели морфопространства даже такой высокой размерности. При этом относительно первой (основной) координаты морфопространства распределение микросостояний бимодально, но при этом не связано с полом. Оказалось, что, используя координаты морфопространства как переменные, возможно построить две разные по содержанию классификации особей, которые, однако, равноценны по своим статистическим параметрам. Учитывая экстремальную величину размерности морфопространства, можно предположить существенное

отклонение морфосистемы серого хомячка от стационарного состояния, возможно обусловленное процессами внутривидовой дифференциации.

Формально, с позиции кибернетики и теории информации, увеличение размерности морфопространства может отражать расщепление полосы частот регулятора по независимым каналам в качестве меры борьбы с шумами в условиях неустойчивости морфосистемы. С позиции синергетики (Хакен, 1991; Климонтович, 2001; Хакен, Хакен-Крель, 2002 и др.) состояние системы с большим числом степеней свободы или параметров порядка может маркировать ситуацию, предшествующую так называемому неравновесному фазовому переходу (т. е. необратимой эволюции) системы с сохранением в будущем гораздо меньшего числа степеней свободы. С биологической точки зрения высокая размерность морфопространства формы черепа у серого хомячка означает большую свободу в формировании пропорций отдельных отделов черепа за счёт их независимой регуляции на фоне достаточно жёсткого ограничения на варьирование общих размеров. Отметим ещё раз, что состояния морфосистем, подобные описанным выше, встречаются редко, что не противоречит гипотезе о стационарном состоянии морфосистем, как о наиболее вероятном.

Подробный анализ гипотез о динамике макропараметров разнообразия биологических систем, таких как череп млекопитающих, в их индивидуальном развитии или в эволюции выходит за рамки данной статьи. Возможности подобного анализа существенно ограничены недостатком эмпирических данных. Тем не менее, в силу важности этой темы кратко рассмотрим здесь некоторые результаты. Примеры онтогенетической динамики параметров

разнообразия черепа представителей нескольких отрядов млекопитающих (*Martes martes*, *Vulpes lagopus*, *Bison bonasus*, *Spalax microphthalmus*, *Castor fiber*) приведены в наших работах (Пузаченко, 2013; Puzachenko, Korablev, 2014). Они свидетельствуют пока в пользу гипотезы о квазициклических изменениях параметров разнообразия морфологического регулятора не только в период основного роста черепа, но и в течении всей жизни животного. Конкретно, в ходе постнатального онтогенеза морфосистема черепа претерпевает обратимые (в отношении переменных морфологического разнообразия) переходы между: а) более упорядоченными и организованными и б) менее упорядоченными и менее организованными состояниями. При этом амплитуда колебаний параметров морфологического разнообразия зависит от возрастной стадии таким образом, что в начальный период роста она выше, чем во взрослом состоянии, но может вновь возрастать на финальной (сенильной) стадии онтогенеза.

В этих выводах представляется наиболее важным, что не было обнаружено последовательного (градуального) возрастания внутреннего порядка (организованности) в постнатальном онтогенезе черепа. На этом фоне дисперсия значений меры организованности поддерживалась в относительно узком коридоре, величина MO не выходила за свой критический уровень (≈ 0.31), пропускная способность морфорегулятора Эшби изменялась от высокой (высокое внутреннее разнообразие) до низкой (низкое внутреннее разнообразие). Общая картина усложняется относительной независимостью регулирования разнообразия размеров и формы черепа, о чём уже было упомянуто выше. При этом разные по сочетанию значений параме-

тров разнообразия состояния морфосистемы в целом коррелируют с известными фазами роста в постнатальном онтогенезе, описываемого S-образной кривой: 1) «латентная» фаза — низкий уровень организованности размеров и относительно высокий уровень организованности пропорций черепа, 2) относительно короткая фаза быстрого роста — высокий уровень организованности размеров и высокое разнообразие формы черепа, 3) фаза ограниченного изменения размеров — взрослые (половозрелые), но не старые животные — рост организованности разнообразия формы черепа при относительно низкой организованности разнообразия его размеров, 4) финальная, сенильная фаза, старые животные — падение организованности разнообразия как размеров, так и формы черепа.

В целом, все теоретически возможные варианты изменений систем укладываются между полностью детерминированной и полностью вероятностной динамикой. Этим крайностям соответствует детерминированная и вероятностная система регулирования. Если речь идёт о статичном рассмотрении системы, как в нашем примере черепа млекопитающих, то здесь каждое микросостояние может быть интерпретируемо как проекция некоторой динамической (неизвестной) траектории системы в локальной модели морфопространства. Поэтому по макропараметрам морфологического разнообразия можно с определёнными ограничениями судить и о характере управления, и о потенциальном характере динамики морфосистемы.

Минимальное значение организованности достигается в случае случайного и равномерного распределения микросостояний по объёму морфопространства. Для идеального равномерного распределения величина MO должна сколь угодно

но близко приближаться к нулю с ростом числа наблюдений. Такое распределение соответствует чисто вероятностной и непредсказуемой динамике, в которой все возможные состояния имеют примерно равную вероятность осуществления. Эмпирическое значение MO для выборок с реалистичными величинами N составляет около 0.08. Морфосистемы с $MO < 0.1$ относятся к категории вероятностных или стохастических систем (Бир, 1963), а их регулятор характеризуется очень высокой пропускной способностью и низкой эффективностью. Для моделей с нормальным распределением микросостояний в морфопространстве расчётное среднее значение меры организованности лежит в районе 0.24. Хотя речь идёт о случайном гауссовом распределении, дисперсия здесь явно ограничена, что привносит определённый квазидетерминизм. Более жёсткие ограничения реализуются, например, в случае сильно асимметричного гамма-распределения микросостояний. Для него оценка MO составляет уже около 0.46, т. е. превышает критический уровень 0.31.

В пределе, для морфосистемы с абсолютно детерминированной регуляцией мера организованности равна единице, а проекция динамической траектории в морфопространстве будет представлена единственной точкой. В качестве примеров детерминированных, в том числе сложных, систем обычно приводят приборы и автоматы, созданные человеком (автопилот, компьютер, двигатель автомобиля и т. п.). Но и естественные физические системы на микро- и макроуровне часто характеризуются детерминированным поведением. Среди биологических систем детерминированные системы встречаются существенно реже; кроме этого, для биологических систем типична смена режимов динамики. По нашим данным, нор-

мальный диапазон варьирования MO для морфосистем черепа лежит в интервале от 0.1 до 0.22 при верхней границе около 0.31. Соответственно, морфологическая система черепа млекопитающих относится к третьей, промежуточной категории, а именно к категории вероятностно-детерминированных систем (Бир, 1963).

9. Заключение

Морфоразнообразие черепа млекопитающих является одним из аспектов проявления более общего явления — биологического разнообразия организмов, которое в свою очередь, рассматривается нами как частный случай феномена разнообразия материальных систем. Формальная основа развиваемого подхода базируется на нескольких аксиоматических утверждениях. Основное из них постулирует казуальное единство эволюции неживой материи Вселенной и живого вещества на Земле. Следствием этого единства является всеобщность фундаментальных законов (ограничений) эволюции.

В работе предложена статистическая модель — точнее, ряд сопряжённых моделей: «морфосистема» ↔ «модель морфопространства» ↔ «метамодель» — для описания этого явления (Пузаченко, 2013), позволившая включить в контекст исследования результаты теории информации и кибернетики, а также проверить на нашем объекте ряд связанных с ними гипотез.

Для измерения морфологических дистанций между особями (элементами морфосистемы) определены оптимальные метрики — дистанция Евклида (различия по размерам черепа) и ранговая корреляция Кендалла (различия по форме черепа).

Морфопространство строится как обычная многомерная модель методом неметрического многомерного шкалирования. Совокупность дистанций между

образами элементов морфосистемы в морфопространстве определяет его уникальную внутреннюю структуру. В свою очередь, структура модельного пространства характеризует уникальное макросостояние морфосистемы.

Морфологическое разнообразие представляет совокупность разных свойств структуры морфопространства, начиная с самой размерности модели. Все функции, построенные на основе распределения образов элементов морфосистемы или микросостояний, являются макропараметрами морфосистемы. В статье для иллюстрации подхода в качестве макропараметров использованы размерность модели и три информационных индекса — валовая энтропия (энтропия Шеннона), удельная энтропия и мера организованности. Потенциальный перечень макропараметров, связанных с разными аспектами морфологического разнообразия, существенно шире.

Анализ результатов выявил чёткие закономерности реализации морфологического разнообразия черепа, в том числе существенные ограничения варьирования характеризующих его параметров. Параметры морфологического разнообразия являются макропараметрами черепа как целого и практически не зависят от системы первичных измерений, что обеспечивает корректность количественного сравнения представителей разных таксономических групп.

Анализ распределений значений макропараметров морфоразнообразия выявил существование очень узких интервалов, в которых сосредоточена основная часть эмпирических значений. Мы сопоставили эти интервалы с «нормами», характеризующими область стационарного состояния морфосистем черепа, вероятно, общую для млекопитающих. Резкое

отклонение наблюдаемых значений хотя бы одного параметра разнообразия от «нормы» мы склонны рассматривать как признак неустойчивости всей системы.

Обнаружено, что варьирование меры организованности разнообразия как размеров, так и формы черепа подчиняется теореме о пропускной способности канала связи К. Шеннона.

Величина меры организованности 0.31, вероятно, является инвариантной для черепа млекопитающих и одновременно маркирует верхнюю границу интервала значений параметра, внутри которого в принципе возможна реализация стационарного состояния морфосистем. Более высокая организованность приводит к снижению скорости передачи информации в системе регуляции, что вероятно критически сказывается на работе морфорегуляторных процессов. Подавляющее число исследованных морфосистем демонстрирует очень высокую пропускную способность. Из теории следует, что такая пропускная способность предполагает осуществление регуляции морфогенеза в условиях высокой мощности «теплового шума», существенно превышающей мощность «полезного сигнала». Динамика таких систем частично предсказуема на уровне определения границ множества возможных состояний, но для таких систем невозможно привести строгое (исчерпывающее) описание работы их регуляторных механизмов из-за существенного вклада стохастичности.

У.Р. Эшби предполагал (Эшби, 1966), что системы должны «стремиться» к повышению эффективности управления процессами самоорганизации за счёт совершенствования регуляторных механизмов. Другими словами, регулятор должен «стремиться» при всех ограничениях к детерминированному поведению ($MO >$

0.31). С другой стороны, на уровне относительно целостной системы, такой как череп, мы наблюдаем противоположную тенденцию, когда в работе регулятора присутствует мощная стохастическая, вероятностная компонента ($MO < 0.31$). Таким образом, в данном случае эмпирические данные не подтверждают теоретические предположения об эволюции регулятора.

В целом, результаты исследования могут служить обоснованием правомерности применения инструментария теории информации и кибернетики для описания и моделирования морфологического разнообразия. Особенно продуктивно для обобщённого описания представление морфосистемы как модели гомеостатического регулятора, или морфологического регулятора Эшби. Модель морфопространства позволяет количественно охарактеризовать работу этого регулятора, включая его пропускную способность и эффективность. Эти оценки в обобщённой форме характеризуют совокупность работы всех регуляторных механизмов в черепе и позволяют формулировать предположения о характере эволюционной динамики морфосистем.

Так, основной вывод из анализа меры организованности об ограничении пропускной способности морфорегулятора Эшби «снизу» предполагает исключительно вероятностно-детерминированную динамику морфосистем. Можно утверждать, что эволюция совокупных регуляторных механизмов морфогенеза от молекулярного уровня до уровня целой структуры, такой как череп млекопитающих, не привела к детерминизму и высокой эффективности (по формальным критериям теории связи) регуляции.

Отметим, что близкая по содержанию проблема обычно рассматривается в со-

временной теории управления (социальные науки) в отношении как принятий управленческих решений, так и управляемых систем (Теория управления, 2005), особенно в рамках парадигмы, в которой организации рассматриваются как открытые системы с вероятностным поведением (Бурганова, 2009). Последний пример демонстрирует содержательную связь, казалось бы, частной проблемы морфологического разнообразия черепа млекопитающих с более общей проблемой регулирования сложных, в том числе социальных систем. Однако основная фундаментальная проблема состоит не столько в раскрытии множества частных механизмов регуляции или, в более общей форме, механизмов эволюции, действующих в разных материальных системах, а в ответе на вопрос: почему в условиях известной нам Вселенной возможно существование очень сложных систем с вероятностно-детерминированной регуляцией, таких как живые организмы, экологические и биосоциальные системы, возникшие и эволюционирующие на «кромке хаоса» (Арзумян, 2012)?

Теоретически, одно из возможных преимуществ поддержания высокого уровня стохастичности морфорегулятора Эшби состоит в высокой чувствительности к возмущениям среды, которая понимается в самом широком контексте. Эта чувствительность пропорциональна пропускной способности. Неизбежная плата в виде несовершенства регуляционных механизмов и связанных с этим дополнительных затрат (высокая избыточность информационных кодов, дублирование систем управления и передачи информации, соответствующие энергетические затраты, и т. д.) компенсируется возможностью

для сложной неравновесной открытой системы находиться и поддерживать стационарное состояние в случайно варьирующей среде.

Вероятностно-детерминированная динамика характерна для моделей реальных объектов, относимых к классу *очень сложных систем*, таких как био- и социальные системы. Поэтому основные результаты исследований информационно-статистических свойств таких объектов, как череп млекопитающих, могут быть экстраполированы и на другие сложные системы.

Предложенная модель морфопространства, её интерпретации и связанные с ней параметры разнообразия дают принципиальную возможность корректного количественного сравнения морфологического разнообразия у эволюционно далеких организмов (не только разных отрядов млекопитающих) на основе традиционных морфологических переменных.

В дальнейшем необходимо расширить не только спектр объектов исследования морфологического разнообразия за счёт представителей позвоночных животных и беспозвоночных животных, но уделить особое внимание исследованию динамики параметров разнообразия на разных пространственно-временных масштабах.

Благодарности

Мы выражаем признательность Г.Ю. Любарскому за продуктивную критику первоначальной версии статьи и И.Я. Павлинову за любезное приглашение к участию в данном сборнике.

Морфометрические данные по *Cricetus migratorius* любезно предоставлены сотрудником Зоологического музея МГУ В.С. Лебедевым.

Литература

- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. 1989. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. Москва: Финансы и статистика. 607 с.
- Арзуманян Р. 2012. Кромка Хаоса. Сложное мышление и сеть: парадигма нелинейности и среда безопасности XXI века. Москва: Издательский дом «Регнум». 600 с.
- Арманд А.Д. 1988. Самоорганизация и саморегулирование географических систем. Москва: Наука. 261 с.
- Бир С. 1963. Кибернетика и управление производством. Москва: Физматгиз. 275 с.
- Бурганова Л.А. 2009. Теория управления. Учебное пособие. Москва: Инфра-М. 153 с.
- Васильев К.К., Глушков В.А., Дормидонтов А.В., Нестеренко А.Г. 2008. Теория электрической связи: учебное пособие. Ульяновск: УлГТУ. 452 с.
- Вернадский В.И. 1978. Живое вещество. Москва: Наука. 358 с.
- Вернадский В. И. 1988. Проблема времени, пространства и симметрии. 1920–1942. Философские книги натуралиста. Москва: Наука. 520 с.
- Зотин А.И., Зотин А.А. 1999. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. Москва: Наука. 495 с.
- Капица С.П. 2010. Парадоксы роста: Законы развития человечества. Москва: Альпина Нон-фикшн. 192 с.
- Климонтович Ю.Л. 2001. Статистическая теория открытых систем. Том 3. Москва: Янус-К. 508 с.
- Климонтович Ю.Л. 2002. Введение в физику открытых систем. Москва: Янус-К. 284 с.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 138 с.
- Кульбак С. 1967. Теория информации и статистика. Москва: Наука. 408 с.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora). — Зоологический журнал, 82 (7): 839–851.
- Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. 1976. Теоретическая физика. Том V. Статистическая физика. Часть 1. Москва: Наука. 584 с.
- Левич В.Г. 1954. Введение в статистическую физику. Москва: Гос. изд-во технико-теоретической лит-ры. 528 с.
- Майнцер К. 2009. Сложносистемное мышление: Материя, разум, человечество. Новый синтез. Москва: Книжный дом «ЛИБРОКОМ» 464 с.
- Мартюшев Л.М., Селезнев В.Д. 2006. Принцип максимума производства энтропии в физике и смежных областях. Екатеринбург: ГОУ ВПО УГТУ-УПИ. 83 с.
- Николис Дж. 1989. Динамика иерархических систем: Эволюционное представление. Москва: Мир. 490 с.
- Павлинов И. Я., Нанова О. Г., Спасская Н.Н. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости. — Журнал общей биологии, 69 (5): 453–459
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. Москва: Прогресс. 432 с.
- Пузаченко А.Ю. 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов. — Зоологический журнал, 80 (3): 1–15.
- Пузаченко А.Ю. 2013. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва: ИПЭЭ РАН. 48 с.
- Пузаченко Ю.Г. 1992. Общие методологические вопросы информации. — Экоинформатика: теория, практика, методы и системы. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. С. 7–78.
- Пузаченко Ю.Г. 2009. Биологическое разнообразие в биосфере — системологический и семантический анализ. — Биосфера, 1 (1): 25–38.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. Москва: Иностранная лит-ра. 358 с.
- Стратонович Р.Л. 1975. Теория информации. Москва: Советское радио. 424с.

- Урсул А.Д. 2012. Темная материя и универсальная эволюция. Универсальная и глобальная история. Эволюция вселенной, земли, жизни и общества. Волгоград: Учитель. С. 208–231.
- Хакен Г. 1991. Информация и самоорганизация: Макроскопический подход к сложным явлениям. Москва: Мир. 240 с.
- Якимов В.Н. 2015. Методология анализа скейлинга таксономического, филогенетического и функционального разнообразия биотических сообществ. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород: Инст. биологии и биомедицины. 47 с.
- Хакен Г., Хакен-Крель М. 2002. Тайны восприятия. Москва: Инст. компьютер. исследований. 272 с.
- Эбилинг В., Энгель А., Файстель Р. 2001. Физика процессов эволюции. Москва: Эдиториал УРСС. 328 с.
- Эшби У.Р. 1966. Принципы самоорганизации. Москва: Мир. С. 314–343
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. Москва: Наука. 365 с.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Yu., Wiig Ø. 2009. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia. — *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 157 (3): 433–450.
- Ashby Y.W.R. 1956. An introduction to cybernetics. London: Chapman & Hall. 295 p.
- Annala A., Salthe S. 2010. Physical foundations of evolutionary theory. — *Journal of Non-Equilibrium Thermodynamic*, 35 (2): 301–321
- Baranger M. 2001. Chaos, complexity and entropy: A physics talk for non-physicists. Wesleyan University Physics Dept. Colloquium. <http://necsi.org/faculty/baranger.html> (01.12.2011).
- Bertalanffy L., von. 1962. General system theory: A critical review. — *General Systems*, 7 (1): 1–20.
- Brooks D.R. 1990. Searching for a general theory of biological evolution. — *Journal of Ideas*, 1 (1): 35–46.
- Brooks D.R. 2001. Evolution in the information age: Rediscovering the nature of the organism. Semiotics, Energy, Evolution and Development. <http://www.library.utoronto.ca/> see (20.11.2015).
- Brooks D.R., Wiley O.E. 1986. Evolution as entropy: Toward a unified theory of biology. Chicago (IL): Univ. Chicago Press. 350 p.
- Brooks D.R., Collier J., Maurer B.A. et al. 1989. Entropy and information in evolving biological systems. — *Biology and Philosophy*, 4 (3): 407–432.
- Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. — *PLoS ONE*, 4 (5): P. e5695. doi:10.1371/journal.pone.0005695.
- Chakrabarti C.G., Ghosh K. 2011. Biological evolution: Entropy, complexity and stability. — *Journal of Modern Physics*, 2 (5): 621–626.
- Cilliers P. 2002. Complexity and postmodernism. Understanding complex systems. London and New York: Taylor & Francis e-Library. 156 p.
- Collier J. 1986. Entropy in evolution. — *Biology and Philosophy*, 1 (1): 5–24
- Demetrius L. 2000. Thermodynamics and evolution. — *Journal of Theoretical Biology*, 206 (1): 1–16.
- Flynn D.F.B., Mirotnich N., Jain M. et al. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity — ecosystem-function relationships. — *Ecology*, 92 (8): 1573–1581.
- Foerster H., von. 1960. On self-organizing systems and their environments. — Yovits M.C., Cameron S. (eds). Self-organizing systems. The interdisciplinary symposium on self-organizing systems, May 5, 1959, Chicago, Illinois. London: Pergamon Press. P. 31–50.
- Heip C., Engels P. 1974. Comparing species diversity and evenness indices. — *Journal of the Marine Biological Association*, 54 (6): 559–563.
- Heylighen F. 1996. The growth of structural and functional complexity during evolution. — Heylighen F., Aerts D. (eds). The evolution of complexity. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. P. 17–44.

- Hill M.O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. — *Ecology*, 54 (2): 427–432.
- Hintze J., 2007. NCSS. NCSS, LLC. Kaysville, Utah. Available from: WWW.NCSS.com.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. — *Oikos*, 113 (2): 363–375.
- Kendall M.G. 1975. Rank correlation methods. London: Charles Griffin and Co. 202 p.
- Keylock C.J. 2005. Simpson diversity and the Shannon/Wiener index as special cases of a generalized entropy. — *Oikos*, 109 (1): 203–207.
- Korb K.B., Dorin A. 2011. Evolution unbound: releasing the arrow of complexity. — *Biology and Philosophy*, 26 (3): 317–338
- Kruskal B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis. — *Psychometrika*, 29 (1): 1–27.
- Kullback S., Leibler R. A. 1951. On information and sufficiency. — *The Annals of Mathematical Statistics*, 22 (1): 79–86.
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 179 p.
- Mayr E. 2001. What evolution is? New York: Basic Books. 318 p.
- Morowitz H. 1986. Entropy and nonsense. — *Biology and Philosophy*, 1 (3): 473–476
- Odum E.P. 1989. Ecology and our endangered life-support systems. Sunderland (MA): Sinauer Assoc. 283 p.
- Patten B.C. 1962. Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. — *Journal of Marine Research*, 20 (1): 57–75.
- Pavlinov I.Ya. 2011. Morphological disparity: An attempt to widen and to formalize the concept. — Pavlinov I.Ya. (ed.). *Research in biodiversity: Models and applications*. Rijeka (Croatia): InTech Publisher. P. 341–364.
- Pielou E.C. 1975. Ecological diversity. London, Sydney, Toronto: Wiley Intersci Publ. 165 p.
- Pross A. 2011. Toward a general theory of evolution: Extending Darwinian theory to inanimate matter. — *Journal of Systems Chemistry*, 1 (2): 1. <http://www.jsystchem.com/content/2/1/1>.
- Puzachenko A.Yu., Korablev N.P. 2014. Morphological diversity in the postnatal skull development in representatives of two families of rodents (Spalacidae, Castoridae, Rodentia). — *Russian Journal of Developmental Biology*, 45 (3): 149–162.
- Renyi A. 1961. On measures of information and entropy. — *Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematics, Statistics and Probability*. Berkeley (CA): University of California Press. P. 547–561.
- Schneider T.D. 2000. Evolution of biological information. — *Nucleic Acids Research*, 28 (14): 2794–2799.
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication. — *Bell System Technical Journal*, 27 (2): 379–423, 623–656.
- Shannon C.E. 1949. Communication in the presence of noise. — *Proceedings of the Institute of Radio Engineers*, 37 (1): 10–21.
- Shannon C.E., Weaver W. 1949. *The mathematical theory of communication*. Urbana (IL): University of Illinois Press. 117 p.
- Shepard B.N. 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function. — *Psychometrika*, 27 (2): 125–140.
- Shepard R.N. 1980. Multidimensional scaling, tree-fitting, and clustering. — *Science*. New Series, 210: 390–398.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. — *Nature*, 163: 688.
- Stirling A. 2006. On the economics and analysis of diversity — *Science Policy Research Unit Electronic Working Papers Series*. 28 p.
- Stirling A. 2007. A general framework for analysing diversity in science, technology, and society. — *Journal of The Royal Society Interface*, 4: 707–719.
- Tilman D. 2001. Functional diversity. — Levin, S.A. (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 3. San Diego (CA): Academic Press. P. 109–120.

FUNCTIONAL INTERRELATIONS BETWEEN CONCHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERS IN STYLOMMATOPHORA (MOLLUSCA, GASTROPODA)

Anatoly A. Schileyko

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences; asch0829@gmail.com

Parameters of shells (shape, size) of stylommatophoran mollusks are determined by the history of the group, peculiarities of their food and conditions of life in different geological periods, as well as genetic nature.

The history of Stylommatophora since the Paleozoic is briefly discussed. It is assumed that one of the important factors determined the historical development of stylommatophorans were peculiarities of their food.

The aperture is the main channel of communication of a mollusk with the outside world and any elements of the apertural structure are related, directly or indirectly, with the adaptation of animals to their environment. Therefore, special attention is paid in the article to the morphofunctional analysis of apertural structures. The main results of this analysis may be summarized by six basic conclusions.

1. The teeth in the aperture are represented by two categories that are designated as superficial and immersed. Superficial teeth are local thickenings of the lip; immersed ones are natural result of narrowing of the last whorl at the final stages of the shell formation.

2. Superficial teeth and lip serve basically for squeezing mucus from the mantle collar and the epiphragm formation.

3. Superficial teeth there are mostly in mollusks, that dig themselves into the soil to survive of dry season.

4. The main function of immersed teeth is providing an optimal orientation of shell with visceral sack with respect to the cephalopodium and improvement of management of high shell.

5. With increase of aridity, amplification of the superficial teeth and weakening of immersed teeth is observed. This trend is clearly seen in the species that live openly and survive the drought by gluing to the substrate using the aperture.

6. Snails inhabiting steppe, desert and semi-desert areas often lack apertural teeth and well developed lip. In such species, a wide lapel of the aperture is often developed, contributing to tight contact of the aperture to the substrate.

In several families persisting in the current geological time, there is a clear trend toward shell reduction leading to the formation of a slug morphotype, with all reduction stages being observable over their members. Reduction of shell stimulates perfecting of the nervous system and improvement of physiological features of mollusks, as well as growing complexity of their behavior. From this a forecast follows that this trend will be intensified in the course of further evolution of Stylommatophora.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ВЗАИМОСВЯЗИ КОНХОЛОГИЧЕСКИХ И АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У STYLOMMATOPHORA (MOLLUSCA, GASTROPODA)

Анатолий А. Шилейко

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; asch0829@gmail.com

Параметры раковины (форма, размеры) стебельчатоглазых моллюсков (Stylommatophora) определяются историей развития группы, особенностями их питания и условиями существования в разные геологические периоды, а также эпигенетическими ограничениями.

Кратко анализируется история развития стиломматофор начиная с палеозоя. Предполагается, что одним из важных факторов, определивших развитие стебельчатоглазых моллюсков, были особенности их пищевых объектов.

Устье есть основной канал связи моллюска с внешним миром и любые элементы строения устья так или иначе связаны, прямо или опосредованно, с приспособлениями животных к условиям внешней среды. Поэтому особое внимание в статье уделено морфофункциональному анализу устьевых структур. Основные результаты этого анализа сводятся к шести базовым положениям.

1. Зубы в устье представлены двумя категориями, которые обозначаются как поверхностные и погружённые. Поверхностные зубы представляют собой местные утолщения губы; погружённые часто появляются как естественный результат более или менее ярко выраженного сужения последнего оборота на заключительных этапах онтогенетического формирования раковины.

2. Поверхностные зубы и губа служат в основном для выжимания слизи из края мантии и формирования эпифрагмы.

3. Поверхностные зубы имеются большей частью у моллюсков, зарывающихся в почву на сухой сезон.

4. Основная функция погружённых зубов — обеспечение оптимальной ориентации раковины с висцеральным мешком по отношению к цефалоподиуму и совершенствование управление высокой раковины.

5. С возрастанием аридности условий наблюдается усиление поверхностных зубов и ослабление погружённых. Эта тенденция хорошо прослеживается у видов, живущих открыто и переживающих засуху, приклеиваясь устьем к субстрату.

6. Улитки, обитающие в степных, полупустынных и пустынных местностях, часто лишены устьевых зубов и хорошо развитой губы. У таких видов часто развит широкий отворот края устья, способствующий плотному прилеганию устья к поверхности субстрата.

В настоящее геологическое время в пределах нескольких семейств чётко прослеживается тенденция к редукции раковины, приводящая к становлению морфотипа слизней. В современной фауне прослеживаются все этапы утраты раковины. Редукция раковины стимулирует совершенствование нервного аппарата и физиологических характеристик моллюсков, а также усложнение их поведения. Из этого следует прогноз, согласно которому в ходе дальнейшей эволюции стебельчатоглазых эта тенденция будет усиливаться.

1. Introduction

Superorder Stylommatophora is a large (at least 25000 species) and diverse (about 90 families, 2600 genera and subgenera) group of terrestrial pulmonate mollusks spread all over the continents (absent in the Antarctic only, although present in sub-Antarctic islands). Although initially stylommatophorans are moisture-loving animals, many of them have mastered almost all types of biotopes and often form large aggregations.

Causes of prosperity (or, on the contrary, the oppressed state) of a group depend on external factors (climate, soil, topographic features, geologic history of the region, human activities) as well on the peculiarities of the organization of the animals themselves.

Although the “peculiarities of the organization” may include not only morphological, but also physiological, biochemical, and ethological properties of organisms, here are considered predominantly morphological characters, the adaptive significance of which is the subject of the present discussion.

Main and permanent danger threatening land mollusks living in conditions of dry climate (or in regions where the rainy periods are regularly replaced by dry seasons) is the danger of dehydration. Nevertheless, there is a large number of species living and even prospering in arid areas. Therefore, those

characters of molluscs should be considered first of all, which look like adaptations to the conditions existing in arid zones. Morpho-functional analysis often allows to advance a hypothesis on the adaptive significance of this or that character.

The systematic study of terrestrial pulmonate mollusks constituting superorder Stylommatophora began, naturally, from descriptions of their shells. Start of a broad study of the internal organization of terrestrial pulmonate mollusks was laid in 1855, when two fundamental publications have been issued by a German priest Adolf Schmidt and a French naturalist Alfred Moquin-Tandon. These studies have demonstrated the existence of a wide variety of characters, mainly those related to the structure of reproductive tract. Since that time, the anatomical method began to be widely used in studies on the systematics and phylogeny of pulmonate mollusks.

As a result, to date a vast array of information about the internal structure of stylommatophorans has been accumulated, first of all concerning reproductive tract and radula.

However, the functional significance of the structural features of these animals is rarely discussed. One of many examples of ignoring the functional role of certain characters is the division of Stylommatophora

into four large taxa of ordinal rank according to the structure of the excretory apparatus (Orthurethra, Sigmurethra, Mesurethra, and Heterurethra) proposed by Pilsbry (1900) and supplemented by Baker (1955). Actually, these four names describe, or characterize, the four states of the excretory system, and the most perfect condition (sigmurethria) can occur independently in different evolutionary branches of Styломmatophora (Schileyko, 1975, 1978a).

It should be noted that paleontologists, in contrast to zoologists, use very effectively the method of phylogenetic reconstructions based on the morphofunctional analysis of fossil material from which they “squeeze” all what is possible. One can point, as examples, to brilliant works by Bizikov (2008) on the evolution of cephalopod shells and by Parkhaev (2008) on minute Cambrian gastropods.

Correct analysis of functional relationships between anatomical and conchological features is impossible without taking into consideration the biological aspects, especially the behavior of snails during mating and feeding.

It is impossible to discuss the problems of functional morphology without touching the problems of phylogeny, because one of the most natural assumption of morphofunctional analysis is the assumption that some taxon has originated from some other taxon.

Nor less closely the morphofunctional analysis is related to the problems of systematics. For example, the understanding of the nature of such a feature as the topography of the retractor of right (in sinistral forms — left) ommatophore has permitted to suggest that xerophilic Hygromiidae do not constitute a separate taxon Helicellinae, but is a result of parallel evolution (Schileyko, 1978b).

Obviously, the conclusions based on morphofunctional analysis, are speculative to some extent and often give the reason to

reproach their author in anthropomorphism. However, any formulated and published hypothesis is a matter for further discussion, during which it will be either confirmed or improved, or rejected and replaced by a more correct interpretation of the known facts. In any case, nomination of a hypothesis serves as an impetus to further analysis and/or alternative interpretation of these facts and is targeted to the obtaining of new ones.

Abbreviations used in the figures throughout the article are as following: H – heart; K – kidney; LL – left lobe of mantle collar; MC – mantle collar; P – pneumostome; PL – pneumostomal lobe of mantle collar; R – rectum; RL – right lobe of mantle collar.

2. Shell and soft body

2.2. Shell shape and size

2.2.1. The shell shape

General analysis of the shell geometry has been presented by Raup (Raup, 1966; Raup, Stanley, 1971), who has selected four principal parameters:

1. The shape of the generating curve. This curve is a line of crossing the widening tube (cone) with the plane, in which lies the axis of coiling; in the majority of gastropods it coincides with the plane of aperture.

2. The whorl expansion rate. The rate of the widening of generating curve as it rotates around the axis (= rate of the whorl widening = step from the axis). This is a relation of any linear size (for example, of the diameter) of two generating curves separated by the entire whorl of the spire.

3. The position of the generating curve in relation to the axis. This parameter is important in some cases when the generating curve is not a circle.

4. The rate of whorl translation (= translation of the whorl, = step along the axis). It is expressed best of all by the relation of

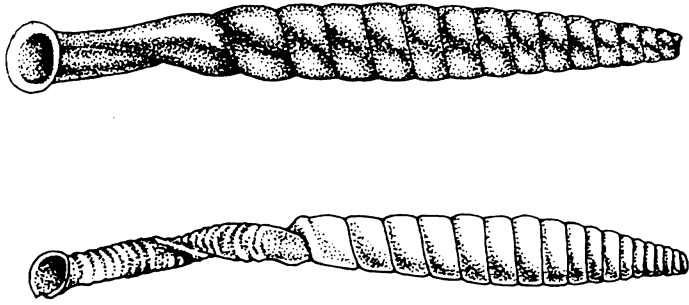


Fig. 1. Shells with partly uncoiled lower whorls. Above is *Tetrentodon barroi* Jaume et Torre, 1972, below is *Gyraxis brooksiana* (Pfeiffer, 1859). After Schileiko (1998–2007).

Рис. 1. Раковины с частично развёрнутыми последними оборотами. Вверху – *Tetrentodon barroi* Jaume et Torre, 1972, внизу – *Gyraxis brooksiana* (Pfeiffer, 1859). По Schileiko (1998–2007).

shifting along to the axis at any part of the whorl around the axis.

These four parameters usually do not change during growth, although exceptions are known. For example, in *Tetrentodon* and *Gyraxis* (Urocoptidae), all whorls form a tight spiral, except for 2–3 last whorls, which are not in contact with each other, forming a kind of corkscrew (Fig. 1).

In the context of our consideration, two parameters are most important: the second one (step from the axis) and the fourth one (step along the axis). An increase the step from the axis leads to formation of flattened shell, while that of the step along the axis leads to the arising of elongated shell.

The general habitus of the shell is mostly determined genetically, and many taxa of the family rank are characterized quite definitely by conchological characters. To such taxa one could attribute, for example, Vertiginidae, Gastrocoptidae, Pyramidulidae, Valloniinae (Valloniidae), Speleodiscidae, Strobilopsidae, majority of Enidae+Pachnodidae, Megaspiridae, Urocoptidae, Clausiliidae, Succineidae, where the external appearance

of shell usually allows a confident judging about the familial belonging of the species. However, the shell, for example, of helicoid appearance is characteristic for a number of families (Xanthonychidae, Epiphragmophoridae, Bradybaenidae, Camaenidae, Pleurodontidae, Helicidae, Hygromiidae), so it is impossible to reveal to which family belongs the species with such shell without prior knowledge of anatomy (before all, the structure of reproductive tract) of the given species.

A more or less swollen last whorl is characteristic for helicoid shells. This whorl is a container for withdrawal of cephalopodium: the larger relative volume it (cephalopodium) occupies, the more is the volume of a foot and hence the more muscular effort it can develop and more effectively the animal can burrow into the soil for aestivation or hibernation. At the same time, the presence of relatively bulky cephalopodium means that the animal is able to store a sufficiently large volume of water in its tissue, which is essential for the snails living in regions with a dry season. It is clear that much swollen last whorl is ob-

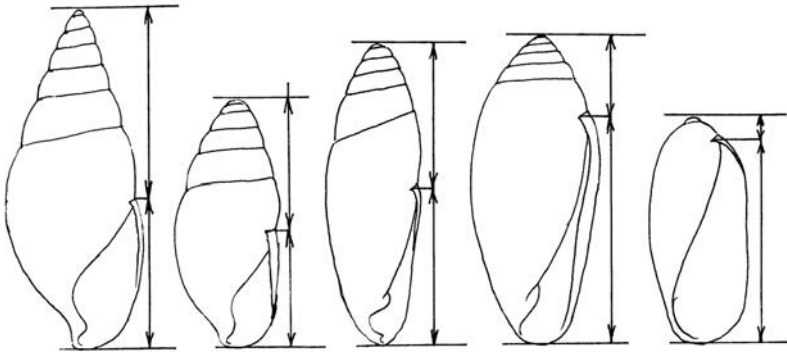


Fig. 2. Morphological series of Oleacinidae.

Рис. 2. Морфологический ряд Oleacinidae.

From left to right/Слева направо: *Varicella*, *Guillarmodia*, *Plicoleacina*, *Streptostyla*, *Strebelia*.

served, as a rule, in more or less depressed shells (from globular to flat). In such shells, there is often a peripheral angle or keel, the function of which will be discussed below.

Concerning high-spired shells, i. e. those having the height greater than the diameter, such a shape is usually achieved either by increasing the step along the axis, or by increasing the number of whorls.

Increasing of step of whorls along the axis is not always associated with a significant increase in the number of whorls, but such shells usually have relatively high aperture.

The results of evolution in this way can be seen on the example of Oleacinidae (Fig. 2). Now the question is, what such shells give to their owners? As the oleacinids are predators, they, to search of a prey (mainly oligochaetes, soil larvae of some insects and other snails), often must penetrate the soil holes. The depth of immersion of the molluscan head to the hole is mainly limited by the position of the breathing orifice. Evidently, if the angular region, where the pneumostome occurs, squeezes into a narrow passage, some difficulties with breathing may appear. The formation of a relatively high aperture, and

hence, the shift of the pneumostome upwards (i. e. towards the top) allows if not to avoid completely this problem, but at least to minimize it substantially. The same reason explains the fact that the anterior end of the cephalopodium in Oleacinidae is mostly strongly elongated, and this allows the snail to penetrate deep into the soil, leaving pneumostome above its surface. The tendency to increase relative height of aperture can be traced in the series of *Varicella* — *Guillarmodia* — *Plicoleacina* — *Streptostyla* — *Strebelia*; if a number of other representatives of oleacinids are included in this row, one can make it even smoother.

Another feature associated with the aperture is its orientation relative to vertical plane (i. e. the plane of the columella location). Aperture can be straight, i. e. its plane is parallel to the vertical plane, or can be located at an angle to it. In the latter case, the aperture is usually more or less descending in front, i. e. at a standard position the upper margin of the aperture is closer to the observer than the lower one. The stronger the last whorl descending, the more the plane of the aperture deviates from the vertical plane. In

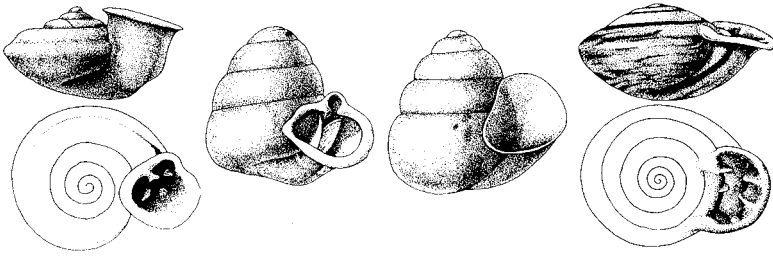


Fig. 3. Shells with aperture turned upward, after Schileyko (1998–2007).

Рис. 3. Раковины с обращённым вверх устьем, по Schileyko (1998–2007).

From left to right/Слева направо: *Hypselostoma roebeleni* (Moellendorff, 1890), *Campolaemus perexilis* (Smith, 1892), *Boysia boysii* (Pfeiffer, 1846), *Anostoma depressum* Lamarck, 1822.

flat lenticular shells the angle of inclination of the aperture can reach nearly 90° , i. e. in this case the aperture is almost horizontal. In very rare cases [*Hypselostoma*, *Campolaemus*, *Boysia* (Hypselostomatidae); *Anostoma* (Bulimulidae)] the aperture is also almost horizontal, but its plane turned upward, to the side of shell apex (Fig. 3).

The reasons causing the appearance of strongly descending aperture, are understandable from functional point of view: a snail with such aperture, when sitting, say, on the surface of a rock, can very tightly adjoin to the substrate and, is probably hardly noticeable for some natural enemies (mainly amphibians, birds, and some mammals). Besides, this orientation of the aperture created a more effective resistance to such effects as, e. g., strong gusts of wind or water flow in time of heavy shower. It should be added that strongly descended oblique aperture is often associated with the formation of an angle or even keel on the shell periphery, which further increases its “streamlining”. In this regard, an attention should be called to the fact that the angulated shell appears often in juvenile animals, whereas the angle may disappear in fully formed shells. This phenomenon is appropriate to connect with

the fact that definitive aperture, which often carries various structures (in particular, the lip which promotes to tight adjoining of the aperture to the substrate) that minimizes the adverse external effects, in juveniles have not yet been formed, and the presence of juvenile keel partly compensates the absence of “adult” structures.

It is more difficult to understand the reasons of appearance of the aperture, which plane is facing upward (like, for example, in *Anostoma*). For the correct interpretation of such a character, it is desirable to know the biology of the respective species, namely how they survive the unfavorable seasons, whether there is a difference in the conditions of life and behavior in young and adult individuals, in particular their behavior during copulation, the peculiarities of their diet and movement. One of possible suggestions is that such an aperture is associated with a specific behavior during mating, since juveniles have a normal position of aperture, and turning of the plane of the aperture upward begins just in subadult age, immediately before puberty.

Flattened shells (many Discidae, Trochomorphidae, Zonitidae and some others) are often characteristic for the mollusks living

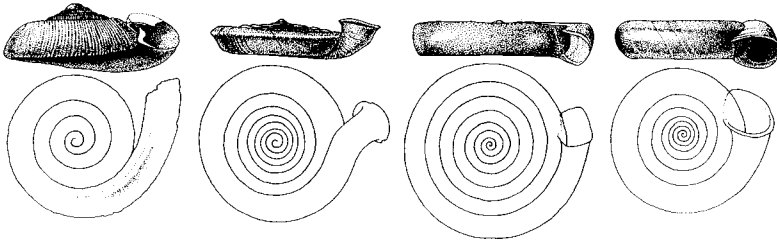


Fig. 4. Multi-whorled flat shells. After Schileyko (1998–2007).

Рис. 4. Многооборотные плоские раковины. По Schileyko (1998–2007).

From left to right/Слева направо: *Cupulella valley* Aguayo et Jaume, 1948, *Hendersoniella palmeri* (Dall, 1905), *Coxia macgregori* (Cox, 1870), *Polygyratia polygyrata* (Born, 1778).

under the bark of stumps, under stones and in similar places. Reasons for such a correlation are obvious. Increasing of the whorls number often also leads to formation of high shells [flat shells with a large number of whorls as *Cupulella* (Subulinidae), *Hendersoniella* (Urocoptidae), *Coxia* (Trochomorphidae), and *Polygyratia* (Camaenidae) are extremely rare (Fig. 4)]. In such shells the number of whorls can reach 30 or even more, and they are characteristic for the majority of Enidae, Clausiliidae, Megaspiridae, Bulimulidae, Urocoptidae. Snails with a similar elongated shell live mostly (though with many exceptions) on vertical surfaces — rocks, stems of grasses and shrubs, etc.). Freely hanging shell requires minimal effort to control it (more on this matter see below).

2.2.2. The shell size

The size of mollusks is determined by at least three factors: 1. Genetic nature of the species setting certain limits on their variability (for example, no one member of *Vertiginidae* can reach the size of the smallest species of *Achatinidae*); 2. Environmental conditions. This circumstance is often associated with the intraspecific variation: in general, more favorable conditions of life lead,

as a rule, to the increased size of individuals. 3. Biology of the species, i. e. peculiarities of nutrition, microhabitats, life cycles, and breeding peculiarities.

The first and second of the above factors do not require explanations. The third factor deserves a more detailed consideration, because it is closely linked to the evolution of terrestrial Pulmonata as a whole. This problem was discussed by the author (Schileyko, 2014), so I repeat here in brief the principal points only.

The most ancient findings of terrestrial pulmonate mollusks are dated by the Paleozoic (Carboniferous–Permian) (Solem, Yochelson, 1979) (Fig. 5). Noteworthy, all of them had a small size: the height of the bullet-shaped shells (*Dendropupa*, *Anthracopupa*) do not exceed 8 mm (*Dendropupa vetusta*), but usually they were even smaller, no more to 5 mm; the diameter of the flattened ones (*Protodiscus*) is no more than 2.5 mm.

Evidently, the very first steps of pulmonates moving from the sea onto the land were made through the littoral. At that time, the only source of their food was detritus — an organic material produced by the shallow-water inhabitants including content of bacterial and algal mats. Hence, for the earliest

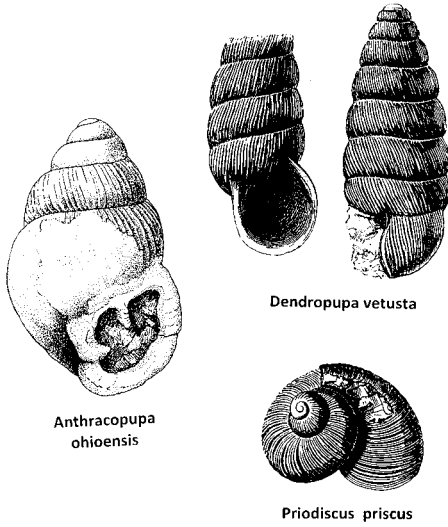


Fig. 5. Paleozoic Stylommatophora. After Solem, Jochelson (1979).

Рис. 5. Палеозойские стебелъчатоглазые. По Solem, Jochelson (1979).

non-marine mollusks the initial type of their nutrition was detritophagy and probably bacteriophagy. If so, it is clear that with such a low-calorie food the mollusks could not reach large size.

Real heyday of the land pulmonates has started since the early Cretaceous simultaneously with widespread distribution of the angiosperm plants, which provided abundant and inexhaustible food resource. It should be underlined that the modern pulmonates do not eat either gymnosperms or ferns or mosses, which form the basis of the planet flora throughout most of the Mesozoic.

Starting from the upper Cretaceous, there appeared members of several Recent families as well as a number of groups extinct subsequently (Fig. 6): Filholiidae (middle Eocene to lower Oligocene of Europe), Anadromidae (upper Cretaceous to middle Eocene of Europe and north-western Africa), Grangerellidae (Paleocene of North America; though it is possible that they belonged to Bulimulidae, like Recent South American *Anostoma*) (Zilch, 1959–1960). Among Cretaceous and especially Tertiary pulmonates, there were, *inter alia*, shells of large size, for example, *Hodopoeus* (Lysinoeinae of Humboldtianidae, or perhaps Pleurodontiidae) with shell diameter up to 60 mm (Eocene or Paleocene of the southern USA), or

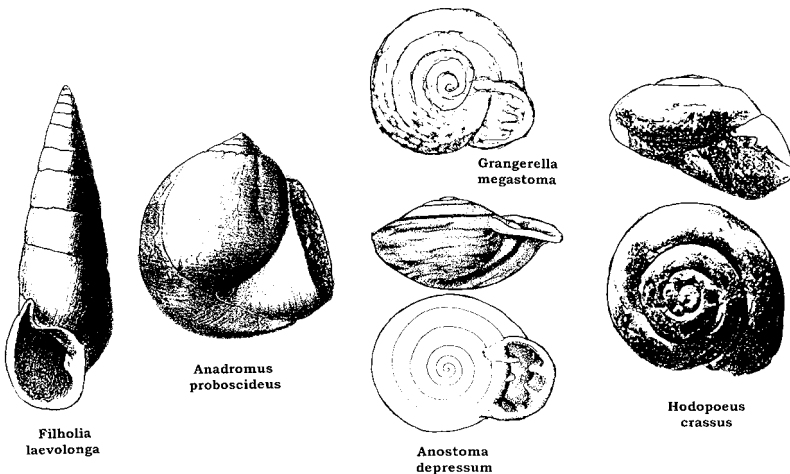


Fig. 6. Representatives of extinct families of terrestrial Pulmonata.

Рис. 6. Представители вымерших семейств наземных Pulmonata.

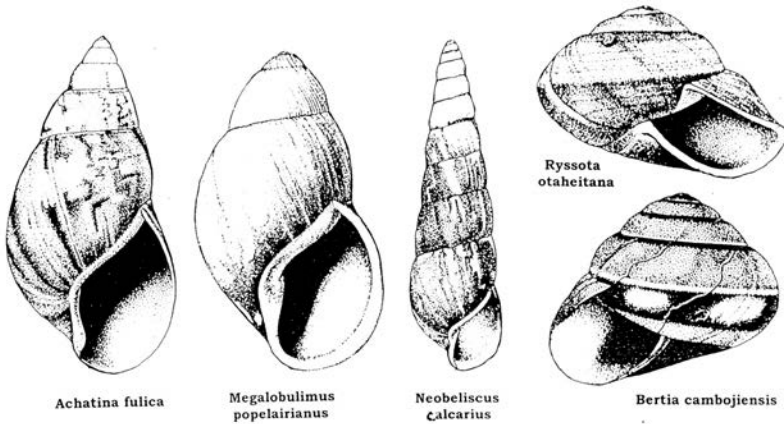


Fig. 7. The largest Recent Stylommatophora. After Schileyko (1998–2007).

Рис. 7. Самые крупные современные стебелчатоглазые. По Schileyko (1998–2007).

Achatina fulica Bowdich, 1822, *Megalobulimus popelairianus* (Nyst, 1845), *Neobeliscus calcarius* (Born, 1780), *Ryssota otaheitanana ovum* (Valenciennes, 1827), *Bertia cambojiensis* (Reeve, 1860).

the above mentioned Filholiidae with shell height up to 100 mm.

Consequently, since the Cretaceous the limits for dimensional characteristics of the shell disappeared to an extent in which it (size) depended on the food peculiarities.

Recent stylommatophorans, according to their diet, can be divided into the following seven groups:

1. Detritophages/bacteriophages. Mollusks of small size.
2. Micromycophages. Feed onfungihyphae. Snails of small size.
3. Macromycophages. Eat fruit bodies of macromycetes. Dimensions not limited (slugs not considered).
4. Lichenophages. Feed on lichens. Mollusks of small or middle size.
5. Phytophages. Feed on living tissues of angiosperms. Dimensions not limited.
6. Predators. Feed on other mollusks (including cannibalism), soil oligochaete worms and insect larvae with soft coat. Dimensions not limited.

7. Polyphages. Eat everything, including the rotting parts of the angiosperms and organics of animal origin. Dimensions not limited.

Thus, the members of four groups of the above seven can reach a large size (Fig. 7). The largest snails are African Achatinidae (*Achatina*, shell height up to 200 mm), South American Megalobulimidae (*Megalobulimus*, height up to 160 mm), Subulinidae (*Neobeliscus*, height up to 120 mm), Philip-pinian Ryssotidae (*Ryssota*, diameter up to 120 mm) and south-eastern Asian Dyakiidae (*Bertia*, diameter up to 80 mm).

The snails of larger size usually live on the earth surface, often bury into the soil during the unfavorable for an active life, or (in the tropics) sometimes climb the trees.

The peculiarities of biology of the species upon which the size of mollusks depends also on the nature of preferred habitats. So, snails inhabiting forest litter have, as a rule, small or tiny size (typical examples are *Vertigo*, *Punctum*, *Euconulus*, *Pristiloma*, *Hawaiiia*).

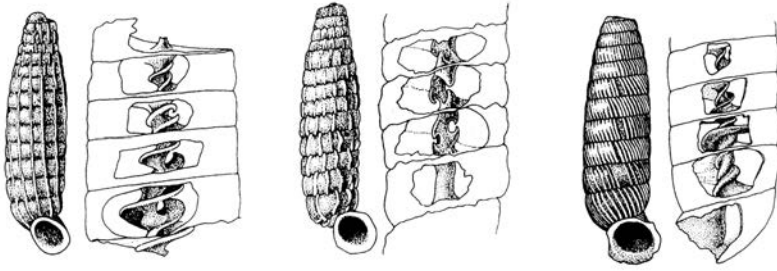


Fig. 8. Examples of complex columellae in Urocoptidae. After Schileyko (1998–2007).

Рис. 8. Примеры сложных столбиков у Urocoptidae. По Schileyko (1998–2007).

From left to right/Слева направо: *Amphistemma pilsbryana* (Ramsden, 1914), *Idio-stemma uncatata* (Pfeiffer, 1859), *Ezochara strangulata* (Pfeiffer, 1856).

2.3. Aperture

The aperture is the main channel of communication of the mollusks with the outside world, so any elements of the apertural structure are related, directly or indirectly, with the adaptation of animals to any external factors. Therefore it is natural that the main emphasis here is given to the functional analysis of peculiarities of the apertural structures.

In a number of terrestrial pulmonates, juvenile shells differ from fully formed ones mainly by a number of whorls and, consequently, by their size (Achatinidae, many Subulinidae, Charopidae, Zonitidae, most of Helicarionidae, some Hygromiidae, Succineidae, etc.). More often, however, the fully mature individuals develop adult characters which testify puberty and cessation of growth of the mollusk (narrowing of the last whorl, the presence of lip and aperture armament). Such features are usually called definitive characters.

In the adaptive and evolutionary meanings the juvenile and definitive characters are equivalent and clear boundaries between them may be absent. But each of the age groups has its own, sometimes quite substantial, functional peculiarities, so there is a reason to consider them separately.

2.3.1. Juvenile characters

One can distinguish three types of apertural structures according to the time of their formation in the ontogenesis:

1. Those appearing in embryogenesis or early postembryogenesis and in the process of the shell growth but not undergoing significant qualitative changes (for example, columellar plates in Orculidae, Urocoptidae, Clausiliidae and some others).

2. Shell grows, without having the aperture armature, until reaching subadult state when the final portion of the shell is completed quickly together with the elements of armament of the aperture (numerous Pupillidae, Gastrocoptidae, Vertiginidae; a number of Bulimulidae; some Helicidae (Ariantinae), for example, *Causa*, *Isognomostoma*; some Hygromiidae, for example, *Chilanodon*, many Polygyridae and some others).

3. During the shell growth the elements of apertural armature are periodically formed but they are not related to the definitive aperture. Such elements may be called “pseudodefinitive” (palatal and/or basal folds in *Lauria* of Orculidae; Plectopylidae, some Streptaxidae, *Clappiella* of Zonitidae, *Paedhoplita* of Hygromiidae, the lips in many Hygromiidae).

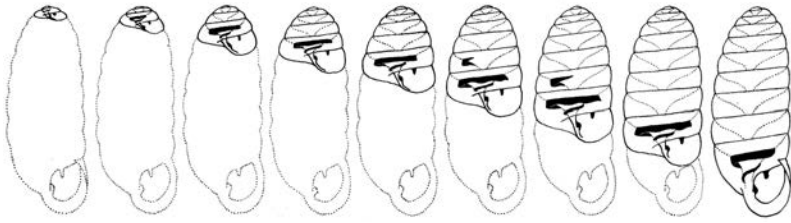


Fig. 9. Postembryonic development of *Sphyradium doliolum* shell. Apertural teeth in black. After Schileyko (1984).

Рис. 9. Постэмбриональное развитие раковины *Sphyradium doliolum*. Устьевые зубы зачернены. По Schileyko (1984).

The first type is associated with the history of the taxon, often has atavistic nature, and not in all cases amenable to functional analysis. Sometimes columellar plates exhibit a great variety and can reach a considerable complexity (the most striking example is Urocoptidae, Fig. 8), and in such cases they deserve a special consideration from the functional point of view. Unfortunately, I do not have enough material for such an analysis. At the moment I can only assume that such a complex structure linked to the thin differentiation of columellar muscle that facilitates the management of a high shell inherent to urocoptids.

As regards barriers located on the parietal wall of the aperture, they, in dependence on their origin, can be attributed either to the category of immersed or superficial.

So, the long parietal plate that appears at the end of embryogenesis, is homologous to columellar plate and belongs to the category of immersed. The point is that there is no clear boundary between parietal and columellar margins of the aperture and parietal plate is the columellar one that shifted to the parietal wall. Parietal plate of this type occurs, for example, in some Orculidae. Parietal teeth of superficial type are not connected with columella and can be formed either immediately before completion of

shell growth, or periodically with the shell growth: examples are *Triangustoma*, *Geminula*, *Chondrulopsina* (Enidae), *Paedhoplita* (Hygromiidae), *Isognomostoma* (Helicidae), many Polygyridae.

The second and third types are usually associated with the peculiarities of the biology and behavior of snails at different stages of their postembryogenesis (see below).

These types of apertural structures are convenient to consider on the example of the three species in Orculidae: *Sphyradium doliolum* (Bruguière, 1792), *Pagodulina lederi* (O. Boettger, 1886), and *Lauria cylindracea* (Da Costa, 1778) (Schileyko, 1967a, 1984). The following information is based on direct field observations, though not supported by strictly quantitative data.

The juveniles of *S. doliolum* live under conditions that are significantly different from those of the adults. These snails reproduce by laying 10–20 eggs in various shelters. Shell of newly hatched snails consists of one and a half whorls (Fig. 9), bearing spiral striation. These shells have already two apertural structures: tubercular parietal and thread-like columellar plates. By forming the first postembryonic whorl, the length of the parietal plate is about 3/4 of its length. By 2–3 shell whorls, this plate occupies almost the entire last whorl. When the shell has 3–4

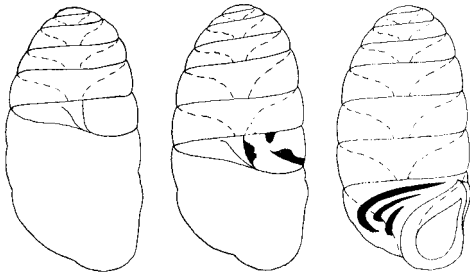


Fig. 10. Position of apertural teeth in *Pagodulina lederi*.

Рис. 10. Положение устьевых зубов у *Pagodulina lederi*.

definitive whorls, the appearance of the parietal plate changes: its lower edge becomes undulating. The plate reaches its maximum development at the stage of 5–8 definitive whorls. With the growth of the last whorl, the wave-like undulation of the plate edge disappears. At the early stages (1–4 whorls) the length of the plate is not more than one whorl; at 5–6 whorls the parietal plate length can reach two whorls, with further growth its length decreases again. Finally, in the fully formed shells the parietal plate usually extends up to 1–1.2 whorls (sometimes a little more).

Taking the above into consideration, let us consider the conditions under which the snails live at early stages of their postembryogenesis. Since the eggs are deposited in secluded and strongly shaded areas, the newly hatched snails turn out in the same conditions. With further growth the young snails crawl up to the middle and upper layers of the forest debris or litter, since for puberty these thermophilic animals require a certain minimal insolation. Aperture of the snail at that time is still relatively wide, and due to the growth of the shell, the role of the parietal plate as a means of protecting the aperture increases. At subdefinitive age the

snails live already alongside with adults and but they need intensification of protection of the aperture because the adult characters are not yet developed. In addition, at this time the snails eat particularly intensively, filled crop takes a significant volume, and parietal plate, serving as a partition between the crop and rectum, is a limiter which minimizes pressure on the rectum from the crop. Accordingly, just at this time parietal plate reaches the strongest degree of its development. More information about the role of the parietal plate can be found below in the section “definitive characters”.

Finally, the mature animals are associated mostly with the middle and especially with the upper layers of litter or rock slide, already having adult features: the aperture with lip and narrowed last whorl.

The shell of *P. lederi* that lives mainly in the litter of deciduous forests basically has same features of postembryonic morphogenesis as in *S. doliolum*, but, speaking figuratively, in a synoptic form.

Young pagodulinas, just hatched in the lower layers of the tree waste, lack any teeth in the aperture until they reach the subadult age (at 6–7.5 whorls) (Fig. 10). At this stage, a rather powerful aperture armament has formed: columellar and parietal lamellae and an elongate-tubercular palatal fold. At this time, these mollusks which have not yet reached puberty already live together with adults, but do not have the adult structure, the lip. Since the lip is absent, but the need to protect the aperture does exist, at this stage the provisional structures has formed, which perform, probably, the function of protection. Upon reaching full number of whorls (8–8.5) and with the formation of a lip, above mentioned teeth appear deep inside the last whorl and over the time undergo some reduction.

Thus, a provisional apparatus formed entirely at subadult stage of the shell formation

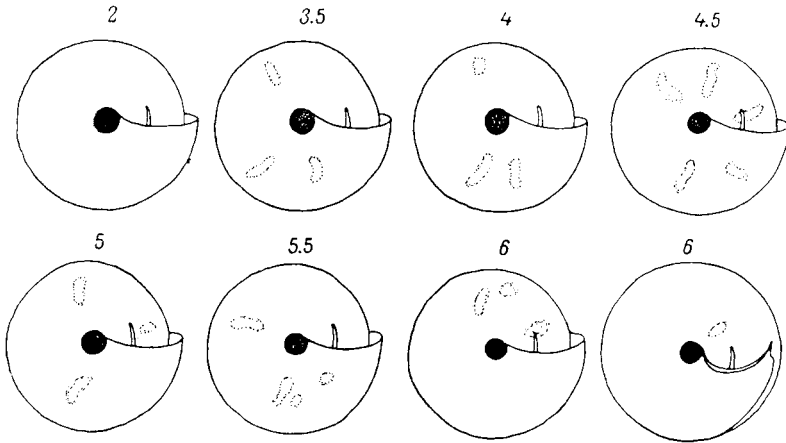


Fig. 11. Provisory basal plicae in *Lauria cylindracea* translucing through the shell wall at various stages of postembryogenesis. Numerals show the number of whorls. Figures are reduced to the same size. After Schileyko, 1984.

Рис. 11. Провизорные базальные складки у *Lauria cylindracea*, просвечивающие сквозь стенку раковины на разных стадиях постэмбриогенеза. Цифры показывают число оборотов. Изображения приведены к одному размеру. По Schileyko, 1984.

and, having fulfilled its function, becomes resorbed.

In *L. cylindracea*, unlike the previous two species, provisional structures arise several times during the shell growth (Fig. 11). It is an ovoviviparous species, with each individual producing from 4 to 12 young snails. The shell of a newly born snail has about two whorls and is equipped with one weakly developed parietal lamella. When the first postembryonic whorl is formed, there appears a radial fold on the basal edge of aperture, and at the stage of 3.5 whorls the number of folds achieves usually three. At the stage of 4 whorls the resorption of the first, i.e. posterior fold begins.

The maximal number of simultaneously present basal folds does not exceed 5, and such a situation is observed until 4.5–5 whorls of the shell. With further growth, the new basal folds begin to appear less regular-

ly, and at reaching of the full number (6–7 whorls) they are either completely absent (most often), or one of them is present at the beginning of the last whorl (eventually, totally resorbed).

Parietal lamella in *L. cylindracea* appears, as mentioned above, in late embryogenesis and lengthens with molluscan growth. In the course of further development the upper part of the plate disappears, remaining only a trace in form of a thin, light strip. Lamella as such is always present only in the last whorl, having almost constant height; when lip is formed, the lower end of the plate thickens, turning into tubercular tooth.

Based on the above description of the morphological transformations, let us consider some aspects of life of a juvenile snail after its birth.

Before the birth of young snails, the parental individual descends into lower layers

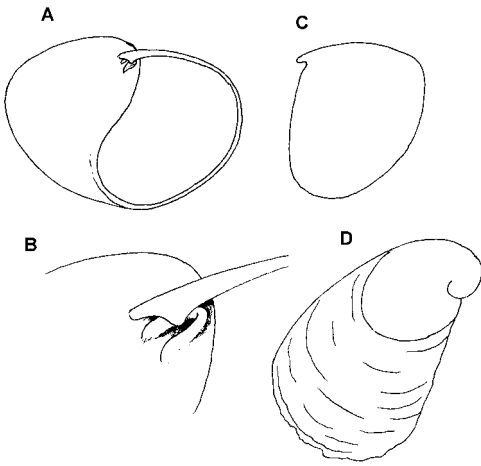


Fig. 12. *Parmacella iberica*. A – juvenile shell. B – region of juvenile shell, enlarged. C – “operculum”. D – shell of adult specimen.

Рис. 12. *Parmacella iberica*. А – ювенильная раковина. В – ангулярная область ювенильной раковины, увеличено. С – «крышечка». D – раковина взрослой особи.

of debris or litter (possibly newly born snails crawl downward). Consequently, young individuals find themselves in the conditions of constant and almost complete shade and high humidity. In such a situation, the weak development of aperture armament looks as a natural phenomenon. The growing snail still leads a secretive mode of life, but gradually rises to higher layers of the litter, where the problem of the water balance is somewhat exacerbated but yet not leading. In this regard, the appearance of basal folds is observed; these folds are functionally analogous to the definitive lip. Upon reaching of 4 whorls the snail lives already together with adult individuals, but needs additional protective devices, since its lumen of aperture is relatively larger than in adults, and the highest number of basal folds, as well as the degree of their development reach the maximum at this time. For all three cases

considered above (*Sphyradium*, *Pagodulina* and *Lauria*) it is characteristic that maximal development of provisional structures is reached at that stage of postembryogenesis when the juveniles occupy the same spatial niche as the mature animals, but have not yet the “adult” protecting structures.

The third type of apertural structures formed in postembryogenesis (periodic appearance of lips and provisory teeth) is not so rare. In addition to the mentioned species of the genera *Clappiella* and *Paedhoplita*, this phenomenon is observed, for example, in a number of species of *Varicella* (Oleacinidae), some Streptaxidae, *Aegopis verticillus* (Lamarck, 1822) (Zonitidae), *Kokotschashvilia phaeolaema* (O. Boettger, 1886) (Hygromiidae). In these cases, the young snails live together with the adults and are equally exposed to the same unfavorable life conditions.

It is appropriate to mention a very interesting way of survival of the dry season, which is observed in some juvenile slugs, in particular, in *Parmacella iberica* Eichwald, 1841 (Schileyko, 1967b). Here we see a combination of morphological and biological peculiarities of the species. Under conditions of the south-eastern Transcaucasia, the hatching takes place in late June to early July, i. e. at the peak of the dry season. Just hatched mollusk has a shell, consisting of approximately one and a half whorls, where it can entirely hide. This embryonic shell (nucleus) is provided with an “operculum” which is seemingly a modified epiphragm. In subangular region of the aperture there is a tiny horseshoe-like plica, both ends of which are directed outward (Fig. 12). Over the space between the branches of this plica, there is a beak-like outgrowth of the aperture margin.

When the “operculum” is closed, the notch on its upper left margin corresponds to the lower branch of horseshoe fold; the

stalk of the “operculum” which is placed over the notch enters the space between the upper branch of the horseshoe and the inner surface of the suture. In this place, the stalk grows together with the upper branch of the fold and, at a shorter distance with palatal margin of the aperture which is slightly bent down.

When the “operculum” is opened from inside under the pressure of the animal's body, the stalk is bent and the “operculum” rests against the beak-shaped outgrowth of the aperture, which limits the degree of opening of the “operculum”. When the animal hides in a shell, the stalk, by virtue of its elasticity, returns to its original state, tightly shutting the aperture. In time of coming the wet season the “operculum” falls off (because the stalk dries out, loses its elasticity and breaks down under the pressure of the snail body) and the horseshoe-like plica resorbs.

2.3.2. Adult characters

In most cases, the adult (definitive) characters are related, directly or indirectly, to the formation of apertural armature. The full set of aperture armature includes a lip having the form of radial folds, and a system of teeth of various size and shape, located inside the aperture. Topographically, the teeth are of two types, designated as superficial and immersed (Schileyko, 1984). Superficial teeth are arranged in the plane of the aperture margins and represent local thickening of the lip. Immersed teeth are mostly not connected with the lip and located in the aperture at some distance from its margin.

The differences between the superficial and the immersed elements of the aperture armament are very serious not only from the topographic but also from the functional point of view, that is why these categories deserve separate consideration.

2.3.2.1. Superficial teeth and adaptations to arid conditions

The lip is formed because at subdefinitive state, at the completion of the shell growth, the mantle margin (mantle collar) rapidly secretes calcium carbonate that is deposited on the entire free edge of the aperture in the form of a radial thickening, which is the lip. When there are zones of especially intensive secretion in the mantle collar, the local thickenings of the lip are generated, which are superficial teeth in such places (Edlauer, 1941).

One of the most important factors of life of the land snails is the water regime. As stated above, the main, and often the constant danger is the risk of dehydration. Water loss performs mainly through the aperture. Obviously, improving the mechanisms that slow down the evaporation is, perhaps, the most urgent problem, which strongly depends on the habitat conditions.

There are three methods to slow down the evaporation rate: (1) the narrowing of the last whorl toward the aperture; (2) the formation of a lip and superficial teeth; (3) the formation of a protective film (epiphragm) due to the intensification of mucus secretion by the mantle collar. The third method usually supplements the first two.

The snails usually survive dry seasons by one of two ways. The nature of morphological adaptations in representatives of these two ecological groups is considerably different.

1. Mollusks digging into the soil or hiding deep into crevices of rocks [for example, *Valtonia*, *Oligolimax*; *Cahillus greggi* (Miller, 1972) lives even in the extremal conditions of Death Valley (Johnson Canyon)]. These snails devoid of these features, but in reality they exist in the low horizons of rockslides or deeply in the cracks of the rocks, where the temperature is lower and humidity is always high enough.

2. Mollusks live openly, glued with the mucus to a stones, dry leafs or other flat surfaces. Such species often form aggregations (clusters) on grass or bush branches (for example, some Pachnodidae, a number of Bulimulidae, Sphincterochilidae and majority of xerophilic Hygromiidae, like *Xeropicta* or *Xerolenta*). They are characterized by three features: a toothless mouth, white shell color (usually with dark bands or radial stripes), as well as by a behavioral feature — they often form dense aggregations (clusters). All three features can be regarded as adaptations to life in arid conditions: lack of apertural teeth provides the fast retraction of the snail into the shell; white shell reflects the sun rays, reducing the risk of overheating; temperature within the cluster lower than the temperature of the ambient air (Fischer, 1971; Yom-Tov, 1971; Schmidt-Nielsen et al., 1972; Boss, 1974).

First, let us consider adaptations that are characteristic for the mollusks which bury themselves into the soil to survive the dry season. The close connection between the conditions of humidity and the degree of development of armament of the aperture in *Chondrula tridens* (Müller, 1774) (Enidae) has been shown by Matyokin (1950). According to this author, the drier are the conditions, the more intensive is the development of the apertural teeth. Thus, Matyokin has concluded that the teeth serve for squeezing of mucus from cephalopodium during withdrawal of the snail into the shell; the epiphragm is formed at the expense of this mucus. It is essential that in the mentioned species the elements of aperture armament are classified as superficial. Such a correlation occurs in other species that have superficial teeth, and not only at the population level, but also at the interspecific. For example, strongly developed lip of another representative of Enidae, *Chondrulopsina*

intimescens (Martens, 1874), bears only slight swelling, whereas in closely related species *Ch. fedtschenkoi* (Ancey, 1886), these swellings are transformed into strong tubercles, with the degree of their development varying, however, greatly depending on the conditions under which the given population lives. It should be clarified that the mucus, which is used for formation of the epiphragm, is actually taken not from cephalopodium, but from the mantle collar, since at the snail withdrawing into the shell, the cephalopodium does not contact with the aperture margin, and even more so with the lip. This can be seen if to fix the shell by a piece of plasticine, orienting it by the aperture toward the observer, and to direct to it a strong ray of light from an illuminator. In this case it is easy to notice that when the snail, irritated by light and heat flow is drawn into the shell, the inner margins of the aperture together with lip and teeth are immersed in the thick of mantle collar, and the mucus from the cephalopodium is wiped off not by teeth (with which cephalopodium, I am repeating, has no contact), but by the lobes of mantle collar (Fig. 13).

Only when cephalopodium is fully withdrawn, and the central hole of the mantle collar, where the cephalopodium was retracted, is covered by a thin film of transparent mucus, the withdrawing of the mantle collar begins. Just at this moment the mucus is removed from the surface of the mantle collar, using lip and teeth. The mucus is saturated with granules of calcium carbonate, and the epiphragm is formed due to just this mucus. Only the most central portion of the epiphragm includes that mucus, which had previously been removed by the lobes of the mantle collar from the surface of the cephalopodium (Schileyko, 1978).

I think, it is hard to disagree with the fact that in arid conditions an epiphragm satu-

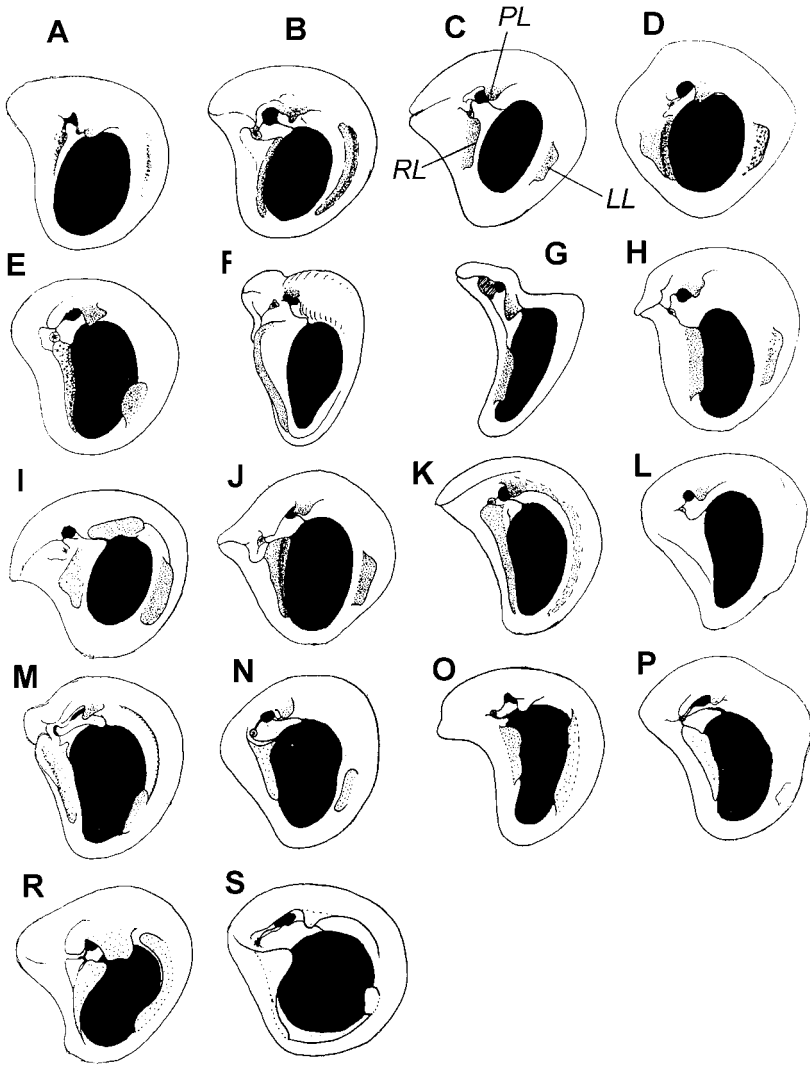


Fig. 13. Mantle collar in Stylommatophora.

Рис. 13. Мантийный валик у Stylommatophora.

A – *Sphincterochila candidissima* (Draparnaud, 1801); B – *Ceruellia cespitum* (Draparnaud, 1801); C – *Caucasigena abchasica* (Lindholm, 1927); D – *Arianta arbustorum* (Müller, 1774); E – *Fruticocampylaea narzanensis* (Krynicky, 1836); F – *Lindholmiola corcyrensis* (Férussac, 1839); G – *Helicodonta obvoluta* (Müller, 1774); H – *Metafruticicola pellita* (Férussac, 1832); I – *Helix pomatia* Linnaeus, 1758; J – *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801); K – *Theba pisana* (Müller, 1774); L – *Ponsadenia semenovi* (Martens, 1864); M – *Angiomphalia caelestimontana* (Tzvetkov, 1940); N – *Leucozonella mesoleuca* (Martens, 1882); O – *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836); P – *Lindholmomneme nordenskioldi* (Martens, 1876); R – *Ceruellia neglecta* (Draparnaud, 1805); S – *Karafthelix middendorffi* (Gerstfeldt, 1859).

rated with granules of CaCO_3 more effectively retards evaporation than epiphragm, containing just a little of calcium carbonate. Consequently, one can assume that the more moisture deficit occurs in the given biotope, the more stringent are requirements for the properties of epiphragm and more intensely the zones of mucus secretion are working. As a result, two independent phenomena arise: strengthening of the superficial armament and intensification of saturation of epiphragm by calcium carbonate. Since the mucus from the foot surface is removed by the lobes of the mantle collar, the middle part of epiphragm is built due to this mucus whereas the peripheral part is formed at the expense of the secret released by the mantle collar, i.e. due to the same source as the superficial teeth (Campion, 1961).

Thus, it is reasonable to assume that the degree of development of apertural teeth really depends on parameters of the water balance at the given place, but this relationship is not direct, but "coupled" with the presence in the mantle collar the zones with intense secretion of mucus that is rich with CaCO_3 . This mucus is needed primarily to enhance the moisture loss resistance of the epiphragm; but the existence of the mentioned zones determines formation of the teeth on the aperture margins, contributing in turn, squeezing of the mucus from the mantle collar. In other words, a side effect of the development of the zones of enhanced secretion acquired an independent adaptive value.

In consideration of the snails attaching to the substrate by aperture in the dry season, as different from those burying in the soil, it is convenient to start with pronounced xerophilic mollusks living openly. Very significant is the fact that the vast majority of species belonging to this category lack not only the teeth of superficial type, but as well

as the lip (immersed teeth may be present). Therefore the relationship between degree of development of the elements of the aperture armament, properties of epiphragm, and parameters of the water regime, which was discussed above, seems to be typical for the burying forms only.

How, then, to minimize the water loss in the species living openly, i.e. under the most arid conditions? With onset of the dry season, adult or subadult snails rise up on stems of grass or branches of bushes. While the animal crawls, it keeps itself on a vertical surface due to sticky mucus secreted by the pedal gland located in the thickness of the foot and opening by a horizontal slit beneath the mouth opening. Then the snail stops and starts to withdraw itself into the shell, with its basal margin of aperture directed upward, while the shell apex downward (this is true for the snails with an elongated shell, in particular, for some Enidae). When the head and anterior part of the cephalopodium have withdrawn, the basal margin of aperture comes into contact with the substrate, and at this point the aperture stick by the mucus secreted by the mantle collar. Now, when the aperture is fixed on the vertical surface, the rest parts of the cephalopodium retract gradually; as withdrawing the palatal and columellar margins are lowering onto the substrate; parietal margin contacts with the surface in the last turn. As a result, at the end of retraction of the snail, the aperture becomes glued along its entire perimeter — partly by the mucus, secreted by the mantle margin, partly by the mucus which has been removed from the foot by the lobes of the mantle collar. Description of these processes is based on the direct observation of the withdrawal of representatives of the Enidae, Crimean *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828), and Transcaucasian *Georginapaeus hohenackeri* (Pfeiffer, 1848), and Hygromii-

dae — Central Asian *Xeropicta candaharica* (Pfeiffer, 1846).

2.3.2.2. Immersed teeth

Under the term “immersed teeth” I mean primarily the elements of the palatal margin, since the long, elongated along whorls parietal and columellar lamellae are not connected with definitive (adult) aperture, and have other origin and other functions.

Teeth located on the parietal and columellar margins of the definitive aperture, are not always connected with initial parietal and columellar lamellae. They can be formed independently and often belong to the category of superficial.

Sometimes the last whorl (in the high shells) narrows toward the aperture. In such cases, the perimeter of the subdefinitive aperture is reduced, but the perimeter of the mantle edge remains the same. As a result, the mantle edge crumples and the immersed teeth have formed in the emerged indentations. This has been shown for Clausiliidae (Edlauer, 1941) and is true, probably, for many other groups with “toothed” aperture.

A pertinent question concerns the correlations of emergence of the immersed palatal folds and narrowing of the last whorl. Obviously, this is common and natural, but not obligatory. For example, *Pseudonapaeus otostomus* (Westerlund, 1898) (Enidae) has a spindle-shaped shell, but the immersed teeth in this species are absent; on the contrary, a representative of the same genus, *P. entoptyx* (Lindholm, 1925), has a tower-shaped shell, but it has a longitudinal palatal fold inside the aperture. Immersed teeth may play a role in reducing evaporation (by reducing the area of the aperture), but this function is not primary. An elongated structure due to its shape is hardly effective for squeezing mucus from the mantle collar, since this purpose requires a structure, oriented perpendicular

to the axis of withdrawal and at longitudinal arrangement of folds the mantle slips on them, like on rails. Therefore, the main role of immersed folds is different — namely, to ensure the efficiency of gas exchange, protection of rectum and management of shell. This statement deserves a detailed consideration.

Aperture teeth, breathing, and excretion. If a shell has parietal teeth, there is usually also a small tooth in the upper part of the palatal margin. The crests of these teeth are directed towards one another. Together, these teeth form a kind of sinulus, which houses pneumostome, anus and the opening of the secondary ureter. Thus, the named teeth protect these organs (chiefly pneumostome) from the pressure of adjacent organs. This is important, because in time of intensive feeding, the crop that adjoins to mentioned organs, strongly swells and presses on them. It is clear that, at strong expansion of the crop, the rectum, secondary ureter and pneumostome are so strongly pressed against the outer wall of the shell that certain problems can arise with defecation, respiration and removal of excreta. This problem is particularly sharp when the last whorl is narrowed. The presence of rigid partition between the crop and pneumostome region eliminates (or, at least, attenuates) this problem and the parietal tooth participates in such partition.

If we take into account that the main pressure is made from one side, it becomes clear why the parietal tooth is more “necessary” than palatal; this explains the fact that the parietal tooth only (without palatal) is observed much more often than palatal only (without parietal).

Immersed teeth and management by shell. Shell and visceral sack with lung cavity can be likened to two cones inserted into one another. If the surface of these cones is smooth, the inner cone can be rotated relative to the outer and vice versa. But any

rigid structure protruding into the cavity of the aperture, will inevitably play the role of a stopper that limits an ability to rotate the visceral sac inside the shell, and the system of apertural teeth creates very effective coupling of shell with the body of the mollusk.

The parallel with two cones in this case is very conditional, because the visceral sack of a snail is curled into a spiral. Torque in this case can occur only in the region adjacent to the aperture, i. e. just where the complex of immersed teeth is located. Facilitating the management by the shell, the immersed teeth slow down the speed of retraction: it is possible that just with this fact it is linked to the absence of immersed teeth in a number of small snails, living in condition of strong temperature fluctuations. A palliative way out is observed, for example, in *Truncatellina*: a small palatal tooth, located deep inside the shell, increases the coupling between the body of the animal and shell without impeding at the same time the rapid retraction. Similar situation takes place in some Enidae: *Pseudonapaeus entoptyx* (Lindholm, 1925), *Siraphoroides moltschanovi* (Likharev et Rammelmeyer, 1952) (Schileyko, 1984).

In this connection a rare modification of columellar plate should be noted when it raises parallel to the columella, expanding at the same time into a blade. Such a structure of the columellar plate is observed in *Azeca* (Cochlicopidae), *Vertilla* (Vertiginidae), a few *Euxinolauria* (Orculidae) and in some Achatinellidae. Comparing position of the shell in respect to the foot in crawling *Azeca* and *Cochlicopa*, Paul (1974) drew attention to the fact that, in *Azeca*, the shell is oriented parallel to the foot, while in *Cochlicopa* (in which the columellar plate is absent) the shell is sideward deviated up to 20–30°.

Paul connects this difference to the fact that *Azeca* has the columellar plate of the described structure while *Cochlicopa* has not.

The assumption by Paul seems fair: when an animal is crawling, the extended vertical blade of columellar plate lies on the dorsal side of the cephalopodium, greatly limiting the possibility of deviation of the shell aside. Paul, however, overlooked that the same role is more effectively performed by the saddle-like system formed by parietal and subparietal plates interconnected by transverse thickenings: when a snail is crawling, this “saddle” covers the foot dorsal side from above and fixes the shell in certain position in relation to the cephalopodium. Such a rigid system is effective if the aim is to fix the shell in certain position relative to the foot with the minimal effort of the columellar muscle. However, this system greatly limits the mobility of the shell thus making difficult its management. Species of *Cochlicopa* that lost the apertural armature are more progressive in this regard, as they can actively manage the shell. Both *Azeca* and *Cochlicopa* live mainly among forest litter, small twigs, tangled grass, and their ability to manage the shell actively under such conditions is, to my mind, a valuable acquisition. Additionally, this is one of important circumstances that explain why *Azeca* has a relatively narrow area of a relic type and lives in a limited set of habitats, while species of *Cochlicopa* are common almost everywhere in Holarctic.

Maintaining of shell in certain position is a special case of its control, and an important role of immersed teeth often consists of keeping the shell in more or less constant orientation relative to the cephalopodium. In this regard shells of some Hypselostomatidae are remarkable: their aperture is sharply lifted, and its plane is almost horizontal. Therefore, when the animal is crawling, the summit of the shell is directed downwards and probably does not (or nearly does not) touch the substrate, i. e. the shell is a weigh. One can assume that, as a result, the problem of the

most advantageous position of the visceral sack with respect to the cephalopodium is exacerbated. So, there are four strong teeth with blunt tops in the aperture of the *Hypselostoma* species; I think that, leaning on the dorsolateral surfaces of the cephalopodium from right and left these teeth restrict the possibility of free movement of the shell and keeping it in the most favorable position. In parallel, the combination of parietal and upper palatal teeth creates a sinulus, i.e. these teeth fulfill also the traditional function of protection of pneumostome and rectum.

As noted above, the appearance of the teeth of immersed type is often associated with the narrowing of the last whorl, which leads to the formation of fusiform shell. The role of this process and evolutionary consequences deserve a special consideration.

Narrowing of the last whorl is probably an ancient acquisition that repeatedly occurred during evolution of the stylomatophoran mollusks; indeed, species with fusiform shells are common among Chondrinidae, Enidae, Bulimulidae, Urocoptidae, Clausiliidae, and Streptaxidae. Therefore the assumption that this narrowing had occurred originally without any connection to some external conditions, but was acquired subsequently to facilitate the management of elongated shell, or for keeping it in the most favorable position relative to cephalopodium, looks quite plausible.

Reducing of the diameter of the last whorl provides a closer mutual adjoining of the internal organs, and, in particular, a more tight contact of the columellar muscle with the columella. Narrowing of the last whorl may be compared with taut corset: a gymnast or a dancer, with his clear and strictly coordinated movements, tightly tightens the belt that plays the role of an outer support during body turnings (Schileyko, 1984; Suvorov, 1993). It was shown above that long

columellar plate is an archaic character; the presence of this plate facilitates the management of the shell, and the latter is performed more successfully with the tighter contacts of the columellar muscle with the plate. In its turn, the tight adjoining of the columellar muscle is largely ensured by narrowing of the last whorl. Thus, in the groups targeted to increasing of the shell height, process of immersed armature formation is observed, some elements of which became more and more finely adapted to optimize the spatial orientation of the shell of moving animal.

Further development of the apertural armament of immersed type in this direction in a number of groups has reached an evolutionary dead end: a complex system of teeth blocked up the aperture to such a degree that the rate of withdrawal of the snail into the shell decreased significantly, and the amplification of the drought became fatal, especially for the animals with small size.

Snails with strongly toothed aperture spend more time than animals of same size and with same whorls number but with a simple aperture.

This difference is related to the fact, that if the aperture is devoid of teeth, just a simple contraction of the columellar muscle is enough for withdrawing the snail. If there are numerous hard projections in the lumen of the aperture, then withdrawal, in addition to retraction of the axial musculature, needs a complex redistribution of hemolymph in the body sinuses, which requires additional time.

The way out of this evolutionary dead end was found by snails, which had not time to reach an irreversible and critical specialization of complex aperture apparatus. It can be assumed that their development has gone toward a fine functional differentiation of the columellar muscle to maintain their ability for a quick withdrawal.

This hypothesis is based on the following facts.

1. Among Vertiginidae and Gastrocoptidae, the species with the strongest aperture armament were found in representatives having become extinct by middle of the Neogene (Steklov, 1967; Steklov, Tzytovich, 1967).

2. The most archaic and weakly variable species among Recent Vertiginidae is *Verrilla angustior* (Jeffreys, 1830) which has a complex aperture. On the contrary, the most evolutionarily advanced species, with a huge distributional area, a very wide amplitude of variability and often abundant, *Vertigo modesta* (Say, 1824) shows a tendency to reduction of teeth down to their complete disappearance.

3. Members of the genus *Euxinolauria* (Lauriinae, Orculidae), mostly inhabiting western regions of the Caucasian Isthmus, live only in forests, especially in relic forests, and are characterized by complex armature of the aperture. The representative of monotypic (perhaps, oligotypic) genus *Lauria cylindracea* (Da Costa, 1778), with vast area and wide spectrum of biotopes, from sparse deciduous forests to semi-deserts, has a relatively simple aperture equipped with a single small parietal tooth and (sometimes) a rudimentary columellar one.

I guess that the above explanation of these facts is related, ultimately, to the speed of retraction of the snail into the shell. The species of the genus *Euxinolauria* inhabit forests, under condition of permanent shade; they have not a risk of rapid drying out under straight sun rays. Sometimes periods happen in the western Caucasus when the forests dry out very much, but the drying is so slow process that it does not matter how long time the snail spends for withdrawing, a few seconds or a few minutes.

4. Species of *Euxinolauria* living in the most wet habitats, viz. in the moist shady

ravines, on the surface of the wet rocks, etc. [*E. rectidentata* Schileyko, 1975, *E. paulinae* (Lindholm, 1913)], have immersed elements of aperture armament only. *E. pulchra* (Retowski, 1883) lives in the driest places: this species inhabits deciduous forests in the northwest Caucasus, which dry out especially strongly. And it is this species that developed, in addition to the immersed teeth, the superficial tubercles and folds playing a role in protecting the body of the mollusk from the moisture loss.

On this conformity to natural laws the peculiarities of ecology of individual species may superimposed. So, judging from the structure of the aperture *E. tenuimarginata* (Pilsbry, 1922) is the most moisture-prefering species. It lacks the superficial teeth, but has a wide lapel of the aperture margin that provides a snug fit to the substrate. *E. sinangula* Schileyko, 1975, in contrast, has not only immersed, but also superficial teeth, this fact suggesting the greater resistance to drying out than *E. tenuimarginata*. *E. superstructa* (Mousson, 1876) occupies an intermediate position.

Quite a different situation exists in the conditions where *Lauria cylindracea* dwells. Scorching sun rays act as a hard instrument of selection for the speed of withdrawing. With the small size of this animal (the height of its shell is no more than 4.5 mm) the problem, as noted above, is so acute that even a slight slowdown in withdrawing threatens snail to die because of dehydration.

Note in passing that mollusks living in mesophitic conditions are subjected to thermal shock. For example, some slugs placed under direct sun rays, may die within a few minutes, although the body of the slug cannot lose so much water during such a short time to suggest the death due to dehydration.

Perhaps, it is because of almost complete absence of the teeth in the aperture that a

wide lapel of the aperture margin is developed in *Lauria cylindracea*, due to which the aperture is able to adjoin tightly to the substrate with a minimal clearance. Recall that provisional basal folds, periodically appearing in this species during shell growth (see above) are superficial at the time of their formation. Since a widely expanded margin of the aperture can appear only at the final stage of the shell growth, but the requirements to protect the aperture do exist already in young snails (although not in such sharp form), there is a need for some structures that are capable to temporarily replace functionally the definitive expansion of the aperture margin.

The main results of the analysis of aperture armament can be formulated as the following six basic statements.

1. The teeth in the aperture are represented by two categories that are designated here as superficial and immersed. Superficial teeth are local extension of the lip; during shell growth they may be formed more than once. Immersed teeth are the result of a more or less noticeable narrowing of the last whorl only at the final stage of the shell growth.

2. Superficial teeth and lip generally serve for squeezing mucus from the mantle collar and the formation of the epiphragm.

3. Superficial teeth are present mostly in those mollusks which bury themselves into the soil during the dry season.

4. The main function of the immersed teeth is providing orientation of the shell (with visceral sac) in respect to the cephalopodium and facilitation of the management of a high shell.

5. With increasing of aridity, a strengthening of the superficial teeth and weakening of the immersed ones is generally observed. This trend involves the openly-living species in which the snails survive the drought by gluing with their aperture to a substrate.

6. Species living openly in the arid steppe, semi-desert and desert landscapes mostly lack teeth and a well-developed lip. In such species a wide lapel of the aperture margin is often developed, which allows the snails to adjust tightly to the substrate.

All the above leads to an important general conclusion. If an organism, in the course of its evolution, can substitute rigid and permanent morphological structures for more plastic, more flexible and therefore more sophisticated physiological (or behavioral) acquisitions, such a replacement increases the chances of the respective species to gain an advantage in a competitive interactions with related taxa. Morphological simplification is one of the natural results of such replacement.

2.4. Axial musculature and aperture armament

Axial musculature consists of columellar muscle and its branches. In different groups of Stylommatophora one can observe a differentiation of columellar muscular trunk into several groups of branches to improve the shell management (Suvorov, 1993). As a high-spired shell requires a more sophisticated management than a depressed one, the variety of differentiation of the columellar trunk is especially noticed in members of Enidae, Clausiliidae and other groups with similar shell. Function of the shell management is provided by the columellar lamella in some Enidae, Chondrinidae, and some Streptaxidae, by columellar and supracolumellar lamellae and asymmetrical position of pedal branches in Orculidae, as well as by connective tissue partition which separates the left pedal retractor of the buccal mass from the right pedal retractor and from retractor of the mantle collar in Cochlicopidae and Enidae (Suvorov, 1993).

3. The shell in Stylommatophora: an evolutionary perspective

In connection with the above attempts of functional interpretation of some conchological characters, it is pertinent to discuss briefly the significance of the gastropod shell in a historical aspect.

One can say, with some reservations, that it is the shell that has created a mollusk, since a great number of unique morphological features characterizing the phylum Mollusca is associated with the shell origin. Shell provides relatively efficient protection to mollusk: 1) for most of the snails, this is protection predominately from predators, 2) for the terrestrial ones, it additionally provides protection against water loss (what sometimes is more important). However, the shell, as a means of *passive* protection, puts certain restrictions on the further progressive evolution of these animals. Therefore, the presence of shell can be considered, from a historical point of view, as passing phase in the evolution of the terrestrial pulmonates. In support of this suggestion, one can point to the fact that the tendency to shell reduction is observed almost wherever environmental conditions permit.

Among Recent taxa of Stylommatophora, all stages of the shell reduction can be found, from snails with well-developed shell to slugs, in which just conchiolin plate remains (sometimes inlaid with granules of lime) completely hidden under the mantle. The trend towards disappearance of the shell is absent or very weak in the ancient, mostly morphologically archaic groups only (all pupilloid taxa, Claisiliidae, Streptaxidae + Diapheridae, Megaspiridae, Urocoptidae, and some others). One can assume that the shell gradually becomes a brake of biological progress of the mollusks in course of their current evolution.

The shell, giving a rather effective protection, limits the diversity of snail's reactions to the whole broad spectrum of external irritations, in essence, their reaction is reduced only to the animal retraction into the shell. A slug lacking shell is forced to react more subtly, more diversely and more adequately to the external factors of various kinds.

In addition, the absence of an external shell facilitates penetration of mollusks into narrow chinks and other hiding places.

Another strong argument in favor of this hypothesis is the fact that the density of synaptic contacts in the cerebral ganglia of the slug *Limax cinereoniger* Wolf, 1803 is significantly higher than that of the snail *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 (Zs.-Nagy, Sakharov, 1970). It follows from this comparison that the slugs, figuratively speaking, are "smarter" than snails, i. e. have a more perfect nervous organization and obviously more complex behavior.

Thus, I assume that the loss of benefits given by shell is compensated by a more complex behavior of mollusks. However, with the shell reduction the problem of gas exchange is exacerbated, as in this case the volume of lung is decreased and the respiratory surface — the ceiling of lung cavity — is reduced. This contradiction is largely eliminated by the fact that the skin breathing ability is significantly higher in slugs as compared to snails (Runham, Hunter, 1970; Likharev, Wiktor, 1980). Besides, additional respiratory surfaces are developed in some species, such as, for example, in Vitrinidae.

In the terrestrial pulmonates, their mantle collar is equipped initially with three lobes (some of them may be reduced): left, right and pneumostomal (= anal). The role of these lobes is double. First, in the time of withdrawal of the snail into the shell they (lobes) remove mucus from the surface of cephalopodium; at the expense of this mu-

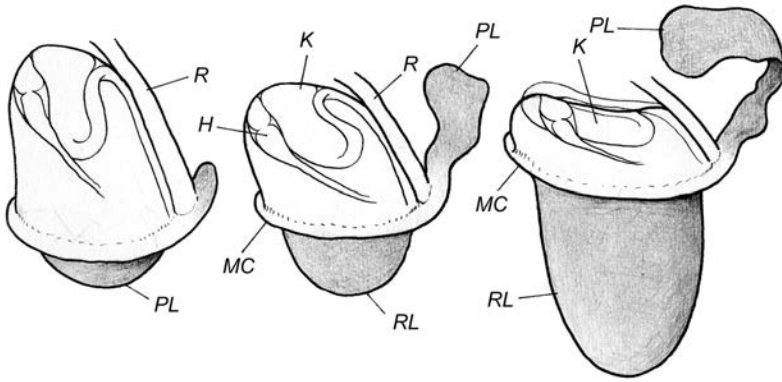


Fig. 14. Mantle lobes of Vitrinidae (from left to right): *Phenacolimax annularis*, *Vitrina pellucida*, *Semilimax kotulae*.

Рис. 14. Мантийные лопасти Vitrinidae (слева направо): *Phenacolimax annulari*, *Vitrina pellucida*, *Semilimax kotulae*.

cus the epiphragm is formed (see above). Second, at a gradual reduction of shell and formation of slug-like appearance (“limacization”) the respiratory surface is reduced, and the pneumostomal lobe is greatly expanding (often covers a significant part of the shell), creating additional respiratory surface and thus compensating the diminution of the lung volume. This dependence is illustrated by the morphological series in the family Vitrinidae: *Phenacolimax annularis* (Studer, 1820) (real snail with shell is well developed) — *Vitrina pellucida* (Müller, 1774) (shell is somewhat reduced) — *Semilimax kotulae* (Westerlund, 1883) (semislug with shell is much reduced) (Fig. 14).

In connection with the problem under discussion, a comparison of the fossil and contemporary cephalopods is indicative. The Paleozoic and Mesozoic cephalopods had an external shell, while it became lost in their Recent relatives (completely in octopuses, and partly in squids and cuttlefishes). The only exception is *Nautilus* retaining the outer shell. In this sense, the extant cephalopods could be regarded as analogs of the

terrestrial slugs; no doubt that they are more progressive than the extinct shelled groups. Moreover, it can be argued that biological progress is determined ultimately by more perfect organization of the nervous system, and this, in its turn, is connected with the disappearance of external shell. The analogy between cephalopod and gastropod mollusks, in the given context is, to my mind, justified and demonstrative.

Another striking example is Opisthobranchia. Their most biologically progressive representatives are so-called sea slugs (Nudibranchia) which are characterized by a complete loss of shell.

With regard to the superorder Stylommatophora, the process of reduction of the shell in them seems to fit the same general trend. As a matter of fact, in 21 of 52 taxa ranked as orders or families, there are genera containing slugs or semislugs, and evolutionary reduction of the shell within the entire superorder occurred (and is occurring currently) at least 18 times (Schileyko, 2003). In addition, two more circumstances should also be taken into consideration.

1. Presence of slugs and/or semislugs in some taxon does not always mean that the loss of shell in this group had taken place only once. For example, among Succineidae this process occurred independently at least twice, in South Asia and in South America (Tillier, 1981); in different branches of Helicarionoidea the loss of shell also occurred repeatedly. So the shell reduction took actually place not in 18, but in many more number of cases.

2. The table presented earlier by the author (Schileyko, 2003, p. 149) does not include the taxa experiencing initial stages of the shell reduction when it is still fully developed, but the first signs of the limacization can be seen. Thus, among Pachnodidae (infraorder Pupilloinei) where slugs and semislugs are absent, there are genera (*Amimopina*, *Rhachidina*, *Edouardia*, *Pachnodus*), in which all or many species are characterized by very thin walls of shell, with the number of whorls being reduced, and the last whorl being swollen and clearly prevails over the others. All this are the signs that can be interpreted as the very initial stages of the shell reduction. In any case, the reduction, as far as it can be seen in the factual material, begins with the appearance of just such symptoms. A similar situation is observed in Orthalicidae (genus *Sultana*), Helicidae (genus *Cantareus*) and in some other families.

Within the suborder Succineiformes, representatives of only five genera and subgenera (of 28) can be allocated to the category of slugs or semislugs. But some signs of incipient reduction of the shell are marked in all genera constituting the suborder.

Same trend of gradual reduction of shell in Oleacinidae can be seen in Fig. 2.

The current ratio of the shelled (snails) and shell-less (slugs + semislugs) taxa of generic rank — 2316 against 209 (after Schileyko, 1998–2007) — indicates that,

at the geological time scale, the process of disappearing of the shell has just begun, although it is gradually taking the character of a general trend.

This trend is not evident in several either highly specialized or ancient and archaic taxa of the family rank, namely: all pupilloid taxa, Partulidae, Megaspiridae (1 species, extinct in historical time), Urocoptidae, Clausiliidae, Plectopiloidea, Strophocheiloidea, Cerionidae, Achatinoidea, Subulinoidea, Clausiliidae, Streptaxoidea, Endodontidae, Thyrophorellidae (1 specis), Punctidae, Helicodiscidae, Discidae.

Acknowledgments

I express my deep gratitude to Dr. A.V. Sysoev for valuable advices and improvement of my English.

References

- Baker H.B. 1955. Heterurethrous and aulacopod. — *Nautilus*, 68 (4): 109–112.
- Bizikov V.A. 2008. [Evolution of the shell in Cephalopoda]. Moscow: VNIRO. 447 p. (in Russian).
- Boss K.J. 1974. Oblomovism in the Mollusca. — *Transactions of American Microscopic Society*, 93 (4): 460–481.
- Campion M. 1961. The structure and function of the cutaneous glands in *Helix aspersa*. — *Journal of microscopical sciences*, 102 (58): 195–216.
- Edlauer E. 1941. Die ontogenetische Entwicklung der Verschlussapparates der Clausiliiden, untersucht an *Herilla bosniensis*. — *Zeitschrift wissenschaftliche Zoologie*, 155 (2): 129–158.
- Fischer P.-H. 1971. Observations dans le milieu naturel. L'état hygrométrique de l'air influent-il sur l'activité des mollusques terrestres? — *Journal de Conchyliologie*, 109 (1): 33–37.
- Likharev I.M., Wiktor A. 1980. [Slugs of the fauna of the USSR and adjacent countries] (*Gastropoda terrestres nuda*). — *Fauna of the USSR. Molluscs. Vol. III* (5). 437 p. (in Russian).

- Lind H. 1968. Hibernating behavior of *Helix pomatia* L. (Gastropoda, Pulmonata). — Videnskabelige Meddelelser Dansk Naturhistorisk Forening. København, 131: 129–151.
- Moquin-Tandon A. 1855. Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France. 2de partie. Paris. 646 p.
- Parkhaev P.Yu. 2008. The Early Cambrian Radiation of Mollusca. — Ponder W.F., Lindberg D.R. (eds). Phylogeny and Evolution of Mollusca. Berkeley: University of California Press. P. 33–69.
- Paul C.R.C. 1974. *Azeca* in Britain. — Journal of Conchology, 28: 155–172.
- Pilsbry H.A. 1900. On the zoological position of *Partula* and *Achatinella*. — Proceedings of Academy of natural sciences of Philadelphia, 52: 561–567.
- Raup D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. — Journal of Paleontology, 40 (5): 1178–1190.
- Raup D.M., Stanley S.M. 1971. Principles of paleontology. San Francisco: Freeman & Co. 390 p.
- Runham N.W., Hunter P.J. 1970. Terrestrial slugs. London: Hutchinson. 184 pp.
- Schileyko A.A. 1967a. [On the factors of variability of some terrestrial mollusks]. — Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. VI (2): 14–21. (in Russian)
- Schileyko A.A. 1967b. [On biology of reproduction and juvenile adaptations of the slug *Parmacella ibera* Eichw.]. — Zoologicheskyy zhurnal, 46(6): 946–948. (in Russian)
- Schileyko A.A. 1975. [Peculiarities of structure of excretory apparatus of Pulmonata in the connection with elaboration of the subclass system]. — Mollyuski, ikh sistema, evolyutiya i rol' v prirode. Leningrad: Nauka. P. 12–15. (in Russian)
- Schileyko A.A. 1978a. Peculiarities of the structure of the excretory system of the Pulmonata in relation to subclass classification. — Malacological Review, 11: 68–70.
- Schileyko A.A. 1978b. [Terrestrial mollusks of the Helicoidea superfamily. — Fauna SSSR. Mollyuski. T. III (6)]. 384 p. (in Russian)
- Schileyko A.A. 1984. [Terrestrial mollusks of the Pupillina suborder of the USSR fauna (Gastropoda, Pulmonata, Geophila)]. — Fauna SSSR. Mollyuski. T. III (3). 399 p. (in Russian)
- Schileyko A.A. 1998–2007. Treatise on Recent terrestrial pulmonate mollusks. Pts 1–15. — Ruthenica, Suppl. 2. 2210 pp. [pt. 1 — April 1998, pt. 2 — November 1998, pt. 3 — April 1999, pt. 4 — December 1999, pt. 5 — May 2000, pt. 6 — December 2000, pt. 7 — June 2001, pt. 8 — January 2002, pt. 9 — September 2002, pt. 10 — April 2003, pt. 11 — November 2003, pt. 12 — November 2004, pt. 13 — May 2006, pt. 14 — November 2006, pt. 15 — June 2007].
- Schileyko A.A. 1999. Treatise on Recent terrestrial pulmonate molluscs. Pt. 3. Partulidae, Aillyidae, Bulimulidae, Orthalicidae, Megaspiridae, Urocoptidae. — Ruthenica, Suppl. 2: 263–436.
- Schileyko A.A. 2003. [Directions and mechanisms of evolution of terrestrial pulmonate molluscs (Pulmonata, Stylommatophora)]. — Zoologicheskyy zhurnal, 82 (2): 144–162. (in Russian)
- Schileyko A.A. 2014. On the early evolution of pulmonate molluscs. — Arianta IV. Report on the workshop Alpine land snails 2014. Naturhistorisches Museum Wien: 13–16.
- Schmidt A. 1855. Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren in taxonomischer Hinsicht. — Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Sachsen und Thüringen in Halle, 1 (1): 1–52.
- Schmidt-Nielsen K., Taylor C.R., Shkolnik A. 1972. Desert snails: problems of survival. — Symposium Zoological Society London, 31: 1–13.
- Solem A., Jochelson E.L. 1979. North American Paleozoic land snails, with a summary of other Paleozoic nonmarine snails. — Geological Survey Professional Paper (Washington), 1072: 1–42.
- Steklov A.A. 1967. [Terrestrial mollusks of Neogene sediments of Tuva]. — Trudy Zoologicheskogo Instituta AN SSSR, 42: 269–279. (in Russian)
- Steklov A.A., Tzytovich M.V. 1967. [On the finding of Neogene terrestrial mollusks in the Kostankol valley in Central Kazakhstan]. — Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otd. Geologicheskoe, 42 (3): 108–119. (in Russian)

- Suvorov A.N. 1993. [Functional morphology of the aperture armature in the Lauriinae subfamily (Gastropoda, Orculidae) and some problems of the systematics of the group]. — *Ruthenica*, 1 (1–2): 67–80. (in Russian)
- Suvorov A.N., Schileyko A.A. 1991. [Some aspects of functional morphology of the aperture in the Pupillina suborder (Gastropoda Pulmonata)]. — *Ruthenica*, 3 (2): 141–152. (in Russian)
- Tillier S. 1981. South American and Juan Fernandez succineid slugs (Pulmonata). — *Journal of Molluscan Studies*, 47 (2): 125–146.
- Yom-Tov Y. 1971. Body temperature and light reflectance in two desert snails. — *Proceedings of Malacological Society of London*, 39 (4): 319–326.
- Zilch A. 1959–1960. *Gastropoda Teil 2. Eutyneura*. — *Handbuch der Paläozoologie*, Bd. 6. 834 S.
- Zs.-Nagy I., Sakharov D.A. 1970. The fine structure of the procerebrum of pulmonate molluscs, *Helix* and *Limax*. — *Tissue & Cell*, 2 (3): 399–411.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA) В СВЕТЕ ЭКОЛОГО-ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ (ОБЗОР)

И.М. Ковалёва¹, Л.А. Тараборкин²

¹*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины; irakov2008@ukr.net*

²*Институт электросварки им. Е.О. Патона НАН Украины; leotar@ukr.net*

Исследовано соотношение морфологического и экологического аспектов разнообразия рукокрылых (Chiroptera) в свете ранее предложенной авторами эколого-этологической концепции. Рассмотрены механизмы адаптационных перестроек органов гемореспираторного аппарата рукокрылых (Chiroptera) в процессе онто- и филогенеза под влиянием экологических факторов и этологических предпочтений этой группы млекопитающих. Изучено влияние антиортостатического положения на рукокрылых и показана его роль в возникновении ключевых эволюционных преобразований, обусловивших в конечном счёте морфофизиологические перестройки рукокрылых в онто- и филогенезе, адаптивную радиацию и морфофизиологическое разнообразие этого отряда млекопитающих.

ADAPTIVE RADIATION AND EVOLUTION OF BATS (CHIROPTERA) IN THE LIGHT OF AN ECOLOGY-ETHOLOGICAL CONCEPT (A REVIEW)

I.M. Kovalyova¹, L.A. Taraborkin²

¹*Schmalhausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine; irakov2008@ukr.net*

²*Paton Electric Welding Institute of NAS of Ukraine; leotar@ukr.net*

Reviewed are mechanisms of adaptive rearrangements of organs of the chiropteran hemorespiratory complex in both ontogeny and phylogeny under influence of environmental factors (gravity, oxygen partial pressure) and ethological features (duration of antiorthostatic position, locomotion, foraging strategies) that caused both biological progress and adaptive radiation of bats. This is an attempt of a novel view of the latter's evolution

from the standpoint of modern understanding of their morpho-physiological diversity with emphasize on its possible causes.

In the Introductory section, two features of the bats making them unique among mammals are stressed, viz. their ability to the active flight and to a lengthy antiorthostatic position (ANOP). It is stressed that the causes of chiropteran morpho-physiological diversity are still open to discussion.

According to the authors' opinion, consideration of diversification of the living chiropterans should be maid in the context of certain peculiar characters of their evolutionary emergence. It is noted that none of the nowadays hypotheses about origin of bats is substantiated sufficiently enough to make it commonly accepted. The questions of emergence and progress of flight in the chiropterans should be associated with respective transformations of both their locomotor system and physiological functions needed for their active flight ability, especially hemorespiratory complex. Among the latter, of special importance and interest is poorly studied wing membrane of bats, which is involved in their total gas exchange. According to the authors, omission of this function from consideration of evolution of bats became an obstacle to elaboration of clear understanding of possible causes of emergence of the bat wing.

The authors suppose that initial switch to an unique long staying in ANOP could change conditions of embryonic development in a hypothetical ancestral chiropteran. This, in turn, may led to morphogenetic rearrangements of some organs, in particular fore limbs, in more advanced bats.

In the Section 1, under consideration are various features of the activity of the bats, with special attention paid to the link between degree of activity and the level of general metabolism. It is noted that particular bat species may differ significantly by the ratio of the time they spent in flight and in ANOP. Members of two bat families, Vespertilionidae and Rhinolophidae, are selected as the model objects, for which average daily estimated duration of staying in ANOP is provided.

In the Section 2, results of the studies of morpho-functional organization of the hemorespiratory complex in bats are presented. Morphological disparity of bats, within the context of the main theme of the paper, is considered from the standpoint of an ecology-ethological concept having been developed by the authors.

It is shown that the proper respiratory organs (lungs) in bats match the "mammalian" type in their general morphology. With this, they have some peculiarities that are evident in presence or absence of the lobes in their lungs. An argumentation is forwarded that the wing membrane of bats may have a direct relation to the gas exchange and thus may participate in metabolism regulation.

Anatomic and topographical relations between chest shape, lung structure, bronchial tree branching, and heart position are shown to be formed by influence of certain abiotic factors, one of which is Earth's gravity.

Morphological and functional studies of respiratory motor structures supplemented with cluster analysis of their diversity allowed to divide chiropterans studied herewith into three main groups differing by degree of mobility of the chest (high, medium and low mobility). Morpho-functional

relation of skeletal and respiratory muscle motor structures is shown. It is traced the emergence of morphological transformations of the latter structures in ontogeny and phylogeny, some regularities of their formation being indicated with respect to bat locomotor adaptations, foraging strategies and ANOP duration.

Thus, systemic exploration of the effect of the antiorthostatic position on bat organization and physiology shows its key role in the emergence of evolutionary changes that caused ultimately morpho-physiological restructuring of chiropterans both in ontogeny and phylogeny.

In the Conclusion, the thesis is forwarded that emergence of the wing membrane in bats was a result of changes in the (genetically controlled) morphogenesis under changed conditions of embryogenesis in the ancestral chiropterans. Appearance of the fore leg membrane, not only acting as the wing plane but also participating in the gas exchange, is considered as the most important evolutionarily significant consequence of ANOP. New embryogenetic features acquired by those ancestral forms have led to certain morpho-physiological transformations, in particular, to those involving hemorespiratory complex. With the progress of both these transformations and correlated changes of locomotor apparatus associated with various types of flight and quadrupedal locomotion, adaptive radiation took place that resulted eventually in the contemporary diversity of bats.

It is stated that implementation of the active flight by bats, as well as their ability to decrease metabolism, led to their wide dispersal on the planet and to occupancy and use of different ecological niches. It is supposed that rigid confinedness of various groups of bats to specific types of shelters may be caused by certain peculiarities of structure and functioning of their hemorespiratory complex.

1. Введение

Отряд Рукокрылые (Chiroptera) характеризуется уникальным для класса млекопитающих способом локомоции — активным полётом, а также некоторыми другими особенностями образа жизни. Рукокрылые до сегодняшнего дня остаются одной из самых загадочных групп млекопитающих в отношении возникновения и путей эволюции, а также различных аспектов биологии.

Рукокрылые представлены более чем 1000 видов и являются второй по величине группой млекопитающих (после грызунов). Их распространение по планете повсеместно, за исключением полярных регионов. Наблюдаемое в отряде биологи-

ческое разнообразие проявляется в совокупности морфофизиологических признаков и связано с различными стратегиями кормодобывания, пищевыми специализациями, предпочитаемыми формами локомоции, типами убежищ и т. д.

Широкое распространение и видовое разнообразие рукокрылых, как правило, объясняют их способностью к активному полёту. Однако грызуны, не обладающие такой способностью, превосходят рукокрылых по данным параметрам, что указывает на определённую недостаточность приведённого объяснения.

Высказывается мнение, что расселению, а также диверсификации архаических рукокрылых уже в первой половине

эоцена способствовало увеличение численности и биомассы насекомых в период палеоцен–эоценового термального максимума на большей части территории суши (Tabuse et al., 2009). Очевидно, данные показатели могут оказать влияние на масштабы расселения животных, но, как представляется, имеют не столь большое значение для диверсификации рукокрылых.

Следует признать, что на сегодняшний день остаётся открытым вопрос о причинах морфофизиологического разнообразия рукокрылых. В современной терминологии «та часть общего разнообразия, которая обусловлена действующими причинами, называется *адаптивным сигналом*, начальными причинами — *филогенетическим сигналом*» (Павлинов, 2008, с. 359). Как показали наши исследования, рассмотрение вопроса диверсификации рецентных рукокрылых логично рассматривать в аспекте происхождения этой группы млекопитающих, так как главное отличие рукокрылых от других млекопитающих (преобразование грудной конечности и формирование летательной перепонки) было сформировано у предковой формы рукокрылых. Другими словами, причины, приведшие к появлению рукокрылых (филогенетический сигнал), как и причины их дальнейшего разнообразия (адаптивный сигнал), возможно, имеют общие корни.

Исследователи выдвинули ряд гипотез и предположений относительно происхождения и эволюции рукокрылых (Jepsen, 1970; Ковтун, 1984; Rayner, 1986; Speakman, 2001; Панютина и др., 2012). Вместе с тем, ни одна из имеющихся на сегодняшний день гипотез не представляется достаточно обоснованной, чтобы стать общепринятой.

Главным моментом в дискуссиях является связь формирования «крыла» руко-

крылых с использованием ими активного полёта. Очевидно, вопрос о реализации полёта необходимо связывать не только с преобразованиями органов локомоции, но и с физиологическими перестройками органов, обеспечивающих данный способ локомоции (Ковалёва, 2013а,б).

Из всех типов локомоции позвоночных машущий полёт является одним из самых энергоёмких (Tucker, 1970; Thomas, 1975; Winter, Helversen, 1998; Harrison, Roberts, 2000 и др.). Необходимым условием для полёта является повышение метаболизма и, таким образом, усиленное поглощение кислорода. Действительно, потребление кислорода у рукокрылых в полёте увеличивается в 20 раз по сравнению с состоянием покоя, а у бегущей лабораторной мыши (сравнимой по размерам с рукокрылыми) — лишь в 1.5 раза (Bartholomew et al., 1964; Carpenter, 1985). Несомненно, что столь существенное различие значений этого показателя должно отражаться на морфологии структур, обеспечивающих процесс дыхания. Поэтому, наряду с известной перестройкой конечностей рукокрылых — органов локомоции, естественно ожидать определённой перестройки и органов гемореспираторного аппарата этих животных.

На сегодняшний день соответствующее комплексное исследование органов респираторной и кровеносной систем рукокрылых в научной литературе не представлено. Необходимо отметить также, что и данные о морфофункциональной организации органов гемореспираторного аппарата рукокрылых часто неполные и противоречивые. В первую очередь это касается участия летательной перепонки рукокрылых, представляющей собой кожное образование, в общем газообмене животных. Отметим, что предшественники рассматривали летательную перепонку

рукокрылых главным образом как орган, участвующий в локомоции. Однозначное экспериментальное подтверждение участия кожи перепонки в газообмене у этих животных было дано в работе Ф. Маканьи и Дж. Мортолы (Makanya, Mortola, 2007).

Как правило, возникновение и формирование органов рассматривается в связи с их основной функцией. Грудная конечность рукокрылых — локомоторный орган, формирование которого в крыло произошло на базе локомоторного же органа и покровных тканей предковой формы рукокрылых в ходе эволюционного развития. Значение этих двух составляющих для формирования крыла представляется равнозначным (Adams, 2008). Поэтому формирование крыла следует рассматривать не только в рамках реализации локомоции животного, но и с учётом других функций органов, её обеспечивающих. В частности, упущение из виду такой функции летательной перепонки рукокрылых, как газообменная, по-видимому, до сих пор является препятствием для ясного представления о возникновении крыла рукокрылых (Ковалёва, 2013б, 2014; Kovalyova, 2014).

Данные о том, что развитие межпальцевой перепонки рукокрылых контролируется генетически, не вызывают сомнений (Chen et al., 2005; Weatherbee et al., 2006; Sears, 2008; Wang et al., 2014). Однако неизвестными остаются факторы, которые могут ингибировать запрограммированную смерть (апоптоз) мезенхимных межпальцевых клеток у рукокрылых. Как представляется, это связано с недостаточной изученностью некоторых аспектов условий развития в ходе онтогенеза современных рукокрылых, равно как (и тем более) их предковой формы.

На сегодняшний день накоплена определённая информация для анализа при-

чин, которые могли вызвать генетические трансформации и привести к морфологическим перестройкам органов некоторых животных. Так, имеются данные о влиянии парциального давления кислорода на развитие тканей и органов эмбрионов птиц (Chen et al., 1999; Chuong, Homburger, 2003).

Несмотря на то, что большинством биологов принимается процесс длительной эволюции рукокрылых (что подразумевает постепенное преобразование грудной конечности их предковой формы), имеются и другие взгляды. Так, предполагается «внезапное» появление крыла рукокрылых на протяжении короткого исторического промежутка времени в качестве эволюционного новшества (Sears, 2008).

При рассмотрении вопросов эволюции рукокрылых вне поля зрения исследователей остался специфический компонент образа жизни большинства рецентных рукокрылых — их пребывание продолжительное время в положении «вниз головой», то есть в антиортостатическом положении (АНОП). Между тем, данные исследований, проведённых в основном на человеке и некоторых лабораторных животных, подтверждают, что положение тела (в частности, относительно вектора земной гравитации) влияет на перераспределение крови и вызывает изменение общего уровня метаболизма, существенно снижая его (Осадчий, 1986; Эккерт и др., 1992; Котов и др., 2002; Вартбаронов и др., 2003; Altemeier et al., 2004; Краснов и др., 2005).

Наши исследования показали связь уникально длительного пребывания рукокрылых в АНОП в течение их жизненного цикла с перестройкой ряда систем и органов, в частности, органов дыхания и кровообращения. В данной работе пред-

ставлен аналитический обзор полученных данных, касающихся строения органов гемореспираторного комплекса разных экологических и таксономических групп рукокрылых на всех этапах онтогенеза, а также изложены и обобщены результаты многолетних авторских исследований в этом направлении. Комплексное рассмотрение разноаспектных данных позволило продвинуться в понимании механизмов адаптационных перестроек органов гемореспираторного аппарата рукокрылых в процессе онто- и филогенеза, исследовать вопросы морфологического и, таким образом, биологического разнообразия рукокрылых в свете предложенной авторами эколого-этологической концепции, сформулировать новое представление о причинах появления их летательной перепонки и, в конечном счёте, о происхождении рукокрылых в целом.

2. Эколого-этологические особенности рукокрылых

Активность как одна из характеристик жизненной формы вида или любой другой систематической группы определяет характер её отношений со средой. С другой стороны, активность животных организмов является отображением уровня их метаболизма. В отношении форм активности рукокрылые представляют собой уникальную группу среди млекопитающих как в связи с использованием полёта, так и в связи с продолжительным антиортостатическим положением (АНОП) их тел. Существенно, что эти две крайние формы активности характеризуются двумя крайними уровнями их метаболизма. Так, в полёте общий уровень метаболизма рукокрылых является наивысшим, а при АНОП — наименьшим.

Исследователями изучалась как сезонная, так и суточная активность рукокры-

лых (Кузякин, 1950; Kunz, Brock, 1975; Стрелков и др., 1978; Морозов, 1980; Курсков, 1981; Fenton, Rautenbach, 1986; Gaisler, Kowalski, 1986; Реймов и др., 1988; McAney, Fairley, 1988; Degn, 1989; Хабилов, 1992; Bontadina et al., 2002; Holzhaider, 2002; Lee, McCracken, 2002; Пахматуллина, 2005). Однако сведения по этому вопросу не систематизированы. К тому же анализ данных о времени нахождения различных видов рукокрылых в активном состоянии и в состоянии покоя не проводился. Вместе с тем, как показали наши предварительные исследования, особенности суточной активности рукокрылых (в частности, пребывание животных большую часть времени в АНОП) повлияли не только на метаболизм данных животных, но и на их морфологию, физиологические процессы и, вероятно, на разнообразие и распространение.

Рукокрылые умеренных широт значительную часть времени индивидуальной жизни проводят в состоянии сна. Их суточная активность зависит от сезона года, физиологического состояния животных, метеорологических условий, характера лёта насекомых и других факторов. В условиях сезонного снижения температуры они впадают в состояние спячки и находятся в состоянии торпора. Однако и летом в продолжение светлого времени суток они также впадают в торпор и активны преимущественно в тёмное время суток.

Отметим, что сходный образ жизни ведут впадающие в спячку грызуны, которые активны не более 4–5 часов в сутки и живут активной жизнью 1/15–1/20 часть отпущенного им индивидуального времени. По данным исследователей, всё остальное время тратится на сон (Мосиаш, 1985). Однако, в отличие от рукокрылых, продольная ось тела этих животных (и в активном состоянии, и в период ги-

бернации) преимущественно перпендикулярна по отношению к вектору земной гравитации.

Продолжительность полёта рукокрылых зависит от дистанции охотничьих разлётов рукокрылых от убежищ, что, в свою очередь, зависит от лётных качеств животных, размеров колоний, типа местности, а также обилия насекомых. Установлено, что максимальная дистанция разлёта от убежищ имеет место преимущественно у зверьков крупных колоний.

Различные виды рукокрылых имеют отличающиеся ритмы активности, что связано со спецификой питания и временем вылета на кормёжку (Рахматуллина, 2005). По ритмам активности рукокрылых умеренных широт делят на две группы: рукокрылые с относительно равномерной ночной активностью и рукокрылые с двухфазной активностью.

К первой группе животных относятся представители *Rhinolophidae*, а также отдельные представители *Vespertilionidae* (ночницы, длиннокрылы, ушаны). Большинство из них покидает убежища в густых сумерках или в темноте.

У других видов гладконосых (вечерницы, нетопыри, кожаны) за ночь бывает более двух периодов кормёжек (вечером и на рассвете), особенно во время лактации (Кузякин, 1950; Lee, McCracken, 2002; Рахматуллина, 2005). Большинство исследователей констатирует преобладание максимальной активности летучих мышей в начале ночи (Kunz, Brock, 1975; Курсков, 1981; Gaisler, Kowalski, 1986). При двухфазной активности пик в конце ночи несколько слабее.

Вышеприведенное деление рукокрылых с учётом их активности, очевидно, не случайно и предполагает, на наш взгляд, различия в их метаболизме. Отдельные разрозненные сведения на эту тему име-

ются в литературе. Так, в работе И.К. Рахматуллиной (2005) по рукокрылым Азербайджана изложена информация по активности обитателей Азыжской пещеры (Малый Кавказ, Нагорный Карабах). В отношении очковых подковоносов (*Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901) имеются достаточно подробные сведения: вылет животных летом происходит около 21.00, возвращение назад — через час–полтора. Отмечается, что зверьки на лету схватывают добычу, подвешиваются в определённом месте и съедают её в течение примерно 5 минут.

Из наблюдений других исследователей следует, что кормёжка большого подковоноса (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774) и подковоноса Мегели длится 1,5–2 часа. Как правило, малые (*Rh. hipposideros* Bechstein, 1800) и большие подковоносы охотятся недалеко от убежищ среди деревьев, вблизи стен, у входов в пещеры (Морозов, 1980). Такую особенность животных подтверждает также ряд зарубежных исследователей (Fenton, Rautenbach, 1986; Gaisler, Kowalski, 1986; Stebbings, 1988).

Все летучие мыши этого семейства питаются летающими насекомыми (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Подковоносы совершают спокойные курсирующие полёты, производя при этом обзорные локаций (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Кроме того, они также используют засаду и преследование. Эти рукокрылые не относятся к «собираателям», т. е. не собирают добычу, ползая на четырёх конечностях: квадрупедальная локомоция по твёрдым поверхностям им вообще не свойственна. Многие из них являются типичными присадниками, т. е. поедают добычу не в полёте, а «подвесившись» неподалёку от места её поимки. Отмечено также, что среди подковоносов встречаются т. н. «глинеры», подбирающие в полёте до-

бычу с поверхности воды, земли или с вертикальных поверхностей; к ним относится, например *Rh. luctus* Temminck, 1834 (Крусков, 2010).

Лётная активность гладконосых в среднем более продолжительна, чем у подковоносов. У рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula* Schreber, 1774), позднего кожана (*Eptesicus serotinus* Schreber, 1774), нетопырей (*Pipistrellus*) — рукокрылых с двухфазной ночной активностью, — как правило, максимальная активность и по числу летающих зверьков, и по продолжительности кормёжки протекает в первые 2–3 часа после захода солнца, минимальная — в середине ночи. Утренняя охота длится 1.5–2 часа, возвращаются эти животные в свои укрытия поздно, за 15–60 мин. до восхода солнца. Раньше всех возвращаются в убежища кожаны и вечерницы, позже — нетопыри. Рыжие вечерницы осуществляют два вылета, в полёте проводя около 4 часов (Курсков, 1981). Р. Реймов и др. (1988) отмечают, что нетопыри-карлики (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774) за ночь осуществляли два вылета, в общей сложности проводя в полёте до 3–4 часов.

По данным ряда авторов (Стрелков и др., 1978; Хабилов, 1992) известно, что лёт пустынных кожанов (*Eptesicus bottae* Peters, 1869) и нетопырей-карликов продолжается почти всю ночь, но носит волнообразный характер, имея 2–3 пика активности у обоих видов. В целом время, проведённое ими в полёте, достигает 3 и более часов.

Среди рукокрылых средней полосы наиболее поздно, в летние месяцы иногда в 22–23 часа, покидают убежища некоторые ночницы (*Myotis nattereri* Kuhl, 1817, *M. emarginatus* Geoffroy, 1806). К 4–5 часам утра они возвращаются в убежища. Из этого следует, что указанные виды рукокрылых отсутствуют в убежище

как минимум 5–6 часов. По данным Г. Ден (Degn, 1989), водяная ночница (*M. daubentonii* Kuhl, 1817) проводит в полёте более 5 часов. Усатая ночница (*M. mystacinus* Kuhl, 1817) активна всю ночь, проводя в полёте около 6–7 часов.

На основании анализа литературных данных нами были проведены подсчёты суточных фаз активности и времени нахождения в полёте подковоносовых и гладконосых.

Оценивая время продолжительности охоты подковоносов, мы считаем, что оно не превышает двух–трёх часов. Однако если учесть, что подковоносы во время охоты сидят в засаде, поджидая добычу, многие из них присаживаются во время кормёжки для поедания схваченной ими добычи, т. е. находятся не в полёте, то можно оценить длительность «чистого» времени в полёте. Оценочно установлено, что «чистое» время в полёте у подковоносовых достигает не более 1.5–2 часов в сутки. Подковоносы практически полностью исключают перемещения по субстрату на четырёх конечностях, т. е. на отдыхе занимают исключительно антиорто статическое положение (АНОП). Это означает, что подковоносые находятся в АНОП не менее 22 часов в сутки: более 90% времени жизни продольная ось их тела сонаправлена с вектором земной гравитации.

Лётная активность гладконосых продолжается от 5 и более часов в сутки. Таким образом, среднесуточное оценочное время пребывания в полёте гладконосых, когда продольная ось тела животных перпендикулярна по отношению к вектору земной гравитации, в 2–2.5 раза выше, чем у подковоносовых. К тому же ориентация тела у гладконосых относительно вектора земной гравитации на протяжении дня может меняться. Большинство из них активно использует тетраподную

локомоцию как для перемещений в местах отдыха, так и для ловли добычи на земле. По стволам и веткам деревьев они способны подниматься вертикально вверх, к тому же и на отдыхе в убежищах они часто занимают положение головой вверх. Следовательно, время пребывания в АНОП у гладконосых существенно меньше, чем у подковоносых (Ковалёва, 2007).

Значительное большинство рукокрылых проводят большую часть времени своей жизни в АНОП, причём подковоносые (как, вероятно, и представители семейства *Hipposideridae*) — более 90%. Практически единственным способом передвижения представителей *Rhinolophidae* и *Hipposideridae* является полёт, что, по всей видимости, теснейшим образом связано с превалирующим использованием ими АНОП. Поэтому эволюцию рукокрылых и, таким образом, формирование морфофункциональных адаптаций этой группы млекопитающих, по-видимому, следует рассматривать с учётом данного фактора. Можно полагать, что адаптация предковой формы рукокрылых к данному фактору стала ключевой, повлиявшей на ход эволюции рукокрылых.

3. Морфофункциональные особенности органов гемореспираторного аппарата рукокрылых

Анализ литературы, посвящённой морфологии органов гемореспираторного аппарата рукокрылых, показал, что их изучение не отличается полнотой и комплексностью. Большинство работ, рассматривающих дыхательный аппарат рукокрылых, представлено в виде разрозненных исследований, касающихся отдельных органов респираторного аппарата (Жеденов, 1957; Vaughan, 1959; Масенов, 1968; Maina, 2006, и др.).

На сегодняшний день остаётся ряд открытых вопросов, в частности, о долеобразовании и асимметрии лёгких у рукокрылых, как и в целом для млекопитающих; о причинах вариаций в строении различных респираторно-моторных и воздухопроводящих органов, приводящих к разнообразию рукокрылых в целом.

3.1. Органы респираторного аппарата рукокрылых

3.1.1. Воздухопроводящие органы

Исследованию воздухопроводящих органов рукокрылых, в частности, строению носовой полости, гортани, трахеи, бронхов посвящено значительное количество работ (Гуртовой, 1966; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Horsfield, 1990; Griffiths, 1994; Korad, Joshi, 1998; Canals et al., 2004; Mauroy et al., 2004). Установлено, что морфологические перестройки воздухопроводящих органов летучих мышей имеют непосредственную связь с характером излучения эхолокационных сигналов.

В ходе исследования воздухопроводящих дыхательных органов рукокрылых выявлено, что у подковоносых наблюдается отличное от гладконосых расположение носовых отверстий. У гладконосых ноздри расположены практически на ростральном конце (рис. 1А,В), а у подковоносых сдвинуты каудально (рис. 1С). Эта особенность, на наш взгляд, может иметь связь как с различиями в использовании эхолокационных сигналов, так и с эволюлогическими особенностями животных.

Формирование различных способов излучения разных типов эхолокационных сигналов могло происходить на фоне разнообразных экологических и этологических факторов, в частности, таких, как предпочтение одиночного или колониального образа жизни, характера исполь-

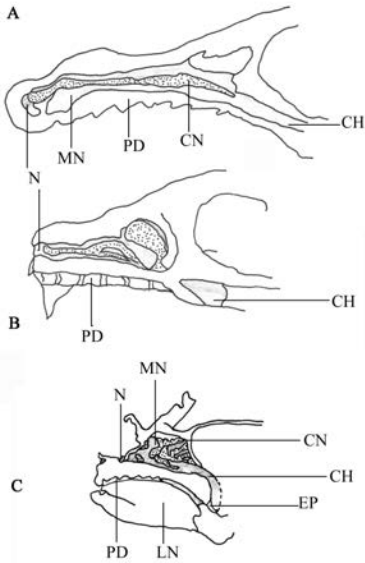


Рис. 1. Носовая полость у рукокрылых. Медиальная поверхность. CH – хоаны, CN – носовые раковины, EP – надгортанник, LN – язык, MN – носовой ход, N – ноздри, PD – твёрдое нёбо.

Fig. 1. Nasal cavity of chiropterans. Medial view. CH – choanae, CN – nasal conchae, EP – epiglottis, LN – tongue, MN – meatus nasi, N – nares, PD – hard palate.

Виды/Species: A – *Eptesicus serotinus*, B – *Nyctalus noctula*, C – *Rhinolophus ferrumequinum*.

зуемых убежищ, условий фуражирования (Айрапетьянц, Константинов, 1974).

Наши наблюдения, как и сведения других биологов, указывают на то, что подковоносы (и в колониях, и при небольших группах) предпочитают свободное размещение в убежище. Тесное размещение животных отмечается, как правило, в материнских колониях. Свободное расположение позволяет одиночно «висящему» животному, например, в период пробуждения (во время дневного отдыха) или во время охоты, периодически сканировать пространство вокруг себя, вращаясь на 360° вокруг своей оси.

Отметим, что такому «вращению» подковоносов способствует строение их тазовых конечностей, которые претерпели существенные перестройки. С одной стороны, они приобрели узкоспециализированные перестройки, обеспечивающие механизм подвешивания, с другой, — произошла редукция отдельных

групп мышц, что, по нашему мнению, связано как с использованием АНОП, так и с неиспользованием четвероногой локомоции.

Животные обнаруживают жертву или врага, используя сигналы, которые позволяют различать движущиеся предметы на фоне неподвижных — поверхности пещер, строений, деревьев, воды и пр. (Айрапетьянц, Константинов, 1974). Учитывая такой способ лоцирования пространства, можно оценить «целесообразность» размещения носовых отверстий и своеобразных околоносовых кожных образований не на роstralном конце головы, а ближе к лобной её части. При этом «висящему» животному нет необходимости запрокидывать голову, прикладывая к этому мышечные усилия. Движения носовых придатков позволяют сфокусировать посылаемый звуковой сигнал, что используется животными при фуражировании в полёте.

Гладконосые летучие мыши сканируют пространство впереди себя, находясь чаще всего в гуще колонии себе подобных во время отдыха или во время фуражирования (в полёте или при квадрупедальной локомоции по твёрдому субстрату), чему соответствует расположение носовых отверстий на краниальном конце рострума животного.

Исследователями отмечалось особое строение надгортанного хряща у подковоносовых, удлинение которого (вплоть до хоан) способствует прохождению воздушного потока непосредственно в гортань, минуя ротоглотку. Помимо этого, отметим, что строение трахеи (по типу строения её колец — сплошные или незамкнутые) соответствует типу дыхания (или через нос, или через рот) летучих мышей и используется ими эхолокационным сигналам. Соответствующие данные получены Г. Робинсом (Robin, 1881) и Э. Айрапетьянц и А. Константиновым (1974).

В частности, постоянно частотные сигналы испускают через нос представители *Rhinolophidae*, *Hipposideridae*, *Megadermatidae*, *Nycteridae*, многие *Phyllostomidae*, некоторые *Vespertilionidae*, причём представители родов *Rhinolophus*, *Nycteris*, *Phyllorhina*, *Plecotus*, *Miniopterus* имеют полные трахейные кольца. В свою очередь, частотномодулированные сигналы испускают через рот представители *Emballonuridae*, *Rhinoromatidae*, *Mormoopidae*, *Noctilionidae*, *Natalidae*, большинство *Vespertilionidae*, некоторые *Phyllostomidae*, причём представители родов *Vespertilio*, *Phyllostoma*, *Desmodus*, *Molossus*, *Taphozous*, *Emballonura* имеют неполные трахейные кольца.

Отмечалось также преобразование колец трахеи в структуры, напоминающие воронки, входящие посегментно одна в другую (Fischer et al., 1962). Вероятно,

такие преобразования колец трахеи произошли вследствие АНОП, в котором находятся рукокрылые большую часть своей жизни. Учитывая эластичность и податливость таких структур, как хрящ, указанные преобразования представляются вполне допустимыми.

В бронхиальном дереве летучих мышей исследователи отмечают большие углы бифуркации (Canals et al., 2004; Maugou et al., 2004), что, по их мнению, оказывается полезным для предотвращения турбулентных потоков при высокой скорости дыхания. Полагаем, что увеличение углов отхождения дочерних от главных бронхов может быть связано с особенностями формирования бронхиального дерева в эмбриогенезе и в раннем постнатальном периоде развития. Развитие органов внешнего дыхания, а именно: формирование бронхиального дерева, — является векторным биологическим процессом (Spooner et al., 1994; Яценко, Масіцька, 2003). Поскольку формирование лёгких продолжается в постнатальном периоде развития, влияние на этот процесс продолжительного направленного действия вектора земной гравитации при нахождении животных в АНОП представляется весьма вероятным.

Полагаем, что происходящее при этом укорочение трахеи и бронхов у рукокрылых (в сравнении с другими млекопитающими) имеет положительные стороны: уменьшается объём «мёртвого пространства», что ведёт к относительному увеличению дыхательного объёма, а также к более быстрой смене входящего и выходящего воздуха.

Таким образом, отмеченные признаки в строении воздухопроводящих органов летучих мышей (преобразование колец трахеи; вхождение надгортанника в хоаны у подковоносовых; укорочение трубоч-

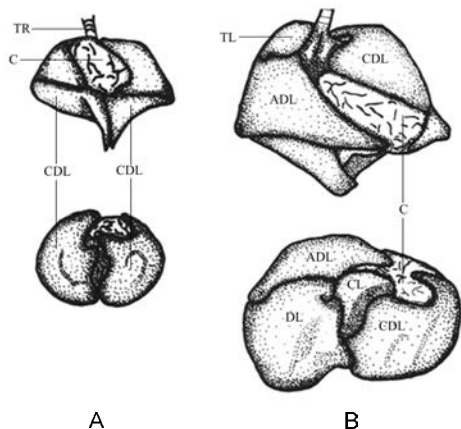


Рис. 2. Лёгкие у рукокрылых. Рёберная (сверху) и диафрагмальная (снизу) поверхности. ADL – добавочная доля правого лёгкого, С – сердце, CDL – сердечно-диафрагмальная доля, CL – сердечная доля, DL – диафрагмальная доля, TL – краниальная (верхушечная) доля, TR – трахея.

Fig. 2. Lungs of chiropterans. Costal (above) and diaphragmatic (below) surfaces. ADL – accessory lobe of right lung, C – cor, CDL – cardiaphragmatic lobe, CL – cardiac lobe, DL – diaphragmatic lobe, TL – cranial lobe, TR – trachea.

Виды/Species: A – *Rhinolophus ferrumequinum*, B – *Eptesicus serotinus*.

тых органов, каковыми являются трахея и бронхи; большие углы бифуркации в бронхиальном дереве), вероятно, являются приспособлением к продолжительному нахождению животных в АНОП. Отметим, что указанные преобразования органов в большей степени касаются подковоносых. Иными словами, длительное нахождение животных без смены положения относительно вектора земной гравитации способствует формообразованию органов. При этом степень выраженности тех или иных признаков усиливается с продолжительностью нахождения животных в АНОП (Ковальова, 2010).

3.1.2. Органы газообмена

3.1.2.1. Лёгкие

Дефинитивные лёгкие. Начало исследованиям количественных соотношений лёгочных параметров рукокрылых было положено рядом исследователей, которые изучали морфометрические пропорции лёгких у рукокрылых в сравнении с другими млекопитающими и птицами (Maina et al., 1982). В результате установлено, что лёгкие рукокрылых, как и других млекопитающих, работают по принципу «обще-

го котла» — в них происходит смешивание входящих и выходящих потоков газов. Рукокрылым присущ «маммальный» тип строения лёгких; они имеют лишь относительно увеличенный объём в сравнении с таковым других млекопитающих, а также некоторые гистологические отличия. Данные наших исследований подтвердили значительное сходство лёгких рукокрылых и других млекопитающих (Kovalyova, 1994–1995).

Исследователями отмечено, что работа лёгких млекопитающих по принципу «общего котла» менее эффективна в сравнении с перекрёстными несмешиваемыми воздушными потоками в лёгких птиц. Несмотря на некоторые преимущества респираторного аппарата рукокрылых морфологического и функционального характера (в сравнении с другими млекопитающими), рукокрылые не достигли такой эффективности в функционировании лёгочного дыхательного аппарата, какого достигли птицы (Maina, West, 2005; Maina, 2006; West et al., 2007). Респираторный аппарат птиц с их комплексом «лёгкие — воздушные мешки» является наиболее сложным структурно и функ-

ционально более эффективным органом газообмена среди дышащих воздухом позвоночных животных. Эти особенности респираторного аппарата птиц, очевидно, способствовали активизации их полёта. С другой стороны, способность рукокрылых к длительному апноэ также вызывает дискуссию о необходимости дополнительных механизмов газообмена у рукокрылых (Thomas et al., 1990; Szewczak, 1997).

Макро- и микроморфологические исследования лёгких у рукокрылых позволили нам выявить присущие им особенности (Ковалёва, Тараборкин, 2007). Дефинитивные лёгкие подковоносых представлены не разделёнными на доли органами (рис. 2А). Сердце подковоносов занимает почти центральное положение в грудной полости, равномерно размещаясь между правым и левым лёгкими. У гладконосых сердце несимметрично размещено между правым и левым лёгкими, наблюдается долевое строение правого лёгкого (рис. 2В). Нами отмечено, что у летучих мышей с округлой грудной клеткой (Rhinolophidae, Hipposideridae) лёгкие не имеют долевого строения, тогда как у летучих мышей, грудная клетка которых сжата дорсо-вентрально (большинство рукокрылых), лёгкие разделены на доли.

Отметим, что у других млекопитающих имеются подобные соотношения. Например, грудная клетка у лошадей имеет в поперечном сечении округлую форму, при этом правое и левое лёгкие не имеют деления на доли. Эти же соотношения отмечаются у водных млекопитающих.

Нами установлено, что в строении лёгких рукокрылых наблюдается асимметрия, что отражается на их массах (табл. 1). Графическая иллюстрация полученных данных о весовых пропорциях правого и левого лёгких представлена на рис. 3.

Очевидно, что масса правого лёгкого исследованных животных в среднем больше массы левого лёгкого. Однако строгое обоснование этого утверждения, т. е. получение статистически достоверных выводов об асимметричности лёгких летучих мышей, требовало проведения соответствующего статистического анализа. Особенность анализа состояла в том, что экспериментальные данные образуют две связанные выборки, причём каждая пара наблюдений ($w^{(r)}$, $w^{(l)}$) получена на однородном материале, т. к. величина $w^{(r)}$ соответствует массе правого лёгкого животного, а $w^{(l)}$ — массе его левого лёгкого. Проведенный статистический анализ показал, что с высокой вероятностью (99%) средние значения массы правого лёгкого у разных видов исследованных летучих мышей больше массы левого лёгкого, причём массы левого и правого лёгких связаны (прямо пропорционально) статистически значимой зависимостью с той же вероятностью (Ковалёва, Тараборкин, 2007).

Выявленная асимметрия в строении лёгких у рукокрылых — явление нередкое и наблюдается у большинства млекопитающих. Вместе с тем, рассмотрение различных семейств рукокрылых, имеющих значительные отличия в образе жизни, способе локомоции и пр., позволило подойти к решению вопроса о возникновении данного феномена не только у рукокрылых, но и у других млекопитающих.

Пренатальное развитие лёгких. Решение поставленного вопроса о причинах асимметрии строения лёгких у рукокрылых, а также о первичности или вторичности недолевого строения лёгких у подковоносых проводилось в ходе сравнительного исследования эмбрионального развития лёгких у рукокрылых (Kovalyova, 1998a, 2002).

Табл. 1. Весовые соотношения лёгких у некоторых Rhinolophidae и Vespertilionidae.**Table 1.** Weight ratios of lungs in some Rhinolophidae and Vespertilionidae.

Вид (n)	Масса лёгкого (мг)		Вид (n)	Масса лёгкого (мг)	
	правое	левое		правое	левое
<i>Rh. ferrumequinum</i> (3)	293	222	<i>N. leisleri</i> (3)	209	134
	282	207		210	131
	350	330		120	95
<i>Rh. hipposideros</i> (3)	43	30	<i>M. emarginatus</i> (1)	98	72
	107	97			
	95	67			
<i>Rh. mehelyi</i> (2)	220	157	<i>M. blythii</i> (2)	309	205
	98	58		265	200
<i>Rh. blasii</i> (2)	194	143	<i>M. nattereri</i> (2)	77	46
	170	116		122	80
<i>Rh. bocharicus</i> (2)	187	109	<i>E. serotinus</i> (5)	151	95
	125	85		310	185
				193	123
		350		250	
<i>N. noctula</i> (4)	417	281	<i>E. ognevi</i> (1)	285	180
	412	267		78	59
	260	173			
	420	260			

Примечания. Приведены данные по отдельным экземплярам.

Comments. The data are provided for particular specimens.

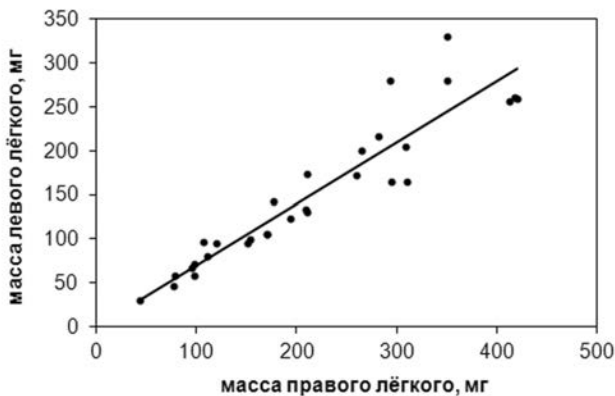


Рис. 3. Графическая иллюстрация соотношения веса правого и левого лёгких у рукокрылых.

Fig. 3. Graphic illustration of the weight ratio of the right and left lungs in chiropterans.

Пренатальное развитие лёгких двух представителей семейства гладконосых (*N. noctula* и *M. blythii*) изучено на серии эмбрионов, относящихся к семи стадиям эмбрионального развития. Пренатальное развитие лёгких подковоносых проведено на четырёх представителях этого семейства (*Rh. hipposideros*, *Rh. bocharicus*, *Rh. blasii*, *Rh. ferrumequinum*), относящихся к семи эмбриональным и плодовым стадиям развития.

Формирование асимметричного строения воздухопроводящих структур наблюдается на 17-й стадии эмбрионального развития. Правый и левый первичные бронхи вырастают в толщу окружающих их мезенхимных клеток. Правый первичный бронх больше вытянут в латеральном направлении, чем левый. Латеральное отклонение правого бронха приводит к увеличению угла бифуркации между первичными бронхами. Зачатки правого и левого лёгких располагаются по бокам от сердца и немного каудальнее от него.

На 18-й стадии эмбрионального развития лёгкие расположены по бокам от сердца и вровень с ним. Характерно, что к этому моменту развития голова эмбрионов рукокрылых, относящихся к различным семействам, имеет различное положение относительно туловища.

Эмбрионы млекопитающих, включая рукокрылых, имеют С-образную изогнутость, начиная с 14-й стадии эмбрионального развития. По мере развития эмбриона гладконосых его голова постепенно приближается к чётко выраженному сердечно-печёночному выступу и прижимается к нему. Эти данные подтверждаются рядом исследователей (Adams, 1992; Ковтун, Лихотоп, 1994). Сходное положение головы относительно туловища наблюдается и у эмбрионов подковоносых. Однако, в отличие от гладконосых,

у подковоносых, начиная с 18-й стадии развития, голова не прижата к грудной клетке и сердечно-печёночному выступу, а несколько приподнята и развёрнута вбок, что сохраняется до 22-й стадии эмбрионального развития. Затем голова эмбриона принимает симметричное по отношению к туловищу положение (Kovalyova, 2002).

Наши данные согласуются с результатами других исследователей. Установлено, что у рукокрылых, излучающих сигналы через нос (в частности, у подковоносых), в период формирования мозга, сенсорных капсул и глотки происходит неравномерный рост этих структур, что приводит к деформации черепа и повороту его относительно оси позвоночного столба. То есть требования эхолокации строго канализировали развитие и эволюцию черепа рукокрылых по двум направлениям, ведущим, с одной стороны, к излучающим сигналам через нос, а с другой стороны — к излучающим через рот формам (в частности, гладконосые) (Pedersen, 1993).

Мы полагаем, что у гладконосых расположение головы эмбриона на вентральной стенке грудной клетки, подобно большинству млекопитающих, стало одной из причин её дорсо-вентрального сжатия.

В периоде между концом 18-й и началом 19-й стадий эмбрионального развития начинается интенсивный процесс бронхообразования: от бронхиальных веточек интенсивно ответвляются терминальные бронхиолы. Происходит формирование различий в лёгких у гладконосых и подковоносых. Несмотря на сходство в строении магистральных бронхиальных ветвей, дальнейшее деление и, вероятно, различие как в скорости, так и продолжительности роста отдельных формирующихся разветвлений, приводят к формированию

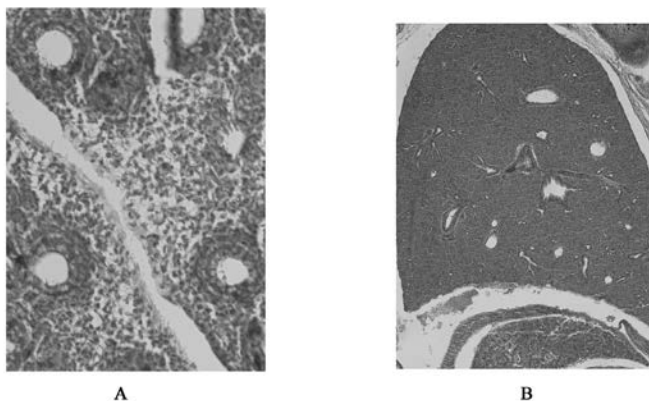


Рис. 4. Наличие двух долей правого лёгкого у *Nyctalus noctula* (А) и бездолевое лёгкое у *Rhinolophus hipposideros* (В) на 20-й стадии эмбрионального развития. Окраска гематоксилин-эозином по Эрлиху.

Fig. 4. Two lobes of right lung in *Nyctalus noctula* (A) and lobeless lung in *Rhinolophus hipposideros* (B) at the 20th embryonic stage. Stained with Ehrlich's haematoxylin and eosin

столь различных по виду лёгочных органов у этих рукокрылых (рис. 4).

В работах исследователей отмечается, что одной из возможных причин асимметричного развития лёгких является несимметричное расположение сердца по отношению к развивающимся лёгким (Пэттен, 1959; Шишкин и др., 1975). Мы представили возможный вариант формирования асимметрии сердца и лёгких у рукокрылых (Kovalyova, 2002).

У млекопитающих к 18-й стадии эмбрионального развития формируются четыре полости дефинитивного сердца. В перегородке между правой и левой половинами предсердий и желудочков имеется отверстие, которое не предотвращает разделения потока крови. Рост перегородок сердца приводит к полному разделению двух половин сердца. В этот период развития в левую половину сердца поступает лишь незначительное количество крови из неразвившихся лёгких. Правая половина сердца оказывается наполненной кровью.

По-видимому, в этот момент под действием силы земной гравитации происходит наклон корпуса сердца вправо при одновременном смещении его корпуса влево. В результате такого смещения сердца левое и правое лёгкие, расположенные по бокам от сердца, оказываются в различных топографических условиях. У рукокрылых описанное явление происходит на 18-й стадии эмбрионального развития. Таким образом, у эмбрионов гладконосых описанный возврат сердца к исходному положению происходит в условиях dorso-вентрального сжатия грудной клетки, тогда как у подковоносых грудная клетка не уплощена и сохраняет округлую форму. Вероятно, округлая форма грудной клетки способствует некоторому «выравниванию» сердца вскоре после наполнения его левой половины кровью.

3.1.2.2. Летательная перепонка

Необходимым условием реализации полёта наземными животными стало

усиление газообмена (Северцов, 1949). В частности, указывалось, что это условие сопровождалось образованием дополнительных респираторных органов или увеличением площади диффузионной поверхности (Мамаев, 1975). Такие процессы повсеместно наблюдаются у птиц, реализующих активный полёт: образование воздушных мешков, увеличение респираторной поверхности лёгких.

Выше показано, что лёгкие рукокрылых не претерпели каких-либо значительных изменений по сравнению с другими млекопитающими. Вместе с тем, обеспечивающие полёт рукокрылых органы (увеличенные грудные мышцы, преобразованные грудные конечности, обширная летательная перепонка) существенно повысили энергетические затраты. Следовательно, естественно поставить вопрос о наличии у рукокрылых дополнительных структур для усиления газообмена.

Морфология кожи летательной перепонки. Нами была сформулирована гипотеза о респираторной (помимо общеизвестных других) функции летательной перепонки рукокрылых, которая способствовала реализации у них полёта (Kovalyova, 1994). Летательные перепонки взяли на себя роль не только органа локомоции, но и дополнительного органа газообмена, представляя собой, наряду с лёгочными структурами, обширную диффузионную поверхность.

Имеющиеся в публикациях разногласия по поводу морфологии кожи летательной перепонки летучих мышей (Забусов, 1910; Gupta, 1967; Соколов, 1973) потребовали дополнительных морфологических исследований.

По нашим данным, в эпидермисе кожи перепонки гладконосых летучих мышей имеются 3-4 ряда клеток. Поверхностные корнеоциты располагаются в один

ряд, имеют крупные размеры (до 5 мкм в диаметре), разделены широкими межклеточными промежутками (до 0.5 диаметра клетки). Под слоем корнеоцитов размещаются клетки шиповидного (мальпигиевого) слоя. Они мелкие (0.3–0.5 мкм), размещаются в один–два ряда (чаще однорядный слой), имеют неправильную гексагональную форму и овальные ядра. Базальный слой представлен одним рядом недифференцированных клеток. Строение дермы можно представить как однородную структуру с переплетением коллагеновых и эластических волокон. В её толще расположены многочисленные капилляры (непосредственно под эпидермисом), отдельные мелкие и большие сосуды (чаще венулы или артериолы), пучки мышечных волокон (рис. 5).

При исследовании кожи летательных перепон у летучих мышей нами отмечено наличие обильной васкуляризации. Это согласуется с данными других исследователей. В частности, было отмечено, что количество венозных сосудов в коже перепон составляет около 80%, тогда как артериальных — 20% (Wiedeman, 1963).

Морфологические особенности летательной перепонки как кожного деривата состоят в истончении образующих её слоёв, отсутствии железистых и волосяных комплексов, а также отсутствии гиподермы. Эти модификации приводят к уменьшению массы перепонки и усилению перспирации, которая обеспечивает постоянное увлажнение поверхности перепонки и, таким образом, улучшает её диффузионную способность и интенсивность окислительно-восстановительных процессов кожного дыхания. Большие межклеточные промежутки корнеоцитов способствуют диффузии газов, в частности, создают благоприятные условия для диффузии атмосферного кислорода

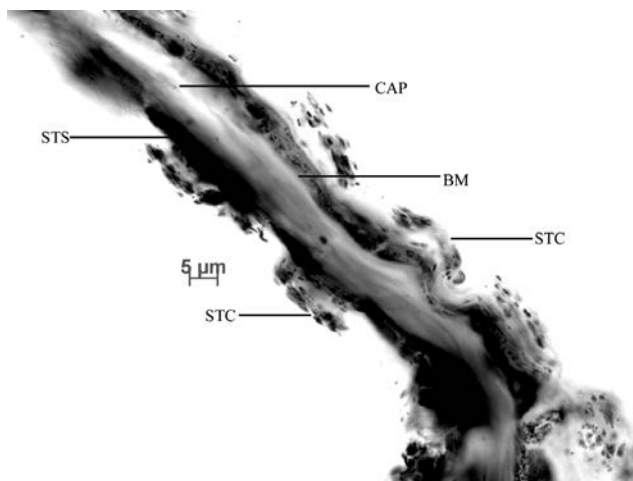


Рис. 5. Кожа летательной перепонки у *Eptesicus serotinus*. Поперечный срез. BM – базальная мембрана, CAP – капилляр с эритроцитами, MI – меланоциты, STC – кератиноциты, STS – клетки шиповидного слоя эпидермиса. Окраска по методу Ван Гизон.

Fig. 5. The wing membrane skin of *Eptesicus serotinus*. Transversal section. BM – basal membranes, CAP – the blood capillary with erythrocytes, MI – melanocyte, STC – keratinocytes, STS – cells of stratum spinosum. Stained by Van Hizon's method.

к клеточным слоям и тканям перепонки. Фактически, диффузионный барьер кожи летательной перепонки рукокрылых образован мальпигиевым слоем эпидермиса, прослойкой соединительнотканых волокон дермы (лежащей непосредственно под эпидермисом), толщина которой может изменяться при натяжении кожи, и исключительно тонкой эндотелиальной стенкой капилляра (Ковалёва, 2013).

Интенсификация кожного дыхания напрямую зависит от площади диффузионной поверхности, то есть от площади кожной поверхности. Для определения доли кожного дыхания в общем газообмене рукокрылых нами было проведено сравнение газообменных площадей лёгких и кожи, — их значения у летучих мышей оказались сопоставимыми по величине (табл. 2).

Полученные результаты сравнивались с данными, полученными для указанных структур других млекопитающих. Так, у землеройки массой 24 г площадь поверхности лёгких ($S_{л}$) составляет 792 см² (Gehr et al., 1981); средняя площадь поверхности кожи тела ($S_{т}$), вычисленная нами по соответствующей формуле, составляет 74.1 см², что приблизительно в 10 раз меньше таковой лёгких: среднее отношение площадей $S_{л}/S_{т}$ составляет 10.69.

Мы полагаем, что полученные данные позволяют сделать вывод о способности кожи летательных перепонки к существенному участию в процессе газообмена.

Говоря о кожном газообмене животных и вкладе его в общий газообмен применительно к рукокрылым, следует принимать во внимание, по меньшей мере, два состо-

Табл. 2. Площадь поверхности летательных перепонки и газообменной поверхности лёгких и отношение этих площадей у рукокрылых.

Table 2. Area of the wing membrane surface and lung respiratory surface, and the ratio of these areas in chiropterans.

Вид (n)	Масса тела M_r (г) $m \pm s$	Площадь поверхности лёгких S_n (см ²) $m \pm s$	Средняя площадь поверхности кожи тела и крыльев S_r (см ²)	Среднее отношение площадей S_n/S_r
1	2	3	4	5
<i>Pipistrellus pipistrellus</i> (2)	5.1±0.8	320±40	169.9	1.90
<i>Miniopterus minor</i> (5)	9.1±0.9	440±50	250.4	1.77
<i>Tadarida mops</i> (5)	24.0±2.2	1300±200	478.0	2.73
<i>Cynopterus brachyotis</i> (7)	36.7±4.1	1070±200	635.0	1.69
<i>Cheiromeles torquatus</i> (5)	172.7±12,5	5680±500	1782.1	3.19

Примечания. В колонках 2, 3, 4 использовались данные из работы: Maina et al. (1984); результаты в колонке 5 получены по формуле Meeh (по: К. Шмидт-Нильсен, 1987). Обозначения: m – среднее значение, s – стандартное отклонение.

Comments. In the columns 2, 3, 4 the data borrowed from: Maina et al. (1984); results in the column 5 are obtained by the Meeh's formula (after K. Schmidt-Nielsen, 1987). Abbreviations: m – average diameter value, s – its standard deviation.

ания этих животных — с минимальным и максимальным уровнями метаболизма (торпор и полёт). Если речь идёт о находящемся в полном покое животном с минимальным уровнем метаболизма, то, вероятно, газообмен через кожу может обеспечить эти минимальные потребности организма в кислороде. Это следует из того, что лёгочное дыхание животных крайне ограничено, апноэ может длиться более чем один час (Thomas et al., 1990; Szewczak, 1997). Если мы имеем дело с животным, осуществляющим активный полёт (с максимальным уровнем метаболизма), то следует учитывать его энергетические затраты, идущие на обеспечение работы локомоторных мышц. При этом

другие органы и ткани, в том числе кожа, могут испытывать недостаток в кислороде (Эккерт и др., 1992; Иванов, 2001). Механизм доставки кислорода в кровеносное русло животного обсуждается нами в подразделе настоящей статьи, касающемся газообмена рукокрылых.

Морфогенез летательной перепонки.

Летательная перепонка рукокрылых является неотъемлемой составляющей органа локомоции — крыла. Вместе с тем, помимо локомоторной функции, ей присущи другие функции, свойственные образующим её покровным тканям. Таким образом, формирование крыла как в онто-, так и в филогенезе рукокрылых следует рассматривать не только с точки зрения

локомоции животного, но и с учётом других функций, в частности, функции газообмена на всех стадиях онтогенеза. Нами прослежено формирование летательной перепонки у некоторых видов рукокрылых.

В ходе исследования выявлено значительное увеличение площади поверхности покровных тканей эмбрионов рукокрылых, а также высокая степень их васкуляризации. Эти факты указывают на возможную газообменную функцию покровных тканей на эмбриональных стадиях их развития. Таким образом, есть основания обсуждать функциональную роль летательной перепонки рукокрылых, проявившуюся уже на стадиях эмбриогенеза (Ковалёва, Тараборкин, 2007; Ковалёва, 2008, 2012а; 2014; Kovalyova, 2014, 2015).

Привлечение данных по физиологии животных позволило предположить, что участие покровных тканей в газообмене на эмбриональных стадиях развития рукокрылых обусловлено особенностями образа жизни, которые отличают их от других млекопитающих. Эти особенности, по-видимому, и создали условия для молекулярно-генетических преобразований у предковой формы рукокрылых. Как показано выше, к таким особенностям рукокрылых относится их длительное нахождение в АНОП.

Стандартная модель АНОП по Morey–Holton широко используется для изучения влияния эффектов невесомости (гравитационной разгрузки), в частности, на сердечнососудистую систему (Воробьёв, 2004; Краснов и др., 2005; Фадюкова и др., 2005). АНОП позволяет моделировать в наземном эксперименте один из эффектов, возникающих у человека в невесомости, — перераспределение жидкостных сред организма (в частности, крови). Отмечалось замедление кровотока в венозной

системе брюшной и грудной полости при увеличении угла наклона и длительности пребывания в АНОП у человека и лабораторных животных (крыса, кролик, морская свинка) (Воробьёв, 2004; Краснов и др., 2005; Афонин, Гончарова, 2009). Продолжительное нахождение в АНОП вызывает ряд функциональных изменений не только в кровеносной, но и дыхательной системе, отражаясь на общем метаболизме. Фактически снижение газообмена равнозначно снижению уровня метаболизма (Шмидт-Нильсен, 1987; Ганонг, 2002). У современных рукокрылых, находящихся в АНОП, наблюдается значительное снижение метаболизма, что сопровождается замедлением дыхания, вплоть до продолжительного апноэ (Szewczak, 1997).

Можно полагать, что отмеченное выше снижение кровоснабжения органов брюшной полости млекопитающих при нахождении в АНОП может негативно отразиться на обеспечении эмбрионов кислородом. Такая ситуация, по всей видимости, может иметь место и в случае эмбрионов рукокрылых.

К эмбриону плацентарных животных кислород поступает не только через плаценту, но и через внезародышевые оболочки из амниотической жидкости — так называемый параплацентарный обмен. В амниотическую жидкость кислород попадает из артериальной крови эндометрия в стенке матки (Бодяжина, 1982).

Парциальное давление кислорода внешней среды (амниотической жидкости), в которой находятся эмбрионы млекопитающих, более высокое, чем парциальное давление кислорода крови, поступающей через плаценту по пупочной вене (*a. umbilicalis*) к эмбриону. Эндометрий снабжается кровью, поступающей из нескольких артерий. Так, от брюшной аорты *aorta abdominalis* ответвляются

висцеральные ветви, одни из которых — маточно-яичниковые парные артерии *aa. utero-ovarica*, которые снабжают кровью яичник и отдают ветви в матковую трубу *ramus tubarius* и рог матки *ramus uterinus*. Далее по ходу от брюшной аорты ответвляются правая и левая наружные подвздошные артерии (идущие к тазовым конечностям) и затем — правая и левая внутренние подвздошные артерии *aa. iliaca interna*, висцеральные ветви которых поставляют кровь в органы малого таза. В их числе — пупочная артерия *a. umbilicalis*. Эта артерия, значительно увеличивающаяся во время беременности, снабжает кровью плаценту. От неё же ответвляется матковая артерия *a. uterina*. У некоторых млекопитающих, в частности у лошадей, матковая артерия отходит непосредственно от *a. iliaca interna*. Таким образом, стенки матки снабжаются кровью по крайней мере из двух независимых источников (*aa. utero-ovarica* и *a. uterina*), тогда как кровь к плаценте поступает главным образом по *a. umbilicalis*. Васкуляризация эндометрия при имплантации эмбриона возрастает благодаря развитию спиральных артерий, образующихся в децидуальной оболочке, в дополнение к постоянно функционирующим базальным артериям эндометрия. В результате во время беременности кровотока матки увеличивается в 20 раз (Ганонг, 2002).

Амниотическая жидкость, окружающая эмбрион, в частности, человека, содержит в 1.5–2 раза большее количество кислорода, чем плацентарная кровь, и в 2–3 раза большее, чем в крови плода. Так, у беременных кроликов pO_2 в околоплодных водах (79.1 ± 3.4 мм рт. ст.) в 2–3 раза превышало pO_2 в крови плода (28.7 ± 2.48 мм рт. ст.) (Савельева и др., 1984). Следовательно, покровные ткани эмбрионов лучше оксигенированы, чем их вну-

тренние органы, что приводит к градиенту кислорода амниотической жидкости и подкожных тканей и органов плода.

На представителях рукокрылых подобные исследования не проводились. Однако, учитывая сходство физиологических показателей у представителей различных отрядов млекопитающих и принадлежность рукокрылых к данному классу животных, представляется возможным экстраполировать данные по содержанию кислорода в амниотической жидкости на рукокрылых. Конечно, при этом получаемые оценочные обобщения лишь показывают возможную ситуацию.

Поэтому мы полагаем, что в условиях АНОП газообмен эмбриона рукокрылых может быть дополнен за счёт параплацентарного газообмена при участии покровных тканей эмбриона, которые выполняют компенсаторную респираторную функцию. По всей видимости, наиболее удалённые от центральной гемодинамики области покровных тканей, в частности, дистальные участки конечностей, первыми реагируют на имеющийся градиент (Ковалёва, 2014; Kovalyova, 2014).

Специфической особенностью формирования передней конечности рукокрылых является продолжительная пролиферация хондроцитов, снижение антиапоптотических процессов и сохранение мезенхимных клеток в межпальцевой области грудной конечности (Hurle, Colvee, 1982; Hurle, Fernandez-Teran, 1984; Мажуга и др., 1993; Jarecki et al., 1999). Характерно, что апоптоз, как и гипертрофия тканей, напрямую связаны с уровнем васкуляризации и, таким образом, оксигенации определённых участков мезенхимы.

По всей видимости, повышение метаболизма клеток покровных тканей рукокрылых (как следствие интенсификации

функции газообмена) способствовало сдвигу соотношения пролиферации и апоптоза в дистальных участках грудных конечностей, а также увеличению кожной поверхности за счёт боковых складок тела, сохранения мезенхимных клеток в межпальцевой области грудной конечности и образования межбедренной перепонки.

Полагаем, что летательная перепонка рукокрылых — новая морфологическая структура, сформировавшаяся в изменившихся условиях эмбрионального развития предковой формы рукокрылых путём морфогенетических перестроек. Выполняя функцию компенсаторного газообменного органа в эмбриональном периоде онтогенеза, летательная перепонка предковой формы рукокрылых оказалась способной к реализации новой функциональной роли — реализации активного полёта. Наличие летательной перепонки рукокрылых определило общее направление развития последующих, более частных адаптаций и морфоэкологическую специфику формирующегося таксона. С реализацией активного полёта возросли адаптивные возможности животных, создавшие предпосылки для расширения прежней адаптивной зоны, а также освоения новых сред обитания.

3.1.3. Респираторно-моторные органы

Обычно при описании признаков скелета и мускулатуры рукокрылых выделяются те из них, которые могут быть использованы в качестве диагностических признаков для целей систематики. В качестве таких структур особое внимание исследователей привлекло строение кисти, черепа, позвоночника, плечевого пояса и элементов грудной клетки.

Морфофункциональный подход при исследовании осевого скелета и муску-

латуры рукокрылых был применён рядом исследователей, обращавших особое внимание на использование активного полёта (Kreith, 1955; Vaughan, 1959, 1970a–c; Norberg, 1970, 1972; Ковтун, 1984; Norberg, Rayner, 1987). Авторы показали, что первое впечатление о кажущемся сходстве в строении скелета и мускулатуры рукокрылых является поверхностным. Значительные различия между семействами и родами рукокрылых связаны, по их мнению, с гибкостью позвоночного столба и строением грудной клетки. Авторы отмечают, что полёт предъявляет высокие требования к опорной функции грудной клетки (по аналогии с птицами), связанные с необходимостью ограничения подвижности отдельных её структур.

Таким образом, анатомические особенности скелетномышечных структур рукокрылых чаще всего трактовались исследователями с точки зрения их локомоторной функции, что зачастую не всегда могло объяснить многообразие форм отдельных структур.

На наш взгляд, морфофункциональное многообразие, в частности, респираторно-моторного аппарата рукокрылых, может быть объяснено лишь при всестороннем рассмотрении респираторного комплекса, локомоторных адаптаций, поведения и пр.

Кроме того, при рассмотрении ряда функциональных адаптаций исследователями использовались различные термины. Так, с учётом ограничения подвижности отдельных скелетных структур, был использован исходный английский термин «inflexibility» (Vaughan, 1959). При переводе на русский язык этот термин буквально означает «негибкость». Позднее для описания этих же ограничений подвижности скелетных структур введен термин «жёсткость» (Ковтун, 1984).

М.Ф. Ковтун (1984) выводит два основных типа жёсткости осевого скелета рукокрылых и два механизма их достижения. Первый тип — структурная, или постоянная жёсткость. Она достигается путём перестройки скелетно-связочного аппарата, что выражается в слиянии отдельных элементов скелета и осуществляется без затрат мышечной энергии. Второй тип — функциональная, или временная жёсткость. Она создаётся лишь на время выполнения определённых статолокомоторных актов и достигается усилиями соответствующей группы мышц. Автор отмечает, что существуют также различные промежуточные варианты жёсткости, в большей или меньшей мере сочетающие в себе особенности двух основных.

Можно отметить, что большинство представителей отряда рукокрылых, как и значительное количество представителей класса птиц, имеют гибкий и подвижный осевой скелет, в частности, грудной отдел позвоночника (Карташев, 1974 и др.). Таким образом, согласно М. Ковтуну (1984), они обладают функциональной жёсткостью скелета и, соответственно, не имеют особых морфологических преобразований для осуществления полёта.

Если предположить, что жёсткость может осуществляться различными путями, то возникает вопрос о причинах выбора того или иного пути её реализации у рукокрылых и, очевидно, у птиц.

Термин «жёсткий» в отношении строения позвоночника принадлежит, по всей видимости, В.Я. Бровару (1936, 1940), который отмечал, что у млекопитающих наблюдается три типа строения грудного отдела позвоночника: 1) неустойчивый, 2) устойчивый и 3) жёсткий. «Неустойчивость» строения по В. Бровару характеризуется гибкостью позвоночника, т. е.

подразумевает подвижное сочленение позвонков посредством суставов. «Устойчивость» — это «отсутствие способности тела без разрушения и деформации к изменению своих геометрических очертаний» (Бровар, 1940, с. 61). «Жёсткость» характеризуется наличием структур, ограничивающих подвижность позвоночника. Как видим, автор в ходе пояснений к введенным им терминам использует термин «подвижность», который предназначен главным образом для объяснения возможности взаимного смещения сочленённых элементов при функционировании.

При сопоставлении терминов В. Бровара и М. Ковтуна можно отметить, что «неустойчивость» отвечает «функциональной жёсткости», «устойчивость» — «структурной жёсткости», тогда как «жёсткий» тип строения по В. Бровару (возможно, соответствует «inflexibility» по Т. Vaughan) выпадает из классификации М. Ковтуна.

3.1.3.1. Скелетные структуры

Для преодоления разночтений в понимании терминов «гибкость» и «жёсткость» нами предложена уточнённая система описания характера соединения скелетных элементов, учитывающая их анатомию, топографию и способ сочленения. Мы провели изучение способов сочленения элементов грудной клетки рукокрылых и определили типы подвижности их грудной клетки (Ковалёва, 1987; Kovalyova, Taraborkin, 2001).

Понятие «подвижности» элементов скелета предназначено для объяснения возможности взаимного смещения сочленённых элементов при функционировании. В данном контексте морфологами повсеместно используется термин «подвижность», который адекватно отражает суть вопроса и одновременно допускает

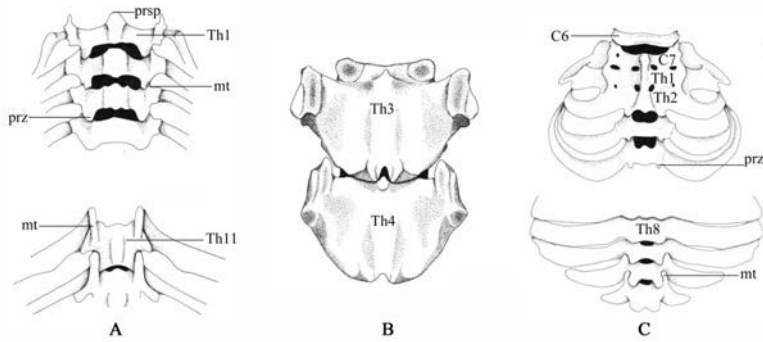


Рис. 6. Грудной отдел позвоночника у рукокрылых. Дорсальная поверхность. C6-7 – шейные позвонки; Th1-11 – грудные позвонки, mt – метапофизис, prsp – *proc. spinosus*, prz – *proc. postzygapophysis*.

Fig. 6. Thoracal part of the vertebrate column in chiropterans. Dorsal view. C6-7 – cervical vertebrae, Th1-11 – thoracic vertebrae, mt – metapophysis, prsp – *proc. spinosus*, prz – *proc. postzygapophysi*.

Виды/Species: A – *Taphozous perforatus*, B – *Pteropus tonganus*, C – *Asellia tridens*.

градацию. В нашей работе указанная градация содержит три степени подвижности: низкую, среднюю и высокую.

Предлагаемый термин «*высокая подвижность*» подразумевает подвижное суставное сочленение скелетных элементов и соответствует термину «функциональная жёсткость» (по М. Ковтуну). Термин «*низкая подвижность*» характеризует наличие различных видов сращений костных структур, ограничивающих взаимные смещения сочленяющихся костных элементов, и соответствует термину «структурной жёсткости». Термин «*средняя подвижность*» применяется нами при наличии синдесмозов и синэластозов и отвечает переходным состояниям. Кроме того, учитывая, что на взаимную подвижность анатомических структур влияет также величина площади их соприкосновения, а именно: чем она больше, тем меньше подвижность, — принимается во внимание взаиморасположение костных элементов.

Исходя из реализации подвижности грудной клетки в целом, представители исследованных семейств рукокрылых объединены в три группы.

Первая группа — рукокрылые, грудная клетка которых отвечает высокому типу подвижности (*Vespertilionidae*, *Emballonuridae*, *Molossidae*), а именно:

- подвижность грудных позвонков, при которой позвонки соединяются друг с другом суставами с помощью диапофизов, метапофизов и анапофизов (рис. 6А);

- суставное сочленение грудных позвонков с рёбрами (сочленение рёберных головок и рёберных бугорков с позвоночными парапофизами и диапофизами, соответственно);

- суставное сочленение всех рёберных хрящей с грудиной;

- отсутствие контактов между дугами грудных позвонков;

- широкие межрёберные промежутки.

Вторая группа объединяет рукокрылых, грудная клетка которых отвечает

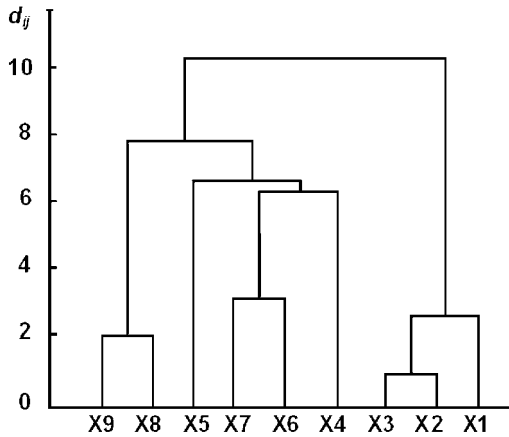


Рис. 7. Дендрограмма сходства по подвижности грудной клетки некоторых семейств рукокрылых.

Fig. 7. Dendrogram of similarity by torax mobility among some chiropteran families.

Семейства/Families: X1 – Emballonuridae, X2 – Vespertilionidae, X3 – Molossidae, X4 – Rhinopomatidae, X5 – Megadermatidae, X6 – Nycteridae, X7 – Pteropidae, X8 – Rhinolophidae, X9 – Hipposideridae.

среднему типу подвижности (Megadermatidae, Rhinopomatidae, Nycteridae, Pteropidae):

— сращение дуг позвонков и остистых отростков последнего шейного и первого грудного позвонков посредством синэласто́за или синхондроза;

— сужение междугового пространства грудного отдела позвоночника и даже черепицеобразное налегание дуг позвонков (рис. 6В);

— «замковое» сочленение остистых отростков грудных позвонков;

— увеличение ширины рёбер и сужение межрёберных промежутков;

— оссификация и укорочение рёберных хрящей;

— образование плотной соединительной ткани между рёберными хрящами первой пары рёбер (одновременно с их оссификацией) и крыловидных отростков,

являющихся вытянутыми латеральными отростками рукоятки грудины, а также между рёберными хрящами двух первых пар рёбер.

Третья группа объединяет рукокрылых, грудная клетка которых имеет наименьшую степень подвижности и отвечает низкому типу подвижности (Natalidae, Rhinolophidae, Hipposideridae):

— тела грудных позвонков соединены посредством образования синэласто́зов между первым и вторым грудными позвонками или синхондрозов между остальными грудными позвонками;

— межпозвоночные диски утончены;

— последний шейный и первый грудной позвонки и позвоночные концы первой пары рёбер (Rhinolophidae), а также первый и второй грудные позвонки, первая и вторая пара позвоночных концов рёбер (Hipposideridae) полностью сра-

стаются друг с другом путём синостозов (см. рис. 6С);

— рёбра расширены и, начиная с третьего, вступают в контакт друг с другом своими краями, образуя сплошную латеральную стенку грудной клетки.

Мы определили 17 основных признаков, которые характеризуют подвижность грудной клетки рукокрылых в целом. Таким образом, описание 9 семейств рукокрылых с учётом подвижности грудной клетки представлено с помощью 17 бинарных индексов, которые отвечают упомянутым основным признакам и могут иметь значение 0 (отсутствие признака) или 1 (наличие признака).

Разницу между семействами измеряли с помощью стандартной Манхэттен-дистанции. Рассматривали несколько вариантов кластеризации, с помощью которых строили соответствующие дендрограммы. Во всех случаях структура дендрограмм оказалась идентичной, позволяет чётко выделить 3 кластера (рис. 7). Один кластер содержит семейства Emballonuridae, Vespertilionidae, Molossidae с высокой подвижностью грудной клетки. Второй кластер объединяет семейства Rhinopomatidae, Megadermatidae, Nycteridae, Pteropidae со средней подвижностью грудной клетки. Третий кластер содержит семейства Rhinolophidae, Hipposideridae с низкой подвижностью грудной клетки. Как видно, семейства Rhinolophidae и Vespertilionidae в дендрограмме попали в крайние кластеры.

3.1.3.2. Мышечные структуры

Формирование различной подвижности грудной клетки рукокрылых имеет непосредственную связь с формированием соответствующего мышечного компонента респираторно-моторного комплекса.

В респираторно-моторных движениях грудной клетки рукокрылых, как и всех млекопитающих, участвуют группы мышц, имеющих фиксацию на костных элементах грудной клетки. Можно разделить их на две группы. Мышцы одной группы имеют начало и расположены преимущественно в области грудной клетки (*m. pectoralis anterior*, *m. pectoralis posterior*, *m. serratus ventralis*, *m. rectus thoracis*, *mm. intercostalis externi*, *mm. intercostalis interni*, *m. serratus dorsalis caudalis*, *m. ilio-costalis caudalis*). Мышцы другой группы начинаются на грудной клетке, но расположены в области брюшной стенки, формируя её, а также разделяя грудную и брюшную полости (*m. obliquus externus et internus abdominis*, *m. rectus abdominis*, *m. transversus abdominis*, *diaphragma*).

С целью сравнения отдельно взятых мышц и мышечных комплексов у рассматриваемых групп рукокрылых мы оценивали их по следующим параметрам: размер области начала и прикрепления мышцы (их сужение или расширение), масса мышцы (относительная к группе мышц), соотношение мышечного и сухожильного компонента в мышце. Для описания полученных данных оказалось удобным использовать понятие степени мышечно-сухожильной дифференциации, полагая при этом, что высокая степень соответствует относительно большим по площади областям начала и прикрепления мышцы, значительному превалированию мышечных её волокон над сухожильными и относительно большой массе. Средняя и низкая степени мышечно-сухожильной дифференциации соответствуют снижению значений этих параметров, причём низкая степень предполагает возможность полного отсутствия мышцы.

Среди мышц, играющих главную роль в локомоции, основными по праву счита-

ются передняя и задняя грудные мышцы (соответственно, *m. pectoralis anterior* и *m. pectoralis posterior*). Однако они, помимо локомоторной функции, обеспечивают респираторную моторику грудной клетки, имея обширное начало на её поверхности, в частности, на грудной кости.

Нами установлено, что передняя и задняя грудные мышцы имеют чётко выраженные отличия в областях начала на грудной кости у различных летучих мышей (рис. 8). Особо отметим, что *m. pectoralis anterior* у Rhinolophidae начинается не только на рукоятке, но и на теле грудной кости (помимо прикрепления в этой области *m. pectoralis posterior*) (рис. 8е).

Ранее было установлено, что относительная суммарная масса передней и задней грудной мышцы к массе мышц плечевого пояса в семействах Rhinolo-

phidae и Vespertilionidae почти одинакова (Ковтун, 1984). Однако в дальнейшем нами было показано, что у Rhinolophidae, в сравнении с Vespertilionidae, наблюдается относительное увеличение массы передней грудной мышцы и, соответственно, относительное уменьшение массы задней грудной мышцы (Kovalyova, Taraborkin, 1998, 2001). Так, отношение массы передней грудной мышцы к суммарной массе мышц плечевого пояса у Rhinolophidae находится в диапазоне от 15.4 до 18.3, тогда как у Vespertilionidae — в диапазоне от 9.9 до 12.8 (рис. 9). Соответственно, наблюдается относительное уменьшение массы задней грудной мышцы у Rhinolophidae по сравнению с Vespertilionidae: У первых это отношение находится в диапазоне от 15.7 до 21.2, у вторых от 24.9 до 28.9.

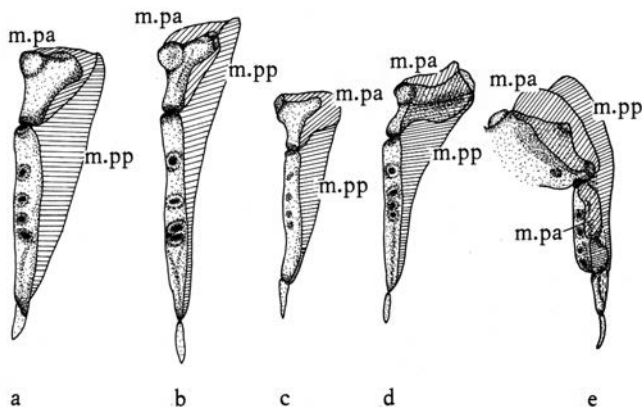


Рис. 8. Вентральные образования грудной кости и прикрепление пекторальных мышц на её поверхности у представителей Vespertilionidae и Rhinolophidae.

Fig. 8. Ventral formations of the sternum and attachment site of pectoral muscles on it in some Vespertilionidae and Rhinolophidae.

Обозначения/Abbreviations: m. pa – *m. pectoralis anterior*, m. pp – *m. pectoralis posterior*.

Виды/Species: a – *Myotis blythii*, b – *Eptesicus serotinus*, c – *Plecotus auritus*, d – *Miniopterus schreibersii*, e – *Rhinolophus bocharicus*.

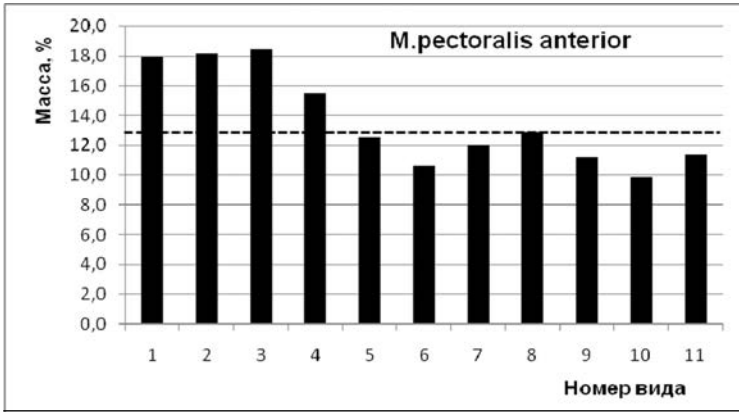


Рис. 9. Вес *m. pectoralis anterior* у некоторых Rhinolophidae и Vespertilionidae (для каждого вида ниже указано число экземпляров).

Fig. 9. Weight of *m. pectoralis anterior* in some Rhinolophidae and Vespertilionidae (number of specimens is indicated for each species below).

Виды/Species: 1 – *Rhinolophus mehelyi* (5), 2 – *Rhinolophus ferrumequinum* (15), 3 – *Rhinolophus hipposideros* (5), 4 – *Rhinolophus bocharicus* (6), 5 – *Myotis blythii* (5), 6 – *Eptesicus serotinus* (10), 7 – *Nyctalus noctula* (10), 8 – *Barbastella barbastellus* (2), 9 – *Plecotus auritus* (13), 10 – *Miniopterus schreibersii* (9), 11 – *Murina leucogaster* (3).

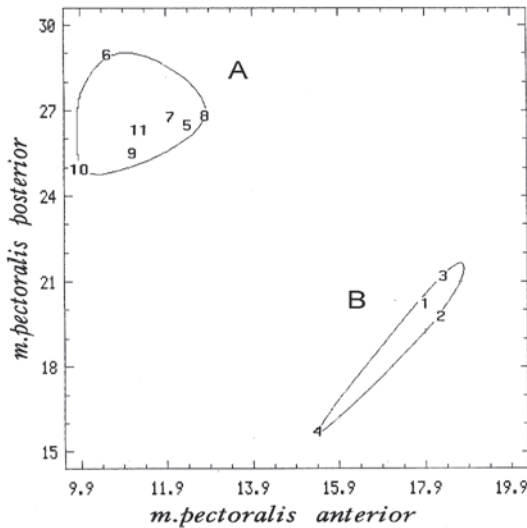


Рис. 10. Сходство некоторых Rhinolophidae (B) и Vespertilionidae (A) по степени развития частей пекторальных мышц. Обозначения видов как на рис. 9.

Fig. 10. Similarity of some Rhinolophidae (B) and Vespertilionidae (A) by development of parts of pectoral muscles. Species designations as in Fig. 9.

Вместе с тем, оказывается, что различия в весовых пропорциях передней и задней грудных мышц у *Rhinolophidae* меньше, чем у *Vespertilionidae*. Можно отметить, что соотношение этих мышц у подковоносов почти одинаковое, тогда как у гладконосых имеется явное преобладание по массе задней грудной мышцы.

Обработав полученный массив данных с помощью кластерного анализа, мы выделили две группы, при этом изученные виды чётко разделились по ним без переходных форм (рис. 10).

Более детальный анализ позволил установить, что формирование структурных образований грудной кости рукокрылых (вентральный отросток рукоятки, киль на теле грудины), а также степень их развития и ориентация обусловлены, главным образом, результирующей действия грудных мышц на грудную кость. Это зависит также от расположения элементов плечевого пояса (лопатки, ключицы) и проксимального участка плечевой кости (место прикрепления грудных мышц) относительно грудной клетки и имеет связь с формой грудной клетки (Kovalyova, Taraborkin, 1998, 2001).

В ходе исследований, проведённых на представителях рассматриваемых семейств, приблизительно сходных по размерам и массе (*Rh. ferrumequinum*, *M. daubentonii*, *M. schreibersii*), отмечено, что у рукокрылых с округлой формой грудной клетки (*Rh. ferrumequinum*, *M. schreibersii*) плечевой пояс и плечевая кость грудной конечности расположены дорсальнее относительно фронтальной плоскости грудины, чем у рукокрылых со сжатой дорсовентрально грудной клеткой (*M. daubentonii*). В то же время у рукокрылых с округлой формой грудной клетки (*Rh. ferrumequinum*, *M. schreibersii*) плечевой пояс может иметь различия в расположе-

нии: каудальнее или краниальнее относительно фронтальной плоскости грудины и грудной клетки в целом.

Дорсальные или вентральные, а также краниальные или каудальные «смещения» плечевого пояса и плечевой кости относительно грудной клетки обуславливают характерные направления мышечных волокон грудных мышц относительно сагиттальной и, соответственно, фронтальной плоскостей грудины. Направление волокон мышц, фиксирующихся на скелетных элементах, как правило, указывает направление силы их действия и оказывает различное формообразующее действие.

На наш взгляд, структурные образования грудной кости рукокрылых соответствуют характеру действия (по силе и направлению) грудных мышц на грудную кость. Так, формирование у рукокрылых киль на теле грудины и вентрального отростка рукоятки грудины различной степени выраженности, по всей видимости, можно объяснить с учётом положений биомеханики. Главный принцип этих положений состоит в том, что кость формируется под действием сил сжатия или растяжения, например, наличие остистых отростков холки; наличие или отсутствие ости лопатки у млекопитающих (Бровар, 1940).

Краниальное расположение плечевого пояса (относительно грудной клетки) вызывает краниальное смещение мест фиксации отдельных частей грудной мышцы и изменение угла наклона костных образований. Так, например, у *M. schreibersii*, у которого плечевой пояс имеет наиболее краниальное расположение из всех рассмотренных нами рукокрылых, передняя грудная мышца фиксируется лишь на краниальной половине рукоятки грудины (см. рис. 8d). Прикрепление задней грудной мышцы на теле грудины также смещается более краниально.

Изменение взаимного расположения костных элементов (грудной конечности и осевого скелета) не только может менять направление действия фиксирующихся на них мышц, но и изменять прикладываемую ими силу. У *M. schreibersii* именно вентральный отросток рукоятки достиг наивысшего развития, а его краниальная направленность свидетельствует о направленности действия мышц, имеющих на нём фиксацию.

Очевидно, что краниальное или более каудальное расположение плечевого пояса относительно грудной клетки рукокрылых соотносится с расположением центра массы животного.

Воспользуемся данными весовых соотношений черепа и посткраниального скелета рукокрылых (Ковтун, 1984). Масса черепа у *Rh. ferrumequinum* составляет 26.6% от общего веса скелета, у *N. noctula* — 20.4%, у *M. schreibersii* — 12.3%. У рукокрылых, обладающих относительно лёгким черепом, центр тяжести отнесён более каудально, и соответственно, у рукокрылых с более тяжёлым черепом — краниально. Краниальное вынесение грудной конечности во время первой фазы опускания крыла влечёт за собой краниальное перемещение центра массы у рукокрылых. Следовательно, более краниальное размещение плечевого пояса рукокрылых становится возможным при облегчённом черепе, что мы и наблюдаем на примере *M. schreibersii*. У рукокрылых с более тяжёлым черепом (например, *Rh. ferrumequinum*) такое смещение плечевого пояса крайне нежелательно, ввиду возможного смещения центра массы.

Вентральная зубчатая мышца (*m. serratus ventralis*) у всех рукокрылых фактически ограничивает движения лопатки по грудной клетке. Эту функцию выполняет главным образом каудальная (задняя)

часть зубчатой вентральной мышцы (*m. serratus ventralis p. posterior*).

То, что вентральная зубчатая мышца рукокрылых контролирует подвижность лопатки, отмечали и другие исследователями (Vaughan, 1959; Ковтун, 1984; Панютина и др., 2010). Было высказано также предположение, что *m. serratus ventralis p. posterior* имеет отличное от квадрупедальных млекопитающих прикрепление к лопатке, что объясняется «возникшим в результате формирования машущего крыла неравным распределением аэродинамической силы между передними и задними конечностями» (Панютина и др., 2010, с. 10). Авторы полагают, что данная мышца при «взмахе крыла вниз» противодействует «силе, которая стремится поднять задний конец лопатки» (там же, с. 9). Такое утверждение, на наш взгляд, не противоречит тезису о роли данной мышцы, ограничивающей движения лопатки по грудной клетке.

Начало мышцы отмечается у большинства рукокрылых на первых восьми–девяти рёбрах; последние два–три ребра остаются свободными от фиксации мышцы. Отличительной топографией *m. serratus ventralis p. posterior* обладают *Rhinolophidae*, *Hipposideridae* и *Natalidae*, у которых каудальная граница мышцы доходит вплоть до предпоследнего ребра, а также присутствует явно выраженный небольшой мышечный зубец, отходящий от каудального ребра грудной клетки, заканчивающийся на каудальном углу лопатки (рис. 11). Направление мышечных волокон этого мышечного зубца практически параллельно продольной оси туловища, что обеспечивает дополнительное снижение подвижности лопатки по грудной клетке. Такое снижение подвижности, вероятно, играет положительную роль не только при совершении полёта,

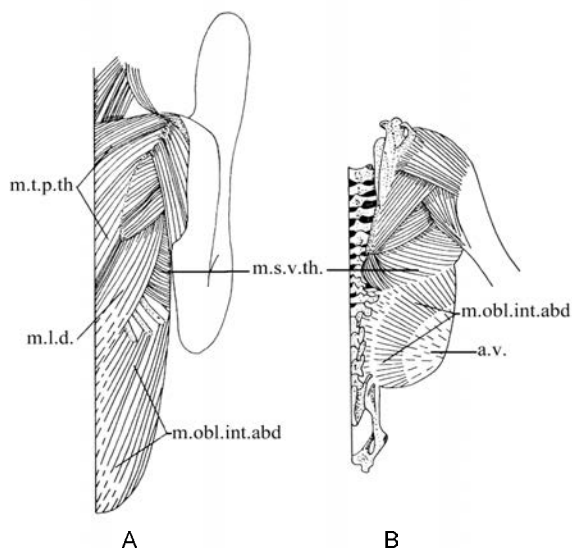


Рис. 11. Мышцы спины у рукокрылых.

Fig. 11. Dorsal muscles in ciropterans.

Мышцы/Muscles: *m.t.p.th.* – *m. trapezius pars thoracalis*, *m.l.d.* – *m. latissimus dorsi*, *m.s.v.th.* – *m. serratus ventralis thoracis* (*m. serratus anterior pars posterior*), *m.obl.int.abd.* – *m. obliquus internus abdominis*, *a.v.* – *aponeurosa ventralis*.

Виды/Species: А – *Cynoterus sphinx*, В – *Rhinolophus ferrumequinum*.

но и при их длительном нахождении в АНОП.

Краниальная часть мышцы *m. serratus ventralis p. anterior* у крыланов начинается от латеральной поверхности двух первых рёбер. У *Noctilionidae*, *Rhinolophidae*, *Hipposideridae*, *Phyllostomatidae*, *Desmodontidae* мышца начинается лишь от первого ребра мощным мышечным пучком. У *Natalidae* мышца начинается на поверхности трёх первых рёбер; у *Nycteridae* и большинства *Vespertilionidae* (*Myotis*, *Vespertilio*, *Plecotus*, *Barbastella*, *Murina*, *Nyctalus*) каудальная граница мышцы находится на уровне четвёртого ребра, у других (*Vespertilio*, *Miniopterus*) — пятого или шестого рёбер (*Vespertilio*). У *Molossi-*

дае мышца начинается на первых четырёх рёбрах. Места прикрепления двух частей мышцы на лопатке чётко отграничены. Каудальная часть мышцы фиксируется вдоль латерального (аксиллярного) края лопатки; краниальная часть мышцы прикрепляется вдоль краниальной трети дорсального края лопатки.

У всех рассмотренных рукокрылых *m. serratus dorsalis cranialis* имеет крайне слабое развитие в сравнении с другими млекопитающими. Она представлена в виде апоневроза, начинающегося от угла первого ребра и оканчивающегося на остистом отростке первого грудного позвонка. *M. serratus dorsalis caudalis* расположена в каудальной половине грудной

клетки, в виде тонкого пластинчатого образования между рёбрами и остистыми отростками грудных позвонков. Начинается мышечными пучками на каудальных краях рёбер и, направляясь в дорсо-каудальном направлении, переходит в апоневроз. У большинства исследованных рукокрылых наблюдается отсутствие краниальных пучков мышцы и замена мышечных волокон соединительнотканными. Если у Pteropidae мышца имеет сходное с другими млекопитающими строение, то у большинства летучих мышей она имеет низкую степень мышечно-сухожильной дифференциации; у Rhinolophidae, Hipposideridae и Natalidae мышца отсутствует

M. rectus thoracis у рукокрылых расположена непосредственно на грудной клетке под грудными мышцами. Начало мышцы на грудной клетке очень различно у рукокрылых. У крыланов мышца начинается от четвёртого-пятого ребра; у других рукокрылых — от седьмого (Noctilionidae), пятого (Desmodontidae), шестого (отдельные Vespertilionidae), третьего (Molossidae) ребра медиальнее зубцов вентральной зубчатой мышцы. Прикрепляется мышца к каудо-вентральной поверхности хрящевой части первой пары рёбер сухожильными волокнами. Однако у Nycteridae, Rhinolophidae, Hipposideridae, Natalidae мышца отсутствует.

Лестничные мышцы (*mm. scalene*) у рукокрылых расположены между шейными позвонками и рёбрами, подразделяются на: *m. scalenus dorsalis*, *m. scalenus medius*, *m. scalenus ventralis*. У большинства млекопитающих представлены все три мышцы. У рукокрылых наблюдается низкая степень мышечно-сухожильной дифференциации или отсутствие отдельных мышц. Так, у крыланов *m. scalenus dorsalis* представлен в виде тонкого апоневроза,

лежащего поперёк первых четырёх рёбер, который частично срастается с вентральным краем *m. serratus ventralis thoracis*. Краниально от первого ребра мышца продолжается в виде тонкой, мышечной полоски, прикрепляющейся на седьмом шейном позвонке. У всех летучих мышей эта мышца отсутствует. *M. scalenus medius* у крыланов и исследованных нами летучих мышей хорошо развита, начинается от первого ребра, прикрепляется четырьмя мышечными зубцами к четвёртому-седьмому шейным позвонкам. У отдельных Vespertilionidae отсутствует каудальный мышечный зубец мышцы и, таким образом, мышца прикрепляется к четвёртому-шестому шейным позвонкам. У Rhinolophidae и Hipposideridae эта мышца отсутствует. *M. scalenus ventralis* у крыланов представлена в виде короткой мышечной полоски между первым ребром и седьмым шейным позвонком; у всех летучих мышей она отсутствует.

Mm. intercostales externi et interni расположены в межрёберных промежутках. Волокна наружных межрёберных мышц начинаются от краниальных краёв рёбер, направлены косо кранио-дорсально, оканчиваясь на каудальных краях впереди лежащих рёбер. Они расположены лишь между костными отделами рёбер; между рёберными хрящами мышцы отсутствуют. Волокна внутренних межрёберных мышц расположены как между костными рёбрами, так и между рёберными хрящами. Они начинаются от каудальных краёв рёбер, направляются каудо-дорсально и оканчиваются на краниальных краях позадилежащих рёбер. У большинства рукокрылых мышцы имеют высокую степень мышечно-сухожильной дифференциации. Однако у Rhinolophidae, Hipposideridae, Natalidae наблюдается замена мышечных волокон соединительнотканными и

Табл. 3. Степень мышечно-сухожильной дифференциации мышц вентроторакального комплекса у некоторых Rhinolophidae и Vespertilionidae.

Table 3. Degree of muscle-fibrous differentiation of ventrothoracal muscles in some Rhinolophidae and Vespertilionidae.

Мышцы	Vespertilionidae	Rhinolophidae
<i>m. rectus thoracis</i>	высокая	низкая
<i>mm. intercostalis externi</i>	высокая	средняя
<i>mm. intercostalis interni</i>	высокая	средняя
<i>m. serratus dorsalis caudalis</i>	высокая	низкая
<i>m. iliocostalis caudalis</i>	высокая	низкая
<i>m. obliquus externus abdominis</i>	высокая	средняя
<i>m. transversus abdominis</i>	средняя	высокая

уменьшение размеров их области распространения. Последнее связано, очевидно, с уменьшением межрёберных промежутков при сближении краёв соседних рёбер. Ограниченная подвижность рёбер в названных семействах, по-видимому, также приводит к снижению респираторной функции данных мышц.

У млекопитающих подвздошнорёберная мышца (*m. iliocostalis*) разделяется на подвздошнорёберную мышцу поясницы (*m. iliocostalis lumborum*), подвздошнорёберную мышцу груди (*m. iliocostalis thoracis*) и подвздошнорёберную мышцу шеи (*m. iliocostalis cervicis*). У рукокрылых представлены одна или две из этих мышц. Так, у Rhinolophidae имеются *m. iliocostalis cervicis* и *m. iliocostalis lumborum*; у Vespertilionidae — лишь *m. iliocostalis cervicis*. *M. iliocostalis cervicis* представлена у всех рукокрылых в виде широкого мышечного пласта, мышечные зубцы которого начинаются от четвёртого–пятого рёбер, направляются краниально, оканчиваясь на плеврапофизах шейных позвонков. *M. iliocostalis lumborum* начинается на метапофизах 3–4 поясничных позвонков мышечными волокнами, а также от поперечно-рё-

берных отростков поясничных позвонков отдельными мышечными зубцами, оканчиваясь сухожильными волокнами на пятом ребре.

Относительно топографии и гомологии брюшных мышц рукокрылых в литературе до сих пор сохранились различные точки зрения (Мухамедгалиев, 1949; Kreith, 1955). Наши исследования показали, что среди изученных рукокрылых наблюдаются различия в площади вентрального апоневроза (*aponeurosa ventralis*), образованного слияниями сухожильных волокон вентральных порций отдельных брюшных мышц, а также различия в соотношении мышечной и сухожильной частей отдельных мышц (Kovalyova, 1998b). Можно отметить, что у рукокрылых наблюдается общая тенденция к замещению мышечных волокон брюшных мышц сухожильными волокнами с образованием обширных апоневрозов.

Результаты сравнительного исследования мышц вентроторакального комплекса у представителей подковоносых и гладконосых приведены в табл. 3.

Диафрагма (*diaphragma*) разделяет грудную и брюшную полости, имеет не-

Табл. 4. Площадь сухожильной и мышечной компонент диафрагмы у рукокрылых.**Table 4.** Area of muscle and aponeurosis components of diaphragm in chiropterans.

Вид	Площадь диафрагмы		Соотношение площадей мышечного и сухожильного компонентов
	Мышечный компонент (мм ²)	Сухожильный компонент (мм ²)	
<i>Rh. ferrumequinum</i>	383.0	27.0	14.2
<i>Rh. hipposideros</i>	151.0	16.0	12.5
<i>M. schreibersii</i>	207.0	51.0	4.1
<i>N. noctula</i>	550.0	140.0	3.9
<i>E. serotinus</i>	470.0	70.0	6.7

Табл. 5. Весовые пропорции диафрагмы и всего тела у рукокрылых.**Table 5.** The weight proportion of diaphragm and full body weight in chiropterans.

Вид (n)	Средняя масса (г) животных	Средняя масса (мг) диафрагмы	Отношение массы диафрагмы к массе животных
<i>Rh. ferrumequinum</i> (6)	22.0	145.0	0.66
<i>Rh. hipposideros</i> (3)	5.5	36.6	0.68
<i>H. fuliginosus</i> (1)	7.5	48.0	0.64
<i>B. barbastellus</i> (1)	6.7	21.0	0.31
<i>M. leucogaster</i> (2)	10.5	51.0	0.55
<i>P. auritus</i> (1)	8.6	34.0	0.39
<i>N. noctula</i> (4)	24.0	112.2	0.41
<i>E. serotinus</i> (5)	22.0	122.0	0.55

посредственную топографическую и функциональную связь с грудной клеткой. Ряд исследователей указывает на роль диафрагмы в дыхании у рукокрылых (Lancaster, Henson, 1995). Однако диафрагма у рукокрылых не была предметом специальных исследований. Мы попытались восполнить этот пробел, учитывая важную роль данной структуры в респирации животных.

У рукокрылых, как и других млекопитающих, диафрагма представлена мышечно-сухожильным образованием. Оно

состоит из центрально расположенного сухожилия и окружающего его по периферии мышечного кольца, в котором можно выделить грудинный, рёберный и поясничный отделы. Данные морфометрических исследований диафрагмы летучих мышей представлены в табл. 4. У Vespertilionidae, как и у Rhinolophidae, площадь мышечного компонента диафрагмы превалирует над площадью сухожильного компонента. При этом у Rhinolophidae данное соотношение значительно выше (Ковальова, 2012b).

У животных сходной массы, но принадлежащих к разным семействам, масса диафрагмы существенно различается (табл. 5). Для анализа мы использовали животных, которые участвовали в эксперименте по исследованию органов пищеварительной системы и отдельных физиологических параметров (скорость прохождения пищи, время эвакуации пищи и пр.). Как правило, подбирались взрослые животные, которые принимали пищу в лабораторных условиях, взвешивание животных производилось до и после приёма пищи, а также после эвакуации пищи из кишечника.

По полученным результатам можно наблюдать относительное усиление диафрагмы у *Rhinolophidae* и *Hipposideridae* по сравнению с *Vespertilionidae*.

Нами определены типы мышечных волокон диафрагмы у представителей рассмотренных семейств и оценена метаболическая активность диафрагмы по количественному соотношению различных типов волокон в диафрагме.

Уровень активности окислительных ферментов в мышечных волокнах выявляли по активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ). Мышечные волокна диафрагмы рукокрылых идентифицированы по общепринятой классификации (Родионов, 1980, и др.).

Морфометрическое исследование позволило установить, что среди представленных волокон в диафрагме подковоносых преобладают «белые» (W) волокна FG-типа, тогда как в диафрагме гладконосых численно преобладают «красные» (R) волокна SO-типа (табл. 6).

Мышечные волокна диафрагмы у *Rhinolophidae* преимущественно FG-типа (Fast anaerobic и Glycolitic) свидетельствуют о её функционировании в режиме непродолжительной, взрывной работы, ко-

торая приводит к быстрой утомляемости животного. Такая работа требует последующего отдыха. Известно, что подковоносые отличаются частым отдыхом во время охоты (Рахматуллина, 2005, и др.). Характерным является и то, что у подковоносов летательные мышцы также состоят из волокон, способных к мощной, взрывной активности (Родионов, 1980, 1989).

В диафрагме у *Vespertilionidae* преобладают волокна SO-типа (Slow и Oxidative). Такая мышца способна выполнять продолжительную работу без частого отдыха. Как известно, длительные полёты гладконосых зафиксированы рядом исследователей (Рахматуллина, 2005). К тому же у большинства *Vespertilionidae* мышечные волокна летательных мышц также адаптированы к длительной работе (Родионов, 1980, 1989).

3.1.3.3. Биомеханика дыхания

Для исследования процесса дыхания у рукокрылых был применён метод физического моделирования (Ковалёва и др., 2010). По полученным рентгеновским снимкам определяли изменение объёма грудной и брюшной полостей, формы и взаиморасположения скелетных элементов грудной клетки, лёгких, смещения купола диафрагмы при «дыхании» животного.

В результате проведения эксперимента на представителях *Vespertilionidae* обнаружено, что у них, как и у большинства других млекопитающих, дыхание осуществляется главным образом за счёт рёберной моторики (рёберно-диафрагмальный тип дыхания). Такой тип дыхания возможен лишь при высокой подвижности всех элементов грудной клетки. При этом в работе участвуют хорошо дифференцированные собственно-респираторные и вспомогательные респираторные мышцы,

Табл. 6. Средние диаметры (мкм) мышечных волокон диафрагмы у рукокрылых с преимущественно окислительным ($R = SO$) и гликолитическим ($W = FG$) типом метаболизма.

Table 6. The average diameters (microns) diaphragm muscle fibers in the chiropterans with predominantly oxidative ($R = SO$) and glycolytic ($W = FG$) type of metabolism.

Виды	Характеристики волокон диафрагмы						
	Белые ($W = FG$)			Красные ($R = SO$)			$n(SO)$ $n(FG)$
	m	s	n	m	s	n	
<i>Rh. ferrumequinum</i>	89.0	10.4	15	63.0	6.3	10	0.67
	85.0	11.3	10	69.3	3.5	7	0.70
	92.3	6.0	13	63.9	6.5	9	0.69
	86.4	9.8	11	62.8	6.7	9	0.82
	90.8	8.2	12	62.2	7.5	9	0.75
<i>Rh. hipposideros</i>	90.4	8.4	12	61.3	8.3	8	0.67
<i>N. noctula</i>	96.3	7.4	8	70.5	4.7	11	1.38
	101.8	13.4	14	75.6	7.5	17	1.21
	104.0	7.4	10	87.5	6.2	12	1.20
<i>P. nathusii</i>	110.0	10.5	10	86.7	8.2	15	1.50
	110.5	11.2	10	88.3	5.4	12	1.20
	106.1	16.0	9	88.5	6.3	13	1.44
	108.0	14.9	10	82.7	7.5	13	1.30
<i>M. nattereri</i>	105.4	6.2	12	86.3	8.1	15	1.25
	106.5	6.7	10	81.8	7.5	14	1.40
<i>M. daubentonii</i>	117.9	8.1	12	92.5	7.7	16	1.33
	110.4	9.0	13	88.0	6.8	15	1.15
<i>E. serotinus</i>	111.5	13.6	10	83.2	9.7	17	1.70
	98.3	8.3	9	82.9	2.6	14	1.56

Примечание. Приведены данные по отдельным экземплярам.

Comment. The data are provided for particular specimens.

Обозначения. m – среднее значение диаметров, s – стандартное отклонение, n – количество волокон для подсчёта среднего диаметра.

Abbreviations. m – average value, s – its standard deviation, n – number of fibers used for calculation of average diameter.

а нагрузка распределяется на большое число мышц.

У Rhinolophidae элементы грудной клетки, в частности рёбра, остаются практически неподвижными, за исключением коротких стернальных (хрящевых) участков рёбер, и респираторные движения грудной клетки крайне ограничены,

что и обуславливает низкую дифференцировку респираторных мышц грудной клетки. Таким образом, у Rhinolophidae в инспирации принимают участие диафрагма и брюшные мышцы (брюшной тип дыхания). У подковоносов вдох осуществляется не за счёт изменения формы грудной клетки, как в предыдущем случае,

Табл. 7. Весовые пропорции органов брюшной и грудной полостей и общей массы тела у некоторых Rhinolophidae, Hipposideridae и Vespertilionidae.

Table 7. The weight proportion of the organs of abdominal and thoracic cavities and the total body weight in some Rhinolophidae, Hipposideridae and Vespertilionidae.

Виды (n)	Средняя масса тела (г)	Отношение массы органов брюшной и грудной полостей
<i>Rh. ferrumequinum</i> (6)	22.0	3.29
<i>Rh. hipposideros</i> (3)	5.5	3.7
<i>H. fuliginosus</i> (1)	7.5	3.0
<i>M. leucogaster</i> (2)	10.5	2.19
<i>M. schreibersii</i> (5)	12.5	1.96
<i>M. blythii</i> (5)	—	2.07
<i>N. noctula</i> (4)	24.0	2.64

а только за счёт оттеснения диафрагмой внутренних органов брюшной полости в каудальном направлении.

Можно представить, что диафрагма у животных с рёберно-диафрагмальным типом дыхания является менее нагруженной, чем при диафрагмальном типе вентиляции. У таких животных для осуществления вдоха нагрузка распределяется на большее число мышц. Это отражено, в частности, на относительной массе диафрагмы (см. табл. 5). Соответственно, диафрагма у животных с брюшным типом дыхания является более нагруженной, чем при рёберно-диафрагмальном типе дыхания, что также отражено на относительной массе диафрагмы (там же). Это может быть одной из причин различий в развитии мышечного и сухожильного компонентов диафрагмы у Vespertilionidae в сравнении с Rhinolophidae и Hipposideridae.

Ранее обсуждалась роль диафрагмы в распределении центра тяжести во время полёта рукокрылых (Vaughan, 1970; Alexander, 1990). Мы также рассмотрели

биомеханические аспекты работы диафрагмы во время полёта животного. При начале движения крыльев вниз и вперёд центр тяжести смещается краниально, в это время происходит вдох (Suthers et al., 1972). Мышечные волокна диафрагмы сокращаются и её купол уплощается. Органы брюшной полости оттесняются диафрагмой каудально. Лёгкие наполняются воздухом. Это приводит к выравниванию центра тяжести животного. Во время движения крыльев вверх и назад центр тяжести перемещается каудально, одновременно с этим движением крыльев происходит выдох. Брюшные мышцы сокращаются, органы брюшной полости вместе с куполом диафрагмы продвигаются краниально, и воздух выходит из лёгких. В целом это приводит к выравниванию центра тяжести животного.

У Rhinolophidae и Hipposideridae относительная масса брюшных органов к грудным несколько больше, чем у Vespertilionidae (табл. 7). Для Rhinolophidae и Hipposideridae отношение массы брюшных органов к грудным больше

или равно 3, а для *Vespertilionidae* — меньше 3.

Из этого следует, что степень участия диафрагмы в распределении центра тяжести во время синхронной работы крыльев и дыхания различна у представленных групп животных. Вероятно, степень развития диафрагмы зависит (помимо других выше представленных факторов) и от массы перемещаемых органов брюшной полости животных.

У наземных позвоночных продольная ось тела в большинстве случаев расположена перпендикулярно направлению вектора земной гравитации. Такое же соотношение рассматриваемых векторов наблюдается у рукокрылых в полёте. Однако у рукокрылых во время отдыха в АНОП продольная ось тела сонаправлена вектору гравитации. Такое соотношение рассматриваемых векторов не отмечено для других наземных позвоночных, в частности, млекопитающих.

Можно отметить, что у *Rhinolophidae* и *Hipposideridae* диафрагма оказывается более нагруженной по сравнению с *Vespertilionidae* не только в течение полёта, но и во время отдыха животных. Это следует из соображений различной продолжительности нахождения в АНОП представителей этих семейств. К тому же необходимо учесть свойственное гладконосым положение с опорой на четыре конечности во время отдыха.

При нахождении в АНОП у рукокрылых инспирация, по всей очевидности, затруднена вследствие давления органов брюшной полости на диафрагму. Расширение лёгких и вдох реализуется за счёт сокращения мышечных волокон основного инспиратора — диафрагмы, что способствует отеснению внутренних органов брюшной полости каудально и наполнению лёгких воздухом. Выдох происходит

пассивно вследствие гравитационного возвращения внутренних органов в начальное положение.

3.2. Особенности кровообращения и газообмена

3.2.1. Постуральные воздействия АНОП

Рукокрылые практически не были объектом изучения постуральных гравитационных воздействий. Вместе с тем, исследование органов кровеносной системы летучих мышей представляет интерес с точки зрения феномена этих животных, которые большую часть своей жизни находятся в АНОП, в отличие от всех позвоночных животных и, в частности млекопитающих.

Данных о влиянии АНОП как на организм в целом, так и на органы системы кровообращения рукокрылых почти отсутствуют. Имеются лишь отдельные сведения о некоторых морфологических особенностях строения сосудов головного мозга у них (Sakulsak, 2004). Эти данные подтверждают, что у рукокрылых произошли соответствующие адаптивные перестройки к действию поперечных нагрузок вследствие повышенного давления во время нахождения животных в АНОП. Артериальное разветвление в большинстве отделов головного мозга рукокрылых (большие полушария, мозжечок, мост, продолговатый мозг) расположено перпендикулярно поверхностной артерии головного мозга, что предотвращает гиперфузию головного мозга кровью.

С целью исследования возможных изменений в сосудах кровеносной системы рукокрылых нами изучалось строение сосудов лёгочного круга кровообращения (как артерий, так и вен) и отдельных магистральных сосудов системного круга кровообращения представителей двух семейств (Ковальова, Закревська, 2011).

Установлено, что у *Vespertilionidae* ствол лёгочной артерии (*truncus pulmonalis*) относится к эластическому типу строения (наблюдается для большинства млекопитающих). У *Rhinolophidae* ствол лёгочной артерии относится к мышечно-му типу строения. Отношение диаметра просвета ствола лёгочной артерии к толщине его стенки у *M. blythii* — 21.7 ± 0.3 , тогда как у *Rh. ferrumequinum* значительно меньше — 12.6 ± 0.3 .

Лёгочные вены (*vv. pulmonalis*) летучих мышей относятся к сосудам мышечного типа. У исследуемых видов эти сосуды почти не отличаются. Наличие мышечных клеток в стенках сосудов и отсутствие эластических элементов указывает на способность сосудов к их полному раскрытию, так и закрытию.

О наличии мышечных волокон в стенках лёгочных вен рукокрылых упоминалось и ранее (Антипчук, Гибрадзе, 1973). Отмечалось, что у других млекопитающих лёгочные вены не имеют поперечнополосатой мускулатуры.

Известно, что у млекопитающих при нахождении в АНОП функция лёгких в газообмене ограничена (Воробьёв, 2004; Краснов и др., 2005). Сосуды лёгких участвуют в регуляции кровотока, в частности, в депонировании крови. Накопление крови в капиллярах лёгких приводит к утолщению альвеолярных стенок и, таким образом, частично исключает их из кровообращения.

Таким образом, можно предположить, что во время нахождения летучих мышей в АНОП происходит сокращение мышечных волокон в стенках лёгочных вен, что снижает отток крови из лёгких. В то же время при изменении положения тела животного (например, в начале полёта), ритмичные сокращения мышечной стенки лёгочных сосудов усиливают отток крови

от лёгких в условиях высокого минутного ритма работы сердца.

Нами не выявлено значительных различий между магистральными сосудами рукокрылых, в частности, аорты (*aorta*). Аорта относится к эластическому типу строения у всех летучих мышей.

Краниальная и каудальная полые вены (*v. cava cranialis et v. cava caudalis*) относятся к сосудам мышечного типа, как у *Vespertilionidae*, так и у *Rhinolophidae*. Диаметр просвета каудальной поллой вены больше у представителей подковоносых, чем у гладконосых, за счёт более тонких стенок сосуда.

Следует отметить, что структура сосудов лёгочного круга кровообращения изменяется также под влиянием газового состава протекающей крови (Антипчук, Гибрадзе, 1973; Смит, 1975). Снижение парциального давления кислорода в крови вызывает сужение сосудов лёгких и увеличение кровяного давления в частности, в лёгочной артерии. Продолжительный кислородный голод ведёт к утолщению мышечной оболочки лёгочных артерий и вен, а также к сужению их просвета.

Вероятно, длительное нахождение в АНОП приводит к значительной перестройке стенки сосудов лёгочного круга кровообращения, что мы наблюдаем у летучих мышей. Это в наибольшей степени относится к подковоносам. По всей видимости, мышечный тип строения стенки ствола лёгочной артерии у *Rhinolophidae* способствует участию данного сосуда в депонировании крови во время её перераспределения при нахождении животного в АНОП.

У рукокрылых значительных объёмов достигают крупные венозные сосуды, особенно каудальная и краниальная полые вены, а также сонные артерии. Их стенки, в основном представленные гладкомы-

шечными волокнами (растягивающиеся при наполнении кровью), позволяют этим кровеносным сосудам участвовать в депонировании значительных объёмов крови.

Мы полагаем также, что густая капиллярная сеть, в частности, сеть венозных сосудов в коже летательных перепонок рукокрылых указывают на роль перепонки (помимо других функций) в депонировании крови.

Таким образом, у рукокрылых вместительными депо крови стали лёгочные и магистральные вены, отдельные органы (лёгкие, печень, селезёнка) и обширные кожные участки, представленные летательными перепонками.

3.2.2. Особенности газообмена

Дыхание во время торпора у рукокрылых замедляется, нередко паузы между вдохами наблюдаются до четверти часа (Курсков, 1981; Калабухов, 1985). Результаты исследований, проведённых на малой ночнице и буром кожане, показали, что при 5–10 °C задержка дыхания составляла около 1 часа, за которой следовало кратковременное учащённое дыхание (Thomas, 1990; Szewczak, 1997; Sullivan, Szewczak, 1998). А.Н. Курсков (1981), описывая состояние «оцепенения» у летучих мышей, отмечает, что они совершают по 5–6 вдохов в минуту. Для активных животных характерно до 250–300 вдохов в минуту (Иванов, 1961). Сердечные сокращения резко замедляются. В период спячки наблюдается до 9 сокращений сердца в минуту, в то время как у активных зверьков сердце сокращается от 420 до 970 раз в минуту (Иванов, 1961; Калабухов, 1985).

Исследователи указывали на факт несовместимости длительного апноэ, которое наблюдается у рукокрылых, с возможностями газообменной функции лёгких

(Thomas, 1990). Вместе с тем, было отмечено, что обширные кожные поверхности летательных перепонки могут являться дополнительными структурами, осуществляющими газообмен (Thomas, 1990). Окончательным решением этого спорного вопроса явились результаты эксперимента, проведённого на летучих мышцах (Makanya, Mortola, 2007). Показано, что газообмен через кожу летательных перепонки является существенной составляющей в общем газообмене животных.

Во время активного полёта основным потребителем кислорода, поступающего в кровеносное русло из лёгких, являются мышцы, осуществляющие движения крыльев. Кожа потребляет значительное количество кислорода и при больших физических нагрузках может даже испытывать кислородное голодание. Во время физической нагрузки в скелетных мышцах кровотока увеличивается пропорционально степени их активности. Это достигается благодаря увеличению сердечного выброса крови, но в ущерб кровоснабжению других органов (кожи, кишечника, почек) (Эккерт и др., 1992), т. е. перераспределение крови, как правило, происходит в пользу работающих скелетных мышц. К тому же, перенос крови на значительные расстояния от сердца требует дополнительных энергетических затрат. Известно, что у млекопитающих (в том числе у человека с типичными пропорциями и массой тела) энергозатраты на транспорт кислорода возрастают прямо пропорционально расстоянию, на которое этот кислород поставляется (Иванов, 2001).

Учитывая данные обстоятельства, а также морфологические особенности кожи летательной перепонки рукокрылых, принимая во внимание площадь кожной поверхности крыльев и удалённость кончиков крыла от сердечной мышцы, по-

лагаем, что поступающий в кожу летательных перепонки кислород воздуха, по всей видимости, идёт непосредственно на метаболические потребности самой перепонки в условиях активного полёта животного.

У гибернирующих животных наблюдается продолжительное апноэ и повышение уровня углекислого газа в крови (Rauch, Beatty, 1975; Thomas et al., 1990; Эккерт и др., 1992). Увеличение в лёгких содержания углекислого газа приводит к сужению капилляров альвеолярных стенок и утолщению альвеолярных стенок в целом, что приводит к ограничению основной функции лёгких, т. е. к частичному выключению лёгких из кровообращения (Эккерт и др., 1992). Подобные явления наблюдаются в состоянии торпора рукокрылых при нахождении животных в АНОП. В этих условиях происходит перераспределение крови в системе лёгочных сосудов (Шимкус, 2006): течение крови лёгочного круга кровообращения сильно замедляется, кровь депонируется в лёгких, что в целом снижает функцию лёгких как газообменных органов.

Подобное перераспределение крови наблюдается у ныряющих животных. У всех ластоногих в процессе ныряния кровообращение в теле (в частности, в мышцах) практически приостанавливается. Лёгкие в процессе ныряния сжаты, альвеолярные стенки утолщаются и кровообращение замедляется; при этом не прекращается кровообращение в голове (Проссер, Браун, 1967).

Отмечается, что во время гибернации многие органы рукокрылых практически не функционируют, в частности, органы брюшной полости (почки, печень, органы пищеварения, селезёнка), многие мышцы, а также лёгкие (Иванян, 1956; Жарова, 1990; Жукова, 1993). Во время гиберна-

ции и перед пробуждением животных количество капиллярной крови в печени, почках и тканях желудочно-кишечного тракта значительно меньше, чем, к примеру, в грудных мышцах (Rauch, Beatty, 1975; Hirshfeld, O'Farrell, 1976; цит. по: Жукова, 1993).

Частичное снижение газообменной функции лёгких, а также замедление сердечного ритма приводят к повышению уровня углекислого газа в крови. Однако газообмен через кожный покров не прекращается. Дыхание через кожу не является периодическим (вдох—выдох), оно постоянно и непрерывно. При этом особенности анатомического строения кожи летательных перепонки рукокрылых делают возможным оксигенацию крови в капиллярах этих перепонки путём диффузии кислорода воздуха. Диффундирующий кислород может использоваться не только на окислительно-восстановительные процессы в коже, но и насыщать венозную кровь путём так называемой «артериализации периферической венозной крови» через артерио-венозные анастомозы (Петрунь, 1960). Это позволяет предположить, что кожа летательных перепонки может активно участвовать в газообмене, обогащая возвращающуюся в сердце кровь кислородом. Периодическая пульсация вен в летательных перепонках во время гибернации и дневного сна животных подтверждает циркуляцию крови в них (Бердонгаров, 1956; Wiedeman, 1963; Kluger, Heath, 1970).

Из этого следует, что летательные перепонки участвуют в функции газообмена не только во время энергоёмкой фазы активности рукокрылых (полёта), но и во время гибернации животных, находящихся в АНОП, поставляя окисленную кровь в «бодрствующие» участки организма.

Однако этот вопрос нуждается в дополнительных исследованиях.

Исходя из циркуляторной функции системы кровообращения, органы и части кровеносной системы можно представить в виде сети последовательно и параллельно соединённых участков (Ганонг, 2002; Вартбаронов и др., 2003). Системное кровообращение состоит из нескольких параллельных кругов, которые могут «выключаться» из кровообращения. Такая организация сосудистой системы даёт возможность значительно изменять региональное кровообращение.

Сведений по этому вопросу недостаточно, так что ответ может быть только приблизительным. Схему кровеносных потоков находящегося в АНОП млекопитающего можно представить следующим образом. Насыщенная кислородом кровь из кожной вены грудной конечности рукокрылых попадает в краниальную полую вену, дальше в правое предсердие и желудочек сердца и дальше — в лёгочный круг. Однако в силу того, что лёгкие рукокрылых существенно снижают свою активность, кровь по коллатеральным лёгочным сосудам (минуя альвеолярные разветвления) попадает в лёгочные вены, а оттуда — в левый желудочек сердца. По восходящей аорте и коронарным сосудам кровь направляется в мозг и по подключичным артериям — в грудные конечности. По нисходящей аорте выносятся незначительное количество крови к органам грудной и брюшной полости.

Конечно, следует помнить, что здесь представлено описание вероятной ситуации. Совершенно очевидно, что для более обоснованных выводов необходимы дальнейшие подробные исследования.

Электрофизиологические эксперименты показали, что развитие гибернации у животных начинается с торможения коры

головного мозга, далее происходит поэтапное выключение подкорковых структур и распространяется на другие отделы центральной нервной системы. Лишь в филогенетически более древних структурах, в частности в гиппокампе, некоторые нейроны и в глубоком оцепенении сохраняют электрическую активность, характерную для состояния бодрствования (Израилова и др., 2014).

Таким образом, кровь в полном объёме поступает лишь к голове и грудным конечностям находящегося в АНОП животного. Это позволяет поддерживать функцию мозга и сердца во время снижения активности животного, в то время как большинство остальных органов имеют недостаточную циркуляцию.

Большая поверхность летательных перепонки у гибернирующих гладконосных скрыта в складках и не обращена к воздуху. Можно полагать, что у животного со сложенными крыльями циркуляция воздуха вокруг крыльев ограничена. Однако во время гибернации животные имеют фазы активности, прерывающие их зимний сон: летучие мыши перелетают с места на место (Кузякин, 1950 и др.). Очевидно, эти кратковременные фазы активности способствуют усилению циркуляции крови в коже летательных перепонки. Кроме того, отмеченная периодическая пульсация сосудов в летательных перепонках летучих мышей способствует циркуляции крови в сосудах перепонки. Это, вероятно, может предотвращать гипоксию животных, находящихся в гибернации. Отметим, что у подковоносных летательные перепонки не сложены; они располагаются вокруг тела животного. Полагаем, что при таком состоянии перепонки оксигенация крови в их сосудах происходит более эффективно, чем у гладконосных.

Во время гибернации животных отмечается увеличение вязкости крови (Израилова и др., 2014). Это, очевидно, может затруднять процесс циркуляции крови. Вместе с тем, нами обнаружено наличие большого количества тучных клеток, окружающих кровеносные сосуды в коже летательных перепонки. По-видимому, эти структуры могут способствовать повышению циркуляции крови и проницаемости кожи перепонки. Известно, что при деполимеризации гликозамингликанов (в частности, гепарина тучных клеток) понижается вязкость образуемых ими гелей и увеличивается проницаемость тканей, что играет основную роль в регуляции микроциркуляторных процессов в коже.

Мы полагаем, что участие в газообмене кожи летательных перепонки рукокрылых вносит вклад в обеспечение минимальных потребностей животных в кислороде при нахождении их в АНОП.

4. Заключение

Изложенная работа представляет собой попытку нового взгляда на эволюцию рукокрылых и формирование их морфофизиологического разнообразия. Наша конечная цель — «понять, почему возникают так или иначе различающиеся группировки организмов как элементы структуры биоты» (Павлинов, 2008, с. 356). В нашем случае речь идёт о понимании комплекса причин, приведших к возникновению общей организации рукокрылых и разных её проявлений в разных группах этого отряда млекопитающих.

Данные по морфологии и эмбриологии рукокрылых, а также сведения из области физиологии, этологии, биологии развития стали базовыми составляющими использованного системного подхода к решению вопроса об эволюции и разнообразии рукокрылых в свете экологи-

этологической концепции. Этот подход подразумевает, что образование новой морфологической структуры — летательной перепонки — произошло под множественным контролем регуляторных систем и морфогенетических механизмов в изменившихся условиях существования предковой формы.

Согласно эпигенетической теории, новые внешние факторы воздействуют непосредственно на онтогенез особей и вызывают появление значительного числа необычных фенотипов — морфозов, которые представляют новый материал для естественного отбора. Естественный отбор приводит к генетической ассимиляции нового морфоза, если он способен существовать в изменившихся условиях (Гродницкий, 2001; Шишкин, 2006; Rasnitsyn, 2015).

Будем исходить из общепринятой точки зрения, что предковая форма рукокрылых была арбореальной. Обитание в ветвях деревьев создавало условия для адаптации к использованию антиортостатического положения. Проводя большую часть жизни на деревьях, т. е. в условиях «оторванности» от поверхности земли, животные (предковая форма рукокрылых) в силу своих мелких размеров могли перемещаться по стволам деревьев в поисках и отлова насекомых в любых направлениях, в том числе и вниз головой. Небольшие размеры позволяли им перемещаться с толстых стволов деревьев на тонкие ветки с цветами и плодами (места скопления насекомых). При этом тонкие ветки подгибались, так что тела животных оказывались в АНОП. Именно благодаря мелким размерам и малой массе они могли долгое время находиться вниз головой и выжидать жертву, держась задними конечностями за кору стволов или ветви деревьев, а передними конеч-

ностями собирали и ловили насекомых. Полагаем, что нахождение в АНОП стало неотъемлемой составляющей образа жизни рукокрылых благодаря многим обстоятельствам, главным из которых было существенное снижение энергозатрат. Сохранение энергии во время длительного отдыха, а также при неблагоприятных условиях окружающей среды (понижение температуры, атмосферные осадки) или при отсутствии кормов имеет существенные преимущества. Преимущества данного положения касаются также выбора убежищ, предотвращения встреч с хищниками, многофункциональности передней конечности.

В большинстве попыток реконструировать процесс эволюции рукокрылых рассматриваются взрослые формы животных как объекты естественного отбора. Вместе с тем условия, в которых протекает эмбриогенез животных, не менее важны, чем те, в которых существует взрослая особь. За рамками обсуждения исследователей остались причины и механизмы, которые могли привести к морфологическим перестройкам на стадии эмбриогенеза.

Полагаем, что перестройки грудной конечности предковой формы рукокрылых, приведшие к удлинению скелетных звеньев грудной конечности и новообразованию в виде летательной перепонки, происходили под влиянием изменения условий эмбриогенеза у предковой формы рукокрылых.

Появление эволюционного новшества — летательной перепонки рукокрылых, которая выполняет не только функцию крыла, но и функцию дополнительной структуры газообмена, выдвигается нами как главное, эволюционно значимое следствие АНОП.

Реализация активного полёта, как и способность животных к снижению метаболизма, привели к широкому распространению рукокрылых по планете, заселению и использованию ими различных экологических ниш.

Вероятно, освоение различных экологических ниш, отличающихся по всевозможным экологическим параметрам, создавало предпосылки для дальнейшего морфологического разнообразия рукокрылых. По всей видимости, обитание в различных условиях предполагает различную интенсивность, с которой животные используют четвероногую локомоцию по твёрдому субстрату, полёт, а также продолжительность нахождения в АНОП.

Рукокрылые относятся к животным, которые в большинстве своём не прикладывают каких-либо усилий по строительству или обустройству своих жилищ. Обитание рукокрылых в той или иной местности, на той или иной территории тесно связано с наличием уже готовых мест укрытия. Вместе с тем, летучие мыши крайне требовательны к выбору мест дневного отдыха в период активности и еще более требовательны к условиям мест зимовок. Особенно это относится к стенотопным видам летучих мышей, в частности, к представителям семейства подковоносых.

Биологи неоднократно указывали на существование жёсткой привязанности летучих мышей к тем или иным типам убежищ. Вероятно, требования к убежищам рукокрылых сложились исторически.

Различные типы убежищ (древесные и пещерные), которые используют рукокрылые, обладают различными экологическими параметрами. Наличие постоянной влажности и определённый температурный режим являются необходимыми тре-

бованиями к выбору убежищ летучими мышами (особенно во время гибернации).

Морфологические характеристики кожи летательных перепонок рукокрылых ставят ограничения в выборе ими убежищ и мест обитания. В литературе отмечалось, что испарительная влагоотдача через кожу летательных перепонок летучих мышей, ввиду их обширной поверхности, очень высокая (Слоним, 1952; Шмидт-Ниельсен, 1976; Калабухов, 1985). Наши данные о строении кожи перепонок рукокрылых позволяют предположить, что интенсивность потери влаги через кожу летательных перепонок летучих мышей в равной степени зависит как от площади поверхности, так и толщины диффузионного барьера кожи перепонки. Соотношение площади поверхности летательных перепонок к площади поверхности тела у подковоносых выше, чем у гладконосых. Кроме того, подковоносые предпочитают закрывать перепонками всё тело в состоянии торпора: из-за этого подковоносые более требовательны к постоянству температуры и влажности в убежище. У гладконосых летательные перепонки обычно складываются, что позволяет этим животным находиться в убежищах с переменным температурным режимом и влажностью.

Гладконосые летучие мыши, подобно другим млекопитающим с дорсо-вентрально сжатой грудной клеткой высокой подвижности активно используют квадрупедальную локомоцию, ловко передвигаются по деревьям и по земле. Они успешно освоили всевозможные убежища: дупла деревьев, щели под корой деревьев, пещеры и гроты, постройки человека, имеющие узкие проходы и щели, и более просторные помещения в виде чердаков, подвалов, мостовых перекрытий, гидротехнических сооружений (Кузякин, 1950;

Kunz, Brock, 1975; Курсков, 1981; Хабиллов, 1992; Рахматуллина, 2005 и др.). Всё это способствует широкому расселению гладконосых не только в природных экосистемах, но и в антропогенных зонах.

Морфологическое строение подковоносых свидетельствует об их неспособности к обитанию в убежищах, предполагающих тесный контакт тел животных с субстратом. Использованию подобных видов убежищ препятствует низкоамортизационная, округлая в сечении грудная клетка этих животных. Такое строение грудной клетки подковоносых не позволяет отдых с опорой на вентральную поверхность тела, в отличие от большинства наземных позвоночных. Подковоносые лишь подвешиваются когтями тазовых конечностей к субстрату. Большую часть жизни эти животные проводят в АНОП. Крайне редкое использование четвероногой локомоции по твёрдой поверхности имеет связь с морфологическими преобразованиями тазовых конечностей и их поясов. Практически единственной формой локомоции для подковоносых является полёт.

По нашему мнению, отдельные группы первично арбореальных форм рукокрылых могли освоить новые типы убежищ — пещеры. Эти убежища отвечают всем необходимым условиям (влажность, температура), а также имеют большие площади сводов, что позволяет использовать АНОП и образовывать большие колонии. Использование животными АНОП обеспечивает практически полное отсутствие пресса хищников и позволяет вести малоподвижный образ жизни. Вероятно, увеличение продолжительности нахождения в АНОП привело к дальнейшему ряду морфологических перестроек.

Акцентирование внимания на важности использования АНОП предковой

формой рукокрылых, вызвавшее впоследствии морфофизиологические перестройки ряда органов и систем, отнюдь не исключает признания того, что разнообразие рукокрылых проявилось также в разнообразии их локомоторного аппарата, что объясняется не только специализацией к разным типам полёта, но и специализацией к использованию квадрупедальной локомоции.

В результате представленного обзора можно сформулировать перечень задач, решение которых, по нашему мнению, позволит продвинуться на пути разработки адекватного представления о происхождении, эволюции и морфофизиологическом разнообразии рукокрылых:

— выполнить прямое экспериментальное исследование газообменной функции кожи летательной перепонки рукокрылых в полёте;

— провести подробное детальное поминутное хронометрирование и составить бюджет времени летучих мышей;

— исследовать содержание кислорода в амниотической жидкости рукокрылых, плаценте, покровных тканях эмбриона;

— исследовать содержание кислорода в различных отделах кровеносной системы рукокрылых;

— найти факторы, влияющие на инициацию экспрессии генов, отвечающих за сохранение мезенхимных клеток в межпальцевой области грудной конечности рукокрылых;

— провести точный расчёт баланса энергии, необходимой для реализации полёта и продуцируемой в организме.

Авторы посчитают свою цель достигнутой, если эта работа привлечёт внимание коллег к поднятым в ней вопросам с тем, чтобы выполнить соответствующие исследования и подтвердить или опровергнуть выдвинутые положения.

Благодарности

В заключение авторы считают своим долгом поблагодарить всех коллег, нашедших время для чтения рукописи и представивших свои замечания в процессе её подготовки к публикации.

Литература

- Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. 1974. Эволюция в природе. 2-е изд. Ленинград: Наука, Ленингр. отд. 512 с.
- Антипчук Ю.П., Гибрадзе Т.А. 1973. К сравнительной морфологии кровеносных сосудов лёгких. Тбилиси: Мецниереба. 194 с.
- Афонин Б.В., Гончарова Н.П. 2009. Секреторная активность желудка при моделировании увеличенного кровенаполнения венозной системы брюшной полости. — *Авиакосмическая и экологическая медицина*, 43 (4): 39–42.
- Бердонгаров К. 1956. Наблюдения над пульсацией сосудов у некоторых млекопитающих. — *Труды Алма-Атинского зооветеринарного института*, 9: 358–363.
- Бодяжина В.И. 1982. О структуре и функциях амниона и гладкого хориона. — *Акушерство и гинекология*, 9: 8–12.
- Бровар В.Я. 1940. К анализу соотношений между весом головы и длиной остистых отростков грудных позвонков — *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 14 (1): 54–75.
- Вартбаронов Р.А., Хоменко М.Н., Бухтияров И.В. и др. 2003. Методологические подходы к разработке гравитационной математической модели гемодинамических эффектов. — *Пилотируемые полёты в космос. Звёздный городок*. С. 206–288.
- Воробьёв В.Е. 2004. Изменение доставки и потребления кислорода у человека в условиях антиортоσταгической гипокинезии — *Авиакосмическая и экологическая медицина*, 38 (1): 48–52.
- Ганонг В.Ф. 2002. *Фізіологія людини: Підручник*. — Львів: Бак. 784 с.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа но

- вого эволюционного синтеза. — Журнал общей биологии, 62 (2): 99–109.
- Гуртовой Н.Н. 1966. Эколоморфологические различия в строении носовой полости у представителей насекомых, рукокрылых и грызунов. — Зоологический журнал, 45 (10): 1536–1551.
- Жарова Г.К. 1990. Морфофункциональные особенности пищеварительного тракта рукокрылых. — Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва: Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР. 24 с.
- Жукова Н.Ф. 1993. Функциональная морфология и эволюция пищеварительной системы рукокрылых. — Дисс. на соиск. уч. степени к.б.н. Киев: Институт зоологии им.И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 251 с.
- Жеденов В.Н. 1957. Закономерности долевого образования лёгких у млекопитающих в свете эволюционного развития. — Труды Одесского сельскохозяйственного института, 12: 37–55.
- Забусов Н.П. 1910. Исследование иннервации летательной перепонки летучих мышей. — Труды Общества естествоиспытателей при Казанском Университете, 43 (1): 3–67.
- Иванов К.П. 1961. О физиологических особенностях терморегуляции у летучих мышей. — Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 51 (4): 12–16.
- Иванов К.П. 2001. Биологические проблемы происхождения и развития некоторых основных физиологических функций (теория и приложения). — Журнал общей биологии, 62 (3): 195–216.
- Иванян А.К. 1956. Сезонная периодика кровотока у летучих мышей. — Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 2 (24): 339–346.
- Израилова Г.Р., Халилов Р.А., Адиева А.А. 2014. Современные подходы к исследованию гипотермии. — Фундаментальные исследования, 11 (5): 1046–1058.
- Калабухов Н.И. 1985. Спячка млекопитающих. Москва: Наука. 260 с.
- Карташев Н.Н. 1974. Система птиц. Москва: Высшая школа. 362 с.
- Ковалёва И.М. 1987. Особенности строения и функции грудной клетки рукокрылых. — Вестник зоологии, 4: 70–74.
- Ковальова І.М. 2007. Аналіз добової активності кажанів (Chiroptera) помірних широт. — Вісник Білоцерківського державного аграрного університету: Збірник наук. праць, 47: 180–183.
- Ковалёва И.М. 2008. Строение и функции кожи летательных перепонок рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera). — Вестник зоологии, 42 (6): 525–534.
- Ковальова І.М. 2010. Адаптаційні перебудови повітропровідних органів кажанів (Chiroptera). — Вісник морфології, 16 (4): 754–756.
- Ковалёва И.М. 2012а. Морфогенез кожи летательных перепонок рукокрылых (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae). — Вісник морфології, 18 (1): 13–15.
- Ковальова І.М. 2012b. Морфологічні особливості будови діафрагми кажанів (Chiroptera; Vespertilionidae, Rhinolophidae). — Доповіді НАНУ, 8: 131–135.
- Ковальова І.М., Тараборкін Л.А. 2012c. Морфометричний аналіз будови діафрагми кажанів (Chiroptera). — Вісник НУБіП, 172 (1): 64–69.
- Ковалёва И.М. 2013а. Интегративный подход к проблеме происхождения рукокрылых (Chiroptera). — Научный диалог, 3 (15): 57–74.
- Ковалёва И.М. 2013б. Морфофункциональные особенности летательной перепонки рукокрылых (Chiroptera) в связи с эволюцией отряда. — Акимов И.А. (ред.). Вестник зоологии. Монографические Серии, 27. Киев: Институт зоологии НАН Украины. 88 с.
- Ковалёва И.М. 2014. Ключевые морфофункциональные преобразования в эволюции рукокрылых (MAMMALIA, CHIROPTERA). — Онтогенез, 45 (6): 392–405.
- Ковальова І.М., Закревська І.П. 2011. Порівняльно-морфологічна характеристика магістральних судин кажанів — Науковий Вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України, 167 (2): 109–114.

- Ковалёва И.М., Тараборкин Л.А. 2007. Вклад кожи летательных перепонки в общий газообмен у рукокрылых — Доповіді НАН України, 9: 140–145.
- Ковальова І.М., Кликов В.І., Тараборкін Л.А. 2010. Вивчення зовнішнього дихання кажанів (Chiroptera) методом фізичного моделювання — Науковий Вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України, 151 (3): 77–84.
- Ковтун М.Ф. 1984. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 304 с.
- Ковтун М.Ф., Лихотоп Р.И. 1994. Эмбриональное развитие черепа и вопросы эволюции рукокрылых. Киев: Наукова думка. 304 с.
- Котов А.Н., Миняев В.И., Миняева А.В. и др. 2002. Зависимость соотношений торакальных и абдоминальных составляющих параметров дыхания от положения тела относительно вектора гравитации. — Авиакосмическая и экологическая медицина, 36 (1): 16–20.
- Краснов И.Б., Гулевская Т.С., Моргунов В.А. 2005. Морфология сосудов и сосудистого сплетения мозга крыс после 93-суточного моделирования эффектов невесомости. — Авиакосмическая и экологическая медицина, 39 (1): 23–36.
- Крускоп С.В. 2010. Сообщества рукокрылых лесов Южного Вьетнама. — *Plecotus et al.*, 13: 75–79.
- Кузякин А.П. 1950. Летучие мыши. Москва: Советская наука. 443 с.
- Курсков А.Н. 1981. Рукокрылые Белоруссии. Минск: Наука и техника. 133 с.
- Мажуга П.М., Житников А.Я., Ницевич Т.П. 1993. Развитие скелета конечностей у наземных позвоночных. Киев: Наукова думка. 184 с.
- Мамаев Б.М. 1975. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых. — Энтомологическое обозрение, 54 (3): 499–506.
- Масенов Т.М. 1968. Биодинамика лёгких млекопитающих. Алма-Ата: Наука. 271 с.
- Морозов П.Н. 1980. Колония рукокрылых в предгорьях Алайского хребта. — Соколов В.Е. (ред.). Рукокрылые (Chiroptera). Москва: Наука. С. 182–184.
- Мосяш С.С. 1985. Летаящие ночью. Научно-популярный очерк о рукокрылых. Москва: Знание. 160 с.
- Мухамедгалиев Ф.М. 1949. Биоморфология дыхательной системы млекопитающих. — Труды Алма-Атинского ветеринарного зоотехнического института, 6: 87–119.
- Осадчий Л.И. 1986. Постуральные реакции. — Ткаченко Б.И. (ред.). Физиология кровообращения: Регуляция кровообращения. Ленинград: Наука. С. 317–334.
- Павлинов И.Я. 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики. — Павлинов И.Я., Калякин М.В. (ред.). Зоологические исследования (Сборник трудов Зоодлгического музея МГУ, 49). С. 343–388.
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2010. Уникальная роль зубчатого мускула в локомоции рукокрылых. — *Plecotus et al.*, 13: 75–79.
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2012. Полёт млекопитающих: от наземных конечностей к крыльям. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 314 с.
- Петрунь Н.М. 1960. Газообмен через кожу и его значение для организма человека. Москва: Медгиз. 150 с.
- Проссер Л., Браун Ф. 1967. Сравнительная физиология животных, Т. 1. Москва: Мир. 766 с.
- Пэттен Б.М. Эмбриология человека. Москва: Медгиз, 1959. 768 с.
- Рахматуллина И.К. 2005. Рукокрылые Азербайджана (Фауна, Экология, Зоогеография). Баку: Институт зоологии НАН Азербайджана. 480 с.
- Реймов Р., Дычук А.Г., Утемисов О. 1988. Экология нетопыря-карлика и позднего кажана в Южном Приаралье. — Топачевский В.А. (ред.). Рукокрылые (морфология, экология, экология, паразиты, охрана). Киев: Наукова думка. С. 102–105.
- Родионов В.А. 1980. Сравнительно-гистохимическое изучение летательных мышц Chiroptera. — Соколов В.Е. (ред.). Рукокрылые (Chiroptera). Москва: Наука. С. 26–32.
- Родионов В.А. 1989. Содержание мышечных волокон разных типов в летательных мы-

- шцах рукокрылых (Chiroptera). — Доклады АН СССР, 309 (4): 1019–1023.
- Савельева Г.М., Фёдорова М.В., Быкова Г.Ф. 1984. Роль околоплодных вод в параплацентарном снабжении плода кислородом. — Акушерство и гинекология, 1: 10–12.
- Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Собрание сочинений, Т. 5. Москва—Ленинград: Изд-во АН СССР. 536 с.
- Слоним А.Д. 1952. Животная теплота и её регуляция в организме млекопитающих. Москва—Ленинград: Изд-во АН СССР. 327 с.
- Смит А.Г. 1975. Основы гравитационной биологии. — Газенко О.Г., Кальвин М. (ред.). Основы космической биологии и медицины. Совместное советско-американское издание в 3-х томах. Т. 2 (1). Экологические и физиологические основы космической биологии и медицины. Москва: Наука. С. 141–176.
- Соколов В.Е. 1973. Кожный покров млекопитающих. Москва: Наука. 488 с.
- Стрелков П.П., Сосновцева В.П., Бабаев Х.Б. 1978. Летучие мыши (Chiroptera) Туркмении. — Труды ЗИН АН СССР, 79: 3–71.
- Фадюкова О.Е., Тарасова О.С., Виноградова О.Л. 2005. Влияние двухнедельного вывешивания на реактивность артерий мозга крысы. — Авиакосмическая и экологическая медицина, 39 (6): 23–27.
- Хабилон Т.К. 1992. Фауна Республики Таджикистан. Т. 20 (8). Душанбе: Дониш. 352 с.
- Шимкус Т.С. 2006. Морфофункциональные особенности легких после воздействия гравитационных перегрузок (обзор). — Таврический медико-биологический вестник, 9 (3): 195–198.
- Шишкин Г.С., Соболева А.Д., Валицкая Р.И. 1975. Развитие лёгких в эмбриональном и постнатальном периодах жизни. — Лёгкое в норме. Новосибирск: Наука. С. 151–173.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма. — Онтогенез, 37 (3): 179–198.
- Шмидт-Нильсен К. 1976. Как работает организм животного. Москва: Мир. 140 с.
- Шмидт-Нильсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? Москва: Мир. 259 с.
- Эккерт Р., Рэнделл Д., Огастин Дж. 1992. Физиология животных: Механизмы и адаптация. Москва: Мир. 343 с.
- Яценко В.П., Масицкая О.А. 2003. Влияние измененной гравитации на развитие бронхиального дерева плодов белых крыс. — Таврический медико-биологический вестник, 6 (6): 168–169.
- Adams R.A. 1992. Stages of development and sequence of bone formation in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. — Journal of Mammalogy, 73 (1): 160–167.
- Adams R.A. 2008. Morphogenesis in Bat Wings: Linking Development, Evolution and Ecology. — Cells, Tissues, Organs, 187 (1): 13–23.
- Alexander R.McN. 1990. Elastic mechanisms in the locomotion of vertebrates. — Netherland Journal of Zoology, 40 (1–2): 93–105.
- Altemeier W.A., McKinney S., Krueger V. et al. 2004. Effect of posture on regional gas exchange in pigs. — Journal of Applied Physiology, 97 (6): 2104–2111.
- Bartholomew G.A., Leitner P., Nelsen J.E. 1964. Body temperature, oxygen consumption, and heart rate in three species of Australian flying foxes. — Physiological Zoology, 37 (2): 179–198.
- Bontadina F., Schofield H., Naef-Daenzer B. 2002. Radio-tracking reveals that lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*) forage in wood-land. — Journal of Zoology, 258 (3): 281–290.
- Canals M., Novoa F.F., Rosenmann M. 2004. A simple geometrical pattern for the branching distribution of the bronchial tree, useful to estimate optimality departures. — Acta Biotheoretica 52 (1): 1–16.
- Carpenter R. 1985. Flight physiology of flying foxes *Pteropus poliocephalus*. — Journal of Experimental Biology, 114 (1): 619–647.
- Chen E.Y., Fujinaga M., Giaccia A.J. 1999. Hypoxic microenvironment within an embryo induces apoptosis and is essential for proper morphological development. — Teratology, 60 (4): 215–225.

- Chen Ch.-H., Cretokos Ch.J., Rasweiler IV J.J. et al. 2005. Hoxd13 expression in the developing limbs of the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. — *Evolution & Development*, 7 (2): 130–141.
- Chuong C.H.M., Homberger D.G. 2003. Development and Evolution of the Amniote Integument: Current Landscape and Future Horizon. — *Journal of Experimental Zoology*, 298B: 1–11.
- Degn H.J. 1989. Summer activity of bats at a large hibernaculum. — 4th European Bat Research Symposium, Proceedings. Praha: Charles University Press. S. 524–525.
- Fenton M.B., Rautenbach I.L. 1986. A comparison of the roosting and foraging behaviour of three species of African insectivorous bats (Rhinolophidae, Vespertilionidae, and Molossidae). — *Canadian Journal of Zoology*, 64 (12): 2860–2867.
- Fischer H., Borsig H., Eden E. 1962. Studien über den Bau des Bindegewebsgerüsts der Trachea bei verschiedenen Säugetieren. — *Gegenbaur Morphologischer Jahrbucher*, 102: 227–256.
- Gaisler J., Kowalski K. 1986. Results of the netting of bats in Algeria (*Mammalia: Chiroptera*). — *Vestník Česko-Slovenské Zoology*, 50 (3): 161–173.
- Gehr P., Mwangi D.K., Ammann A. et al. 1981. Design of the mammalian respiratory system. V. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: wild and domestic mammals. — *Respiratory Physiology*, 44 (1): 61–86.
- Griffiths T.A. 1994. Phylogenetic systematics of slit-faced bats (Chiroptera, Nycteridae), based on hyoid and other morphology. — *American Museum Novitates*, 3090: 1–17.
- Gupta B.B. 1967. The histology and musculature of plagiopatagium in bats. — *Mammalia*, 31 (2): 313–320.
- Harrison J.F., Roberts S.P. 2000. Flight respiration and Energetics. — *Annual Review of Physiology*, 62: 179–205.
- Herreid C.II, Schmidt-Nielsen K. 1966. Oxygen consumption, temperature, and water loss in bats from different environments — *American Journal of Physiology*, 211 (5): 1108–1112.
- Holzhaider J., Kriner E., Bernd-Ulrich R. et al. 2002. Radiotracking a lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) in Bavaria: An experiment to locate roosts and foraging sites. — *Myotis*, 40: 47–54.
- Horsfield K. 1990. Diameters, generations, and orders of branches in the bronchial tree. — *Journal of Applied Physiology*, 68 (2): 457–461.
- Hurle J.M., Colvee E. 1982. Surface changes in the embryonic interdigital epithelium during the formation of the free digits: a comparative study in the chick and duck foot. — *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 69 (1): 251–263.
- Hurle J.M., Fernandez-Teran M.A. 1984. Fine structure of the interdigital membranes during the morphogenesis of the digits of the webbed foot of the duck embryo. — *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 79 (1): 201–210.
- Jarecki J., Johnson E., Krasnow M.A. 1999. Oxygen regulation of airway branching in *Drosophila* as mediated by branchless FGF. — *Cell*, 99 (2): 211–220.
- Jepsen G.L. 1970. Bat Origin and Evolution. — Wimsatt W.A. (ed.). *Biology of Bats*. (1). New York, London: Academic Press. 64 p.
- Kluger M.J., Heath J.E. 1970. Vasomotion in the bat wing: A thermoregulatory response to internal heating. — *Comparative Biochemistry and Physiology*, 32 (2): 219–226.
- Korad V.S., Joshi P.V. 1998. Studies on naso-laryngeal region in Schneider's leaf-nosed bat, *Hipposideros speoris* (Schneider, 1800). Part 1: Anatomy. — *Journal of Animal Morphology and Physiology*, 45 (1–2): 44–55.
- Kovalyova I.M. 1994. Why bats can fly. — *Journal of Morphology*, 220 (3): 363.
- Kovalyova I.M. 1994–1995. Bats evolution in the light of adaptational transformations of the respiratory system. — *Myotis*, 32 (32–33): 9–19.
- Kovalyova I.M. 1998a. Features of the prenatal development of lungs in horseshoe bats (Rhinolophidae). — *Vespertilio*, 3: 45–50.
- Kovalyova I.M. 1989b. Comparative morphological investigation of ventral muscles in Chiroptera. — Gaisler I. (ed.). *Proceedings*,

- 4th European Bat Research Symposium. Praha: Charles University Press. P. 19–24.
- Kovalyova I.M. 2002. Prenatal development of lungs in some bats species. — Вестник зоологии, 36 (1): 85–90.
- Kovalyova I.M. 2014. Key morphofunctional transformations in the evolution of chiropterans (Mammalia, Chiroptera). — Russian Journal of Developmental Biology, 45 (6): 324–336.
- Kovalyova I.M. 2015. Comparative aspects of the morphogenesis and morphology of the wing membranes of bats (Chiroptera) and flying lemurs (Dermoptera). — Vestnik zoologii, 49 (4): 361–368.
- Kovalyova I.M., Taraborkin L.A. 1998. Comparative morphology and functional analysis of sternum and *mm. pectorales* in Bats. — Myotis, 36: 121–131.
- Kovalyova I.M., Taraborkin L.A. 2001. The Empirical estimation of adaptative transformations in the Bats' thorax using the cluster analysis methods. — Woloszyn B.W. (ed.). Proceedings of VIIIth European Bat Research Symposium (EBRS). 2: 59–80.
- Kreith K. 1955. Funktionsanatomische Untersuchungen der Bauchmuskulatur und der Hinterextremitäten der Chiroptera in Vergleich zu den quadrupeden Säugetieren im allgemeinen und zu den Insektivora im besonderen. Wien. 148 p.
- Kunz T.H., Brock C.E. 1975. A comparison of mist nets and ultrasonic detectors for monitoring flight activity of bats. — Journal of Mammalogy, 56 (4): 907–911.
- Lancaster W.C., Henson O.W. 1995. Morphology of the abdominal wall in the bat, *Pteronotus parnellii* (Microchiroptera: Mormopidae): Implications for biosonar vocalization. — Journal of Morphology, 223 (1): 99–107.
- Lee Y.-F., McCracken G.F. 2002. Foraging activity and food resource use of Brazilian free-tailed bats *Tadarida brasiliensis* (Molossidae). — Ecoscience, 9 (3): 306–313.
- Maina J.N. 2006. Development, structure, and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds: to go where no other vertebrate has gone. — Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society, 81 (4): 545–579.
- Maina J.N., King A., King D. 1982. A morphometric analysis of the lung of a species of bat. — Respiratory Physiology, 50 (1): 1–11.
- Maina J.N., West J.B. 2005. Thin and strong! The bioengineering dilemma in the structural and functional design of the blood-gas barrier. — Physiology Review, 85 (3): 811–844.
- Makanya F.N., Mortola J.P. 2007. The structural design of the bat wing web and its possible role in gas exchange. — Journal of Anatomy, 211 (6): 687–697.
- Mauroy B., Filoche M., Weibel E.R. et al. 2004. An optimal bronchial tree may be dangerous. — Nature, 427: 633–636.
- McAney C.M., Fairley J.S. 1988. Habitat preference and overnight and seasonal variation in the foraging activity of lesser horseshoe bats. — Acta theriologica, 33 (26–43): 393–402.
- Norberg U.M. 1970. Functional osteology and myology of the wing of *Plecotus auritus* Linnaeus (Chiroptera). — Arkhiv Zoology, 22 (5): 483–543.
- Norberg U.M. 1972. Functional osteology and myology of the wing of the dog-faced bat *Rousettus aegyptiacus* (E. Geoffroy) (Mammalia, Chiroptera). — Zeitschrift für Morphologische Tiere, 7 (1): 1–44.
- Norberg U.M., Rayner J.M.V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. — Philosophical Transactions of the Royal Society of London, ser. B, 316 (1179): 335–427.
- Pedersen S.C. 1993. Cephalometric correlates of echolocation in the Chiroptera. — Journal of Morphology, 218 (1): 85–98.
- Rasnitsyn A.P. 2015. Epigenetic theory of evolution in brief. — Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation, 4 (2): 5–8.
- Rauch J.C., Beatty D.D. 1975. Comparison of regional blood distribution in *Eptesicus fuscus* (big brown bat) during torpor (summer), hibernation (winter), and arousal. — Canadian Journal of Zoology, 53 (2): 207–214.
- Rayner J.M.V. 1986. Vertebrate flapping flight mechanics and aerodynamic, and the evolution of flight in bats. — W. Nachtigall (ed.).

- Bat flight — Fledermausflug. Biona Report 5. Stuttgart: Fisher. P. 13–26.
- Sakulsak N. 2004. Arteriolar branching patterns in the brain of the fruit bats (*Pteropus lylei*). — Naresuan University Journal, 12 (1): 1–7.
- Sears K.E. 2008. Molecular Determinants of Bat Wing Development. — Cells Tissues Organs, 187 (1): 6–12.
- Speakman J.R. 2001. The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark. — Mammalian Review, 31 (2): 111–130.
- Spooner B.S., Hardman P., Paulsen A. 1994. Gravity in mammalian organ development: differentiation of cultured lung and pancreas rudiments during spaceflight. — Journal of Experimental Zoology, 269 (3): 212–222.
- Stebbing R.E. 1988. The conservation of European bats. With the assistance of the IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. London: Christopher Helm, 246 p.
- Sullivan S.G., Szewczak J.M. 1998. Apneic oxygen uptake in the torpid pocket mouse *Perognathus parvus*. — Physiological and Biochemical Zoology, 71 (6): 624–632.
- Suthers R.A., Thomas S.P., Suthers B.J. 1972. Respiration, wing-beat and ultrasound emission in Bats. — Journal of Experimental Biology, 56 (1): 37–48.
- Szewczak J.M. 1997. Matching gas exchange in the bat from flight to torpor. — Comparative aspects of the control of arterial blood gases: ventilatory and cardio-vascular perspectives. — American Zoologist, 37 (1): 92–100.
- Tabuse R., Antunes M., Sige B. 2009. A new primitive bat from the earliest Eocene of Europe. — Journal of Vertebrate Paleontology, 29 (2): 627–630.
- Thomas S.P. 1975. Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteronotus gouldii*. — Journal of Experimental Biology, 63 (1): 273–293.
- Thomas D.W., Cloutier D., Gagne D. 1990. Rhythmic breathing little brown bats (*Myotis lucifugus*). — Journal of Experimental Biology, 149 (1): 395–406.
- Tucker V.A. 1970. Energetic cost of locomotion in animals. — Comparative Biochemical Physiology, 34 (2): 841–846.
- Vaughan T.A. 1959. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. — Lawrence: University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 12 (1): 1–153.
- Vaughan T.A. 1970a. Adaptations for flight in bats. — Slaughter B.H., Walton D.W. (eds.). About bats. Dallas: Southern Methodist University Press. P. 127–143.
- Vaughan T.A. 1970b. The skeletal system. — Wimsatt W.A. (ed.). Biology of Bats (1). New York: Academic Press. P. 98–138.
- Vaughan T.A. 1970c. The muscular system. — Wimsatt W.A. (ed.). Biology of Bats (1). New York: Academic Press. P. 140–194.
- Wang Z., Dai M., Wang Y. et al. 2014. Unique expression patterns of multiple key genes associated with the evolution of mammalian flight. — Proceedings of the Royal Society, ser. B, 281: 20133133.
- Wiedeman M.P. 1963. Dimensions of blood vessels from distributing artery to collecting vein. — Circulation Research, 12 (4): 375–378.
- Weatherbee S.D., Behringer R.R., Rasweiler J.J. et al. 2006. Interdigital webbing retention in bat wings illustrates genetic changes underlying amniote limb diversification. — Proceedings National Academic Science of U.S.A., 103 (41): 15103–15107.
- West J.B., Watson R.R., Fu Z. 2007. The human lung: did evolution get it wrong? — European Respiratory Journal, 29 (1): 11–17.
- Winter Y., von Helversen O. 1998. The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? — Journal of Comparative Physiology, ser. B: Biochemistry, Systematic, Environment Physics, 168 (2): 105–111.

AVIAN FLIGHT AND STABILITY

Walter J. Bock

Department of Biological Sciences, Columbia University; wb4@columbia.edu

The discovery of the fossil genus *Microraptor* in China with elongated flight feathers attached to its hind legs led to considerable analysis of its flying ability and much speculation on for adaptive significance of this tetrapteryx pattern (W. Beebe). The pelvic wings definitely provided additional lift in these early birds, but their essential function and adaptiveness appears to be placing the center of lift posterior to the center of mass in these first flying birds for proper longitudinal stability. Once large pectoral flight muscles evolved in connection with flapping flight, the pelvic wings and the elongated tail were no longer needed for longitudinal stability with the results that the pelvic wings disappeared and the *Archaeopteryx*-like tail could be shortened with all of the tail feathers attaching to the plate-like pygostyle. Hence strong support is provided for Beebe's tetrapteryx hypothesis as well as for the theory that the origin of avian flight was from the trees down, not from the ground up.

ПОЛЁТ И СТАБИЛЬНОСТЬ У ПТИЦ

Уолтер Дж. Бок

Открытие в Китае ископаемого рода *Microraptor* с удлинёнными маховыми перьями на задних конечностях побудило к детальному исследованию способности к полёту и масштабным рассуждениям о тетраптерности (У. Бибе). У этих ранних птиц задние крылья несомненно добавляли подъёмную силу, однако их основная функция и приспособительное значение состояли в размещении центра подъёмной силы в центре масс тела птицы для обеспечения нужной продольной устойчивости. При появлении увеличенных грудных мышц в связи с развитием машущего полёта задние крылья и удлинённый хвост оказались ненужными, в результате хвост *Archaeopteryx*-типа смог укоротиться, а его перья прикрепиться к небольшому пигостилю. Эта схема служит важным подтверждением третраптерной гипотезы Биба, а также гипотезы происхождения полёта птиц «сверху вниз» (с деревьев на землю), а не «снизу вверх» (с земли на дерево).

Discovery of the Mesozoic fossil bird, *Microraptor* (Zu et al., 2000, 2003; Wikipedia, 2015a) provided the first clear indication that early birds possessed flight feathers on the hind limb. Subsequent work suggested most strongly that *Archaeopteryx* also possessed such flight feathers which may have been unknowingly removed during the early preparation of these specimens. Almost a century earlier (Beebe, 1915) based on observations of the development of feathers on the hind limb of pigeons and interpretation of full-sized photographs of the Berlin specimen of *Archaeopteryx* concluded that this earliest-known fossil bird possessed flight feathers on the hind limbs. He concluded that birds has an initial tetrapteryx stage in their evolution. To my knowledge, Beebe did not pursue this idea further and while his paper was known to many workers, no further thought was given to the possibility of a four-winged condition in early avian evolution until 2000 and the discovery of *Microraptor*. Subsequent observations strongly suggest that *Archaeopteryx* possessed flight feathers on its hind limbs (Feduccia, 2012, p. 68). Several additional, excellent specimens of *Microraptor* were discovered and a few other early avian taxa, such as *Anchiornis* as well as *Pedopenna* and an unnamed basal enantiornithine, have been described (Feduccia, 2012).

1. Why four wings

As soon as the four winged structure in *Microraptor* was described, a number of ornithologists, paleontologists and morphologists inquired into the functional and adaptational explanations for this newly realized flight structure in these early birds. In his early paper, Beebe made no attempt to provide these explanations which was not surprising because powered airplanes were in their infancy and knowledge of aerodynamic

engineering has scarcely trickled down to biologists interested in avian flight.

Attention to the functional properties of the four wings as present in *Microraptor* was almost completely limited to the added lift provided by the hind limb wings in comparison to the early biplanes as were common up into the 1930's. Several groups constructed models of the four-winged *Microraptor* and tested them in wind tunnels (Alexander et al., 2010; Feduccia, 2012). A difficult problem was the orientation of the hind limbs relative to the body and of the several segments of the limb relative to each other. These problems resulted from an incomplete knowledge of the articular surfaces and the absence of any knowledge of the articular ligaments of the hip joint and of the several segments of the hind limb. The articular ligaments have the major role in determining the type and range of movement of skeletal elements at their articulations. The model constructed by Alexander et al. (2010) performed well (see also Rubin, 2010; Feduccia, 2012) and demonstrated that the elongated feathers on the hind limb could provide lift. The Alexander's model and one constructed by a group at the American Museum of Natural History were featured in a Nova television program in the United States (Feduccia, 2012; I have not watched this Nova program). And several other groups discussed the ability of *Microraptor* to use the hind limb wing to move through the air (Chatterjee, Templin, 2007; see also Feduccia, 2012). Two important factors that was not mentioned about these models were the distribution of mass in these models and whether this distribution was reasonably related to the presumed distribution of mass of *Microraptor*.

The conclusion of the tests of the flying ability of the model, especially that of the Kansas group (Alexander et al., 2010), was that it flew well. Its performance in the wind

tunnel tests was superior to its rival and the MIT aerodynamic engineers were enthusiastic about it, saying that it “climbed steadily and more predictably than anything they had seen so far” (Feduccia, 2012, p. 183).

These tests, as well as the conclusions reached by other workers on the function of the four wings of *Microraptor*, demonstrated that this configuration of wings resembling that of an avian biplane worked perfectly well in producing lift. To my knowledge, no comparisons were made between the four-winged model and a similar two-winged model lacking only the ventro-posterior set of wings on the hind limbs.

Moreover none of these analyses and discussions of the functional properties of the four-winged configuration seen in *Microraptor* and presumably present in *Archaeopteryx* and other early birds such as *Archornis*, *Cryptovolans*, and possibly *Sinornithosaurus* (Feduccia, 2012). No ideas were presented as to the functional and adaptive significances of the second wing in these early birds and why the second wing disappeared quickly in the further evolution of birds? Is there any foundation to the strong suggestion by Beebe (1915) that a tetrapteryx stage existed and even had to exist in the evolution of flight in the earliest steps in avian evolution of birds?

Before turning to what seems to be the solution to these two questions, mention should be made to the tail of these early birds as well documented by the tail processed by *Archaeopteryx* and known ever since this basal bird was described in the early years of the 1860s. As is well known to anyone concerned with the origin of birds, the tail of *Archaeopteryx* consists of a long series of caudal vertebrae with a pair of stiff feathers attached to the lateral side of each vertebrae. This is strikingly different from the tail of later birds in which the caudal vertebrae are fused into a plate-like pygostyle to which all of the tail

feathers (remiges) attach. Most studies of the tail in avian flight have concentrated on other functions, such as steering, directing the flow of air after it passes the wing, and etc. but this does have a role in providing some lift, especially at very low speeds (Pennycuik, 1975, 2008), although not in all birds. The lift provided by the avian tail was measured experimentally in *Sturnus vulgaris* (Maybury et al., 2001). In *Archaeopteryx* and other basal birds, the tail seems to function mainly, or entirely, to provide additional lift during flight; it appears poorly suited to assist steering during flight.

2. Stability

Solutions exist to the two questions posed above and indeed well before the flight feathers were discovered on the hind legs of *Microraptor* and other very early birds. This solution is based on the concept of stability as applied to flying objects such as airplanes and animals. Stability, or stable equilibrium, is a property of objects in which the object will return to its original position after being acted upon by an external force. Objects on a flat, horizontal plane are stable until their center of gravity moves outside of its base (Wikipedia, 2015b). Stability increases if the base of the object becomes broader or if the center of gravity is closer to its base. Unstable objects will continue to move further from their original position if acted on by an external force. A come standing on its base if stable, but is unstable if standing on its pointed tip.

Stability also applies to flying objects of which the important type for this analysis is longitudinal stability (Wikipedia, 2009, 2015b) which is stability around the longitudinal axis of the airplane. Longitudinal stability depends on the position of the center of mass relative to the center of lift. If the center of mass lies behind the center of lift,

the flying object is unstable; if the center of mass is too far in front of the center of lift, the flying object is too nose heavy. Hence the position of these two centers has to be located carefully to insure the proper degree of longitudinal stability. Various treatments of avian flight mention stability of the bird in flight but do not specify how the avian construction results or does not result in longitudinal stability.

Peters and Gutmann (1985, fig. 4, p. 238) clearly emphasize that for stable flight, especially in the initial gliding stage in the evolution of avian flight, a large feathered tail was needed to provide lift in addition to that provided by the wings. They excluded consideration of lifting planes formed flight feathers on the hind limbs because their analysis was well before the discovery of *Microraptor*. They pointed out that in these earliest, gliding birds, the largest mass of muscles were concentrated in the hind limbs (see also Bock, 2013) which would result in the center of gravity (= center of mass) being located posterior to the center of lift if the only lift was generated by the airfoils of the forelimb (= avian wings).

Archaeopteryx, and almost certainly *Microraptor* and other early birds, had well developed wings but small pectoral flight muscles. They were gliders, climbing up trees and gliding to other trees and back to the ground. Their pelvic limb musculature was well developed. Consequently their center of mass was much further posterior than in later birds which possessed large flight muscles in their pectoral region. The result of being gliding fliers with their center of mass located further posterior in their body meant that these earliest birds were longitudinally stable. The hind limb wings added to the lift generated by the tail and positioned the center of lift posterior to the center of mass and restored the longitudinal stability in

these animals which was essential for successful gliding.

With the development of active flapping flight made possible by the great increase in the size of the pectoral muscles, the center of mass of birds shifted forward and lay anterior to the center of lift of the wings. The lift of the hind limb wings was not needed nor was the lift of the *Archaeopteryx*-like tail. Hence two further changes could occur in avian evolution. The hind limb wings could be lost as these secondary wings were awkward and interfered with the use of the hind limbs for terrestrial locomotion. The elongated *Archaeopteryx*-like tail could evolve into the typical avian tail with the decrease in the number of caudal vertebrae and the subsequent fusion of these vertebrae into the plate-like pygostyle to which all of the tail feathers attached. This allowed the evolution of a tail that was suitable for the different functions and biological roles possessed by the tail in modern birds but would not have been possible in the elongated *Archaeopteryx*-like tail such as greater steering, additional control of the air flow from the wings, etc. (Pennyquick, 1975, 2008; Norberg, 1990; Maybury et al., 2001).

Most interesting is that Beebe (1915) proved to be completely correct in his prophecy that a tetrapteryx stage existed in the early evolution of birds.

3. Evolutionary steps in avian flight

After his detailed redescription of the London specimen of *Archaeopteryx* (De Beer, 1954a), De Beer formulated the important concept of mosaic evolution (de Beer, 1954b) in which he argued that evolutionary changes occur in a series of steps that must be understood in the sequence in which they took place. The evolution of avian flight certainly illustrates the pattern of mosaic evolution as follows:

1) Evolution of feathers, orientation in a three dimensional world for a partial life within trees.

2) Flattened and spread-out body to provide a maximum surface area for parachuting from trees.

3) Development of greater surface area with longer feathers on both limbs and on the elongated tail for better parachuting and then gliding a greater distance when descending from trees.

4) Aerodynamic surfaces of the hind limbs (Beebe's tetrapteryx stage; *Archaeopteryx* stage) and tail to place the center of lift posterior to the center of mass for longitudinal stability and better flying abilities, both gliding and later active flapping flight.

5) Development of larger pectoral muscles and a stronger pectoral girdle for flapping flight (post-*Archaeopteryx* stage) placing the center of mass anterior to the center of lift provided by the pectoral wings.

6) Loss of the pelvic wings, no longer needed, and shorting the caudal vertebrae which fused into the pygostyle for the attachment of all tail feathers.

This pattern of evolutionary changes in the origin and perfection of avian flight is consistent with the fossil record and the theory that birds flew from the trees down and not from the ground up.

References

- Alexander D.E. 2002. Nature's flyers. Birds, insects and the biomechanics of flight. Baltimore & London: The Johns Hopkins University Press. 384 p.
- Alexander D.E., E. Gong L.D. Martin D.A. et al. 2010. Model tests of gliding with different hindwing configurations in the four-winged dromaeosaurid *Microraptor gui*. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107 (7): 2972–2976.
- Beebe C.W. 1915. A tetrapteryx stage in the ancestry of birds. — Zoologica, 2 (2): 39–52.
- Bock W.J. 2013. The furcula and the evolution of avian flight. — Paleontological Journal, 47 (11): 1236–1244.
- Bock W.J. 2015. Review of: Riddle of the Feathered Dragons, by Alan Feduccia. — The Wilson Journal of Ornithology, 127. In Press.
- Bock W.J., Bühler P. 1995. Origin of birds: Feathers, flight and homiothermy. — Archaeopteryx, 13: 5–13.
- Chatterjee S., Templin R.J. 2007. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui*. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104 (5): 1576–1580.
- de Beer G.R. 1954a. *Archaeopteryx lithographica*. A study based on the British Museum specimen. London: British Museum (Natural History). 68 p.
- de Beer G.R. 1954b. *Archaeopteryx* and evolution. — The Advancement of Science. D. Zoology, 11: 160–170.
- Feduccia A. 2012. Riddle of the feathered dragons. Hidden birds of China. New Haven: Yale University Press. 368 p.
- Maybury W.J., Rayner J.M.V., Couldrick L.B. 2001. Lift generation by the avian tail. — Proceedings of the Royal Society, London, ser. B, 268: 1443–1448.
- Maynard Smith, J. 1952. The importance of the nervous system in the evolution of animal flight. — Evolution, 6 (1): 127–129.
- Norberg U.M. 1990. Vertebrate flight: Mechanics, physiology, morphology, ecology, and evolution. Berlin: Springer Verlag. 291 p.
- Pennycuik, C. J., 1975. Mechanics of flight. — Farner D.S., King J.R. (eds). Avian biology, Vol. V. New York: Academic Press. P. 1–75.
- Pennycuik C.J. (ed.). 2008. Modelling the flying bird. Theoretical Ecology Series, Vol. 5. Burlington: Academic Press. 480 p.
- Peters S.D., Gutmann W. 1985. Constructional and functional preconditions for the transition to powered flight in vertebrates. — Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (eds). The beginnings of birds. Proceedings of the International Archae-

- opteryx Conference. Eichstätt: Jura Museum. P. 233–242.
- Rayner J.M.V. 2001. On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. — Gauthier J., Gall L.F. (eds). New perspectives on the origin and early evolution of birds. New Haven: Peabody Museum Natural History. P. 363–385.
- Rubin J. 2010. Paleobiology, arcade games, and the origins of avian flight. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107 (7): 2733–2734.
- Wikipedia. 2009. Longitudinal static stability. — https://en.wikipedia.org/wiki/Longitudinal_static_stability.
- Wikipedia. 2015a. *Microraptor*. — <https://en.wikipedia.org/wiki/Microraptor#References>.
- Wikipedia, 2015b. Flight dynamics. — https://en.wikipedia.org/wiki/Flight_dynamics.
- Xu X., Zhou Z., Wang X. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. — Nature, 408: 705–708.
- Xu X., Zhou Z., Wang X. et al. 2003. Four-winged dinosaurs from China. — Nature, 421: 335–400.

**РАЗНООБРАЗИЕ ПНЕВМАТИЗАЦИИ МАСТОИДА
У ПЕСЧАНОК РОДОВ *TATERILLUS* И *GERBILLISCUS*
(RODENTIA, GERBILLIDAE):
МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ**

Е.Г. Потапова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН;
lena-potapova@yandex.ru*

Проанализировано строение мастоида у песчанок с начальной стадией его пневматизации (в родах *Gerbilliscus* и *Taterillus*). Эмпирически подтверждена гипотеза, согласно которой развитие дополнительных полостей в мастоиде осуществляется путем проникновения в него барабанной полости. Обосновано, что критерием идентификации камер может служить положение отверстия, через которое камера сообщается с барабанной полостью. Перегородки считаются гомологичными, если они разделяют одинаковые направления пневматизации.

Показано, что для многих видов рода *Gerbilliscus* можно считать типичным проникновение барабанной полости в мастоид не только спереди из эптитимпанального кармана (как считалось ранее), но и снизу позади слухового прохода. Причём в пределах рода намечены все пути превматизации мастоида, описанные для песчанок в целом. Полученные данные вносят коррективы в сложившиеся представления о трансформации мастоида у песчанок и позволяют по-новому оценить некоторые возможные филогенетические и таксономические отношений внутри Gerbillidae.

**DISPARITY OF THE MASTOID PNEUMATIZATION
IN THE GENERA *TATERILLUS* AND *GERBILLISCUS*
(RODENTIA, GERBILLIDAE):
MORPHOGENETIC AND PHYLOGENETIC ASPECTS**

E.G. Potapova

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences;
lena-potapova@yandex.ru*

The structure of the mastoid in the gerbillid genera *Gerbilliscus* and *Taterillus* at an initial stage of its pneumatization is analyzed. A hypo-

thesis is empirically confirmed that development of additional cavities in the mastoid is accomplished by penetration of the tympanic cavity in it. It is substantiated that position of the hole through which a chamber communicates with the tympanic cavity can serve as a criterion for the chamber identification. Septae are considered to be homologous if they share the same pneumatization direction.

It is shown that, in many species of the genus *Gerbilliscus*, penetration of the tympanum cavity into the mastoid can typically proceed not only in front of the epitympanic pocket (as it was suggested previously), but behind and below the auditory meatus as well. Moreover, all mastoid pneumatization modes described for the gerbillids in general can be traced in that genus. These findings amend existing ideas about the mastoid transformations in the gerbillids and allow to re-evaluate some possible phylogenetic and taxonomic relationships within the family Gerbillidae.

Пневматизация слуховой капсулы у млекопитающих — один из важных аспектов её морфо-функциональной специализации. Она обеспечивает настройку среднего уха к восприятию определённого спектра звуковых частот (Alexander, 1968; Webster, Webster, 1975). Пневматизация может осуществляться за счёт раздувания барабана (*bullae tympani*) и формирования дополнительных камер в эпитимпанальном (*recessus epitympanicus*) и мастоидном (*mastoideum*) отделах капсулы. Функционально значимо изменение объёма полости среднего уха, тогда как разнообразие путей пневматизации и дифференциации мастоидной полости в значительной степени обусловлено историей развития группы. Именно поэтому данные по строению слуховой капсулы широко используются в целях филогенетики и систематики (Lay, 1972; Hunt, 1974, 1987; Webster, Webster, 1975; Павлинов, 1980; Lavocat, Parent, 1985; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1998, 2005а, 2013, 2014; Potapova, 2001; Потапова, Воронцов, 2004; Россолимо и др., 2005; Pavlinov, 2008).

У песчанок (семейство Gerbillidae) строение слуховой капсулы изучено до-

статочно полно и в функциональном, и в филогенетическом аспектах (Lay, 1972; Павлинов, 1980, 1988; Павлинов и др., 1990, Потапова, 1996; Павлинов, Роговин, 2000; Pavlinov, 2001, 2008). Определена специфика строения мастоида и описаны два основных пути его эволюционных преобразований. Однако некоторые вопросы, важные прежде всего для филогенетических интерпретаций полученных данных, остались открытыми. В частности сохранилась неоднозначность в номенклатуре и гомологизации некоторых элементов мастоида. Кроме того, не получило должного объяснения нетипичное для рода *Gerbilliscus* строение мастоида у *G. boehmi*, которое не вписывается в выдвинутую гипотезу его трансформации в этой группе.

При изучении мастоида песчанок применялись три схемы идентификации его элементов и три варианта их номенклатуры. Они основаны на двух разных гипотезах его пневматизации. Одна из схем (Lay, 1972) базируется на гипотезе, которая предполагает, что камеры в мастоиде образуются путем прорыва губчатых синусов, первоначально возникающих в

костной ткани мастоида. Две других (одна изложена в работах: Павлинов, 1980; Pavlinov, 2001, 2008; другая в работах: Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996, 2014) берут за основу гипотезу, согласно которой дополнительные воздушные камеры в мастоиде образуются в результате проникновения в него барабанной полости (Webster, 1975; Webster, Webster, 1975). Несмотря на то, что обе последние схемы базируются на одинаковом понимании принципа пневматизации, идентификация и номенклатура некоторых перегородок и камер в них различна.

Чтобы обсудить эти вопросы, в настоящем исследовании был проведен детальный анализ строения слуховой капсулы у песчанок со слабо вздутым мастоидом в родах *Taterillus* и *Gerbilliscus*. Разнообразие мастоида в этих таксонах позволяет понять пути его начальной пневматизации, причём не только в этих таксонах, но и у песчанок в целом.

Несоответствие между морфологическими (Павлинов, 1982, 2006; Tong, 1989; Павлинов и др., 1990; Pavlinov, 2001, 2008) и молекулярно-генетическими (Jansa, Weksler, 2004; Chevret, Dobigny, 2005; Colangelo et al., 2007) гипотезами о филогении семейства песчанок послужило дополнительным стимулом такого анализа и определило ещё одну задачу исследования — рассмотреть совместимость данных по строению мастоида с молекулярно-генетической схемой филогении Gerbillinae.

1. Материал

Использованы материалы из коллекций Зоологического музея МГУ (ЗММУ). Строение мастоида рассмотрено у песчанок следующих видов (в скобках указано число отпрепарированных экземпляров): *Taterillus congicus* Thomas, 1915 (4), *T. gracilis* Thomas, 1892 (8), *T. emini* Thomas,

1892 (4), *Gerbilliscus (Gerbilliscus) boehmi* Noack, 1887 (череп получен из Музея естественной истории Смитсоновского института, USNM № 237444), и подрода *G. (Taterona) afer* Gray, 1830 (10), *G. (T.) guineus* Thomas, 1910 (7), *G. (T.) kempi* Wroughton, 1906 (8), *G. (T.) leucogaster* Peters, 1878 (3), *G. (T.) phillipsi* Winton, 1898 (6), *G. (T.) robustus* Cretzschmar, 1826 (4), *G. (T.) validus* Bocage, 1890 (3). Виды *G. afer*, *G. guineus*, *G. phillipsi* изучены впервые, при этом материалы по *G. afer* получены только от зверьков из линии разведения в Московском зоопарке. У коллекционных экземпляров для определения наличия расширения барабанной полости снизу (позади слухового прохода) проводилось удаление наружной стенки мастоида и костных элементов, заполняющих губчатый синус.

Для сравнения использованы материалы по строению мастоида у представителей всех известных родов песчанок мировой фауны: *Tatera*, *Gerbillurus* (3 вида), *Desmodillus*, *Ammodillus*, *Dipodillus* (4 вида), *Gerbillus* (8 видов), *Microdillus*, *Sekeetamys*, *Meriones* (13 видов), *Cheliones*, *Brachiones*, *Psammomys*, *Rhombomys*, *Pachyuromys*, *Desmodilliscus*.

На родовые таксоны приняты в соответствии с системой И.Я. Павлинова (Павлинов и др., 1990; Павлинов, 2006), согласно которой песчанки рассматриваются как семейство Gerbillidae с двумя подсемействами: Taterillinae и Gerbillinae. Первое включает пять родов, объединённых в две трибы: Gerbillurini (*Gerbillurus*, *Desmodillus*) и Taterillini (*Taterillus*, *Gerbilliscus*, *Tatera*), второе объединяет всех остальных песчанок, кроме *Ammodillus*. В составе Gerbillinae выделены трибы: Gerbillini (*Dipodillus*, *Gerbillus*, *Microdillus*), Rhombomiini (*Sekeetamys*, *Meriones*, *Cheliones*, *Brachiones*, *Psammomys*, *Rhom-*

bomys), Pachyuromyini (*Pachyuromys*) и Desmodilliscini (*Desmodilliscus*). В настоящее время песчанок чаще рассматривают в составе семейства Muridae как подсемейство Gerbillinae с двумя трибами Taterillini и Gerbillinni (Jansa, Weksler, 2004; Musser, Carleton, 2005).

2. Результаты

2.1. Строение мастоида в роде *Taterillus*

Среди песчанок строение мастоида у *Taterillus* (рис. 1) наиболее генерализовано и, возможно, наиболее близко к исходному для семейства в целом. Это единственный род песчанок, у представителей которого нет дополнительных воздушных полостей в мастоиде. Большую часть объёма мастоида занимает парафллоккулярная ямка (*fossa parafloccularis*), которая доходит до его наружной стенки. Кость вокруг бокового и заднего полукружных каналов (*canales semicirculares* (s.): *lateralis, posterior*) губчатая.

Эпитимпанальный карман (*recessus epitympanicus*) вздут незначительно и в мастоид не проникает. Его задняя стенка располагается на уровне края затылочного отростка squamosum. В полость кармана попадают лишь ампула (*ampulla ossea anterior*) и небольшая часть арки переднего полукружного канала (*crus ampullaria canalis s. anterior*) и часть ампулы (редко ещё и небольшая часть арки) бокового канала (рис. 1, 2).

Барабанный пузырь (*bulla tympani*), как и у всех песчанок, заметно вздут и позади слухового прохода образует куполообразное выпячивание снизу в основание мастоида, которое почти вплотную подходит к его стенке. В результате мастоид заметно нависает над барабаном, а его нижний край снаружи оказывается ниже уровня бокового полукружного канала

(рис. 1, **C, G, mo**). Хотя контактирующие друг с другом стенки мастоида и барабана широко перекрываются, между ними у *Taterillus*, как правило, остается узкая щель (*fissura tympanomastoidea, ftm*). Они плотно смыкаются, образуя тимпано-мастоидный шов (*sutura tympanomastoidea, tms*), только на узком участке в глубине зоны перекрывания, близко к боковому полукружному каналу — на его уровне или чаще немного латеральнее него (рис. 1, **G, K**).

Стенка барабанного пузыря (*twf*) медиальнее шва, как правило, свободно свешивается в барабанную полость (*cavum tympani*), отгораживая так называемый тимпано-мастоидный карман (*ptm*: рис. 1, **G**; рис. 2). Корреляции между его глубиной и шириной отгораживающей его стенки не прослеживается. У *Taterillus* этот карман всегда неглубокий и даже может отсутствовать (рис. 1, **K**). При этом ширина свободной части барабанной стенки бывает узкой, умеренно или очень широкой.

Глубина кармана зависит от положения и размеров парафллоккулярной ямки и от рельефа нижней стенки мастоида. Как правило, у *Taterillus* ножка заднего полукружного канала (*crus ampullaria canalis s. posterior*) отходит от задней стенки круглого окна (*fenestra cochleae*), так что налегающая на неё стенка барабана оказывается слегка удалена от дна мастоида. Если рельеф сглажен — например, в том случае, когда эта ножка отходит от круглого окна сверху, — стенка барабана может полностью смыкаться с мастоидом без образования тимпано-мастоидного кармана (рис. 1, **K**; рис. 2, **B**). От того, как устроена зона контакта мастоида и барабана, может зависеть вероятный путь проникновения барабанной полости в мастоид.

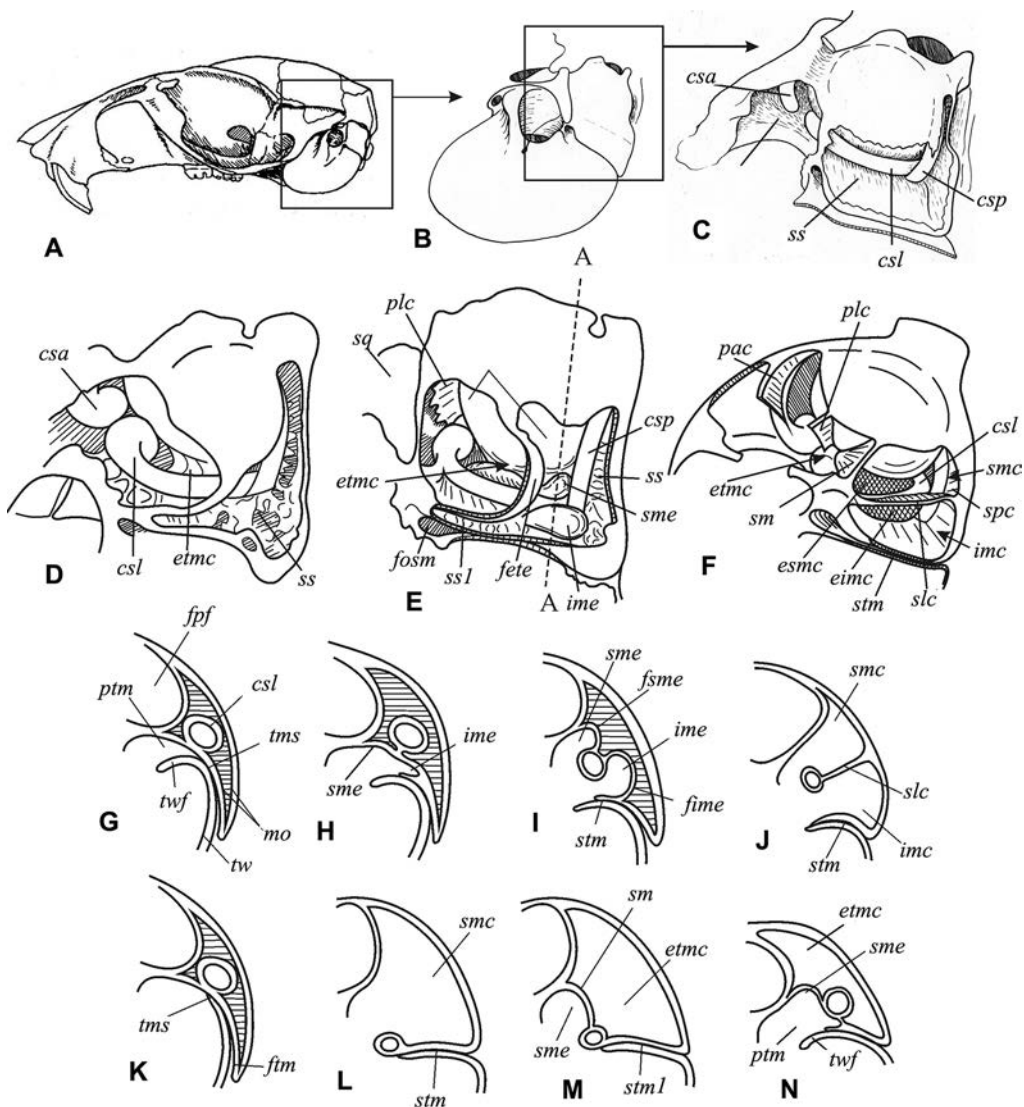


Рис. 1. Проникновение барабанной полости в мастоид у песчанок. **A–F** — вид сбоку, наружная стенка мастоида частично удалена: **A** — из Павлинов и др. (1990), с изменениями; **G–N** — условная схема, вид в поперечной плоскости, проведённой по линии **A–A**.

Fig. 1. Extension of the tympanic cavity into the mastoid in Gerbillidae. **A–F** — lateral view, part of a lateral mastoid wall is removed: **A** — after Pavlinov et al. (1990), modified; **G–N** — view from the transversal plane passing through the line **A–A**, schematically.

A–C — *Taterillus gracilis*, ЗММУ S-116730, **D** — *Gerbilliscus kempi*, ЗММУ S-116755, **E** — *G. leucogaster*, ЗММУ S-8008, **F** — *G. boehmi*, USNM № 237444, **G, K** — *Taterillus*, **G–I** — *Gerbilliscus*, **J** — *Gerbilliscus* s. str., **K** — *Dipodillus*, **L** — *Pachyuromys*, **M** — *Desmodillus*, **N** — *Gerbillurus setzeri*.

Обозначения. *csa*, *csl*, *csp* — полукружные каналы: боковой (*csl*), задний (*csp*), передней (*csa*); *eimc*

У *Taterillus* выпячивание снизу практически не выражено. Губчатые синусы (*sinus spongiosa mastoidalis*) вокруг полукружных каналов замкнуты, с барабанной полостью не сообщаются. У *Taterillus* они, как правило, неглубокие, так что полукружные каналы сохраняют контакт со стенками мастоида. Например, боковой канал может одновременно контактировать с обеими стенками мастоидного навеса и дном парафлюккулярной ямки (рис. 1, G), а задний — с наружной и задней стенками. При увеличении синусов каналы могут соединяться со стенкой неполными перегородками из упорядоченных костных элементов.

Размеры губчатых синусов, ширина свободно свешивающейся стенки барабана, глубина тимпано-мастоидного кармана, положение тимпано-мастоидного шва относительно бокового канала широко варьируют. Например, смыкание барабана с

мастоидом (тимпано-мастоидный шов) у *T. congicus* и *T. gracilis*, как правило, происходит снаружи от бокового канала, а у *T. emini* — на его уровне или глубже. При этом свободный край стенки барабана у всех рассмотренных *T. congicus* умеренно широкий, у *T. emini* очень широкий, а у *T. gracilis* крайне изменчив (от очень узкого до очень широкого). Из-за малого размера видовых выборок нельзя сказать, являются ли эти различия проявлением межвидовой изменчивости, или индивидуальной.

2.2. Строение мастоида в роде *Gerbilliscus*

Особенности губчатой пневматизации мастоида и строение зоны контакта *tympanicum* и *mastoideum* у *Gerbilliscus* сходны с таковыми *Taterillus* (рис.1). Но губчатый синус более глубокий, полукружные каналы чаще утрачивают непосредственный контакт с наружной

← входное отверстие нижней мастоидной камеры; *esmc* – входное отверстие верхней мастоидной камеры; *etmc* – эпитимпано-мастоидная камера; *etr* – эпитимпанальный карман; *fete* – фронт эпитимпано-мастоидного выпячивания; *fime* – фронт нижнего мастоидного выпячивания; *fosm* – шилососцевидное отверстие; *fpf* – парафлюккулярная ямка; *fsme* – фронт верхнего мастоидного выпячивания; *ftm* – тимпано-мастоидная щель; *ime* – выпячивание снаружи бокового канала (= нижнее мастоидное); *imc* – нижняя мастоидная камера; *mo*– мастоидный навес; *pac* – гребень переднего канала; *plc* – гребень бокового канала; *ptm* – тимпано-мастоидный карман; *slc* – септа бокового канала; *sm* – мастоидная септа; *smc* – верхняя мастоидная камера; *sme* – выпячивание изнутри бокового канала (= верхнее мастоидное); *spc* – септа заднего канала; *sq* – *cheuyichataya kost'*; *ss* – губчатый синус; *ssl* – его остатки в дне эпитимпано-мастоидного кармана; *stm*, *stm1* – тимпано-мастоидная септа; *tms* – тимпано-мастоидный шов; *tw* – стенка барабана; *twf* – свободная часть стенки барабана.

Abbreviations. *csa*, *csl*, *csp* – semicircular (s.) canals: lateral (*csl*), posterior (*csp*), anterior (*csa*); *eimc* – entrance to inferior mastoid chamber; *esmc* – entrance to superior mastoid chamber; *etmc* – epitympano-mastoid chamber; *etr* – epitympanic recess; *fete* – front of epitympano-mastoid extension; *fime* – front of inferior mastoid extension; *fosm* – stylomastoid foramen; *fpf* – parafloccular fossa; *fsme* – front of superior mastoid extension; *ftm* – tympano-mastoid fissure; *ime* – inferior mastoid extension (outside lateral s. canal); *imc* – inferior mastoid chamber; *mo* – mastoid overlap; *pac* – anterior partition (= crista of anterior s. canal); *plc* – lateral partition (= crista of lateral s. canal); *ptm* – tympano-mastoid pocket; *slc* – septum of lateral s. canal; *sm* – mastoid septum; *smc* – superior mastoid chamber; *sme* – superior mastoid extension (inside lateral s. canal); *spc* – septum of posterior s. canal; *sq* – squamosum; *ss* – spongy sine; *ssl* – its part in bottom of the epitympano-mastoid extension; *stm*, *stm1* – tympano-mastoid septum; *tms* – tympano-mastoid suture; *tw* – tympanic wall; *twf* – free part of the tympanic wall.

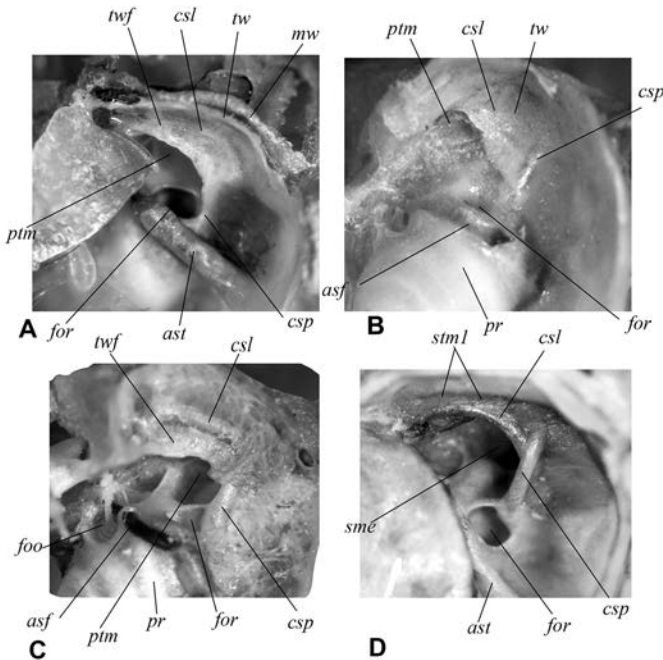


Рис. 2. Зона тимпано-мастоидного контакта (вид снизу со стороны барабана).

Fig. 2. The tympano-mastoid contact (ventral view, from tympanic bulla).

A – *Gerbilliscus afer* (ЗММУ S-157839), **B** – *Taterillus emini* (ЗММУ S-8946), **C** – *Gerbillus setzari* (ЗММУ S-112953), **D** – *Desmodillus auricularis* (ЗММУ S-112952).

Обозначения. *asf* – желобок для стапедиальной артерии; *ast* – костная трубка для стапедиальной артерии; *for* – круглое (улитковое) окно; *mw* – нижняя стенка мастоида; *pr* – купол улитки (промонторий); другие обозначения как на рис. 1.

Abbreviations. *asf* – fossa for stapedia artery; *ast* – bony tube for stapedia artery; *foo* – oval (vestibular) fenestra; *for* – round (cochlear) fenestra; *mw* – inferior mastoid wall; *pr* – promontorium; others as in Fig. 1.

стенкой. Перекрытие мастоидной и барабанной костей более широкое. Из-за большего вздутия барабанного пузыря щель между этими костями очень узкая или даже может исчезать. Зона их смыкания не доходит до уровня бокового канала. Ширина внутреннего свободного края барабанной стенки варьирует. Тимпано-мастоидный карман более глубокий. Нижняя стенка мастоида имеет более сложный рельеф: ножки каналов широко расставлены, ампула заднего канала часто сдвинута наружу к заднему

или даже к задне-нижнему краю круглого окна (рис.2, **A**, **C**).

У *Gerbilliscus*, в отличие от *Taterillus*, мастоид всегда частично вздут. Степень его вздутия варьирует в широких пределах (ср. позиции **A** и **F** на рис.1). Однако воздушная полость никогда не занимает всего объёма мастоида и, за исключение *G. boehmi*, не доходит до задней стенки. Парафлюккулярная ямка всегда сохраняет контакт с наружной стенкой в центрально-верхней или задне-верхней части мастоида.

Предполагалось, что в роде *Gerbilliscus* пневматизация мастоида осуществляется только спереди за счёт расширения эпитимпанального кармана (Павлинов, 1980; Павлинов и др., 1990, Потапова, 1996; Pavlinov, 2001, 2008). Единственным исключением считался *G. boehmi*, у которого этот процесс происходит одновременно и спереди, и сзади (рис. 1, **F**), почти так же, как у *Dipodillus* из трибы *Gerbillini*.

Результаты данного исследования показывают, что проникновение барабанной полости снизу (от едва заметного до весьма значительного) с разной частотой встречается и у большинства видов подрода *Taterona*. Как правило, переднее направление вздутия преобладает, но у ряда видов наблюдается паритет переднего и заднего потоков.

Пневматизация мастоида спереди. Эпитимпанальный карман у всех *Gerbilliscus* в большей или меньшей степени увеличен и практически всегда хотя бы незначительно проникает в мастоид. Вздутие осуществляется во всех направлениях — назад, вверх, наружу и внутрь, причём не обязательно равномерно. При незначительном вздутии внутрь передний полукружный канал, как и у *Taterillus*, вправлен во внутреннюю стенку. При увеличении глубины кармана канал либо полностью утрачивает связь с этой стенкой, либо соединяется с ней септой. При значительном вздутии эпитимпанального кармана вверх и наружу может формироваться гребень, связывающий передний канал с его верхней и наружной стенками (рис. 1, **F**, *pac*).

Расширение эпитимпанальной полости назад происходит вдоль бокового канала и сопровождается постепенным вытеснением губчатой кости над каналом и «смещением» назад стенки парафлюкку-

лярной ямки. Минимально полость проникает в мастоид чуть дальше ампулы бокового канала, максимально заходит назад более чем на половину его арки, но чаще всего немного не доходит до середины канала. Фронт расширения представлен пластинкой компактной кости (рис. 1, **D**, **E**; рис. 3, **A–F**, *fete*). Образующаяся в мастоиде эпитимпано-мастоидная камера (*etmc*), как правило, никак не отделена от полости эпитимпанального кармана (*etr*). Чтобы подчеркнуть происхождение этой камеры, она обозначена как эпитимпано-мастоидная (Павлинов и др., 1990). В этой единой полости могут формироваться неполные перегородки (или гребни). Один из них (гребень переднего канала, *pac*) описан выше. Другой идёт от стенки парафлюккулярной ямки через ампулу бокового канала. Он может быть вертикальным (рис. 1, **F**, *plc*) или почти горизонтальным (рис. 3, **F**, *plc*) в зависимости от удалённости ампулы канала от стенки парафлюккулярной ямки. Попутно следует отметить, что в роде *Desmodillus* один из этих гребней неверно был идентифицирован как часть мастоидной септы высших песчанок (Lay, 1972).

Дно эпитимпано-мастоидной камеры снаружи от бокового канала может оставаться губчатым (*ss1*, см. рис. 1, **E**; рис. 3, **B**). При вытеснение этой губки образуется двухслойная перегородка, состоящая из мастоидного и тимпанального листков, которая соединяет боковой канал с наружной стенкой. Она гомологична тимпано-мастоидной септе у *Gerbillurus* и *Desmodillus* (рис. 1, **M**, *stm*). Заключенная внутри арки канала перегородка однослойная, образована только мастоидным листком и соответствует мастоидной септе (*sm*).

Пневматизация мастоида снизу начинается из тимпано-мастоидного кармана и представляет собой выпячивание

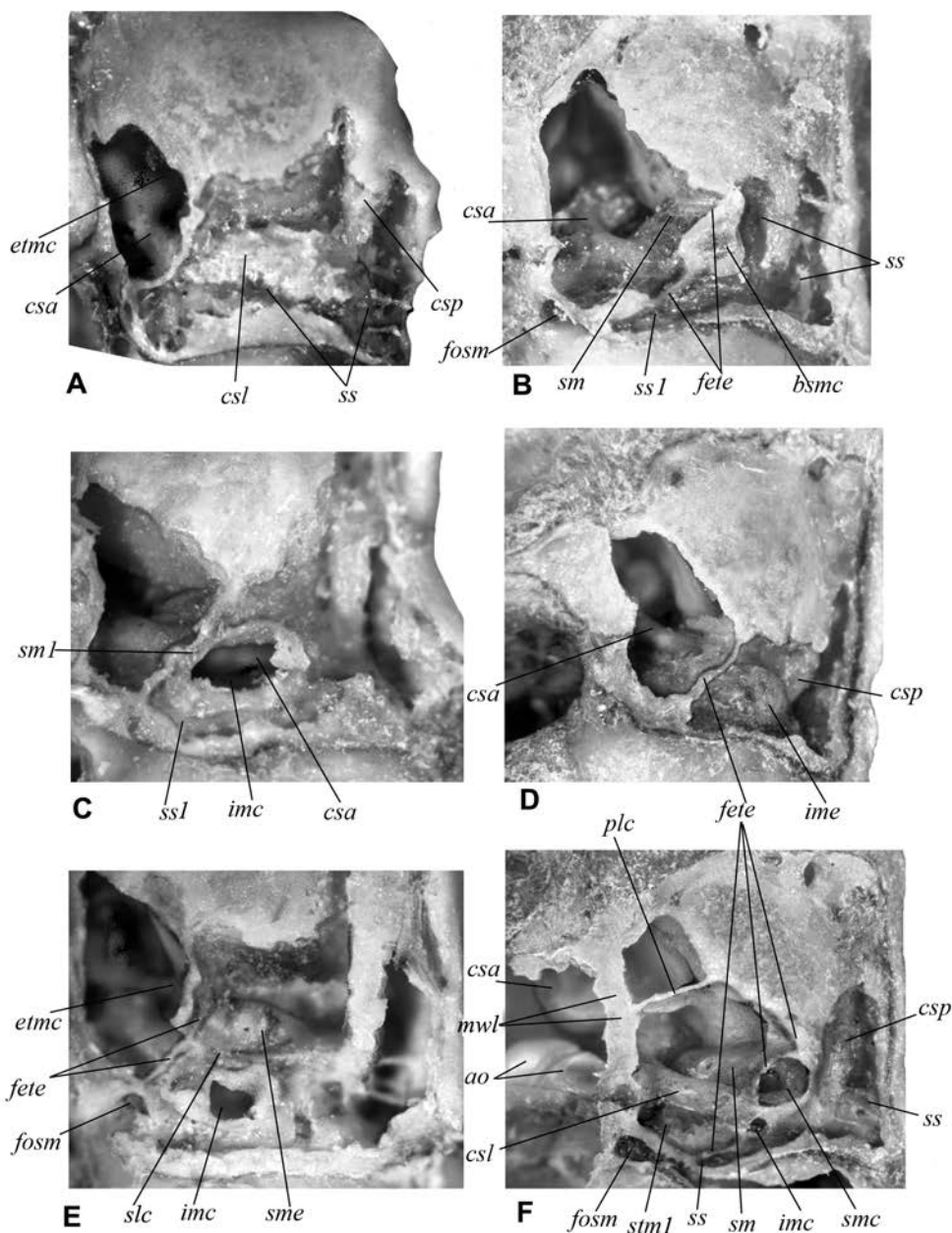


Рис. 3. Варианты пневматизации мастоида в роде *Gerbilliscus*. Слева при небольшом, справа при значительном проникновении барабанной полости спереди.

Fig. 3. Variants of the mastoid pneumatization in the genus *Gerbilliscus*. With a small extension of the tympanic cavity by the anterior pathway on the left, with considerable extension on the right.

мастоидной стенки с одной или с обеих сторон бокового полукружного канала (рис. 1, **H–J**; рис. 3; рис. 4, **B–F**). Фронт этих выпячиваний, также как и эпитимпанального, образован пластинкой компактной кости (рис. 3, **D ime, E, sme**). Выпячивание изнутри канала происходит между каналом и стенкой парафлюккулярной ямки (рис. 1, **E, I**; рис. 3, **E, sme**) и в конечном счёте приводит к образованию верхней мастоидной камеры (рис. 1, **J**, рис. 3, **B, F, smc**). Оно может быть направлено и в сторону губчатого синуса, и в сторону эпитимпано-мастоидной камеры (рис. 1, **E**).

Выпячивание снаружи канала начинается на участке мастоида между каналом и тимпано-мастоидным швом (рис. 1, **H, J, ime**) и приводит к формированию нижнего мастоидного кармана. Следует подчеркнуть, что это выпячивание возможно лишь в том случае, если тимпано-мастоидный контакт (шов) не доходит до канала и между ними остаётся однослойный участок мастоида (рис. 1, **H**). По мере увеличения этого кармана из его нижней стенки и примыкающей к ней стенки барабана формируется неполная двойная перегородка. Она соответствует тимпано-мастоидной септе, отделяющей полость мастоида (в данном случае нижнюю мастоидную камеру) от барабанной полости (рис. 1, **I, J, stm**). Верхняя стенка этого кармана, при наличии одновременного выпячивания изнутри канала

(= верхнего мастоидного выпячивания), может участвовать в формировании септы бокового канала. Эта септа образуется в том случае, когда фронты пневматизации изнутри и снаружи бокового канала сходятся (рис. 1, **J, slc**).

Чаще всего в роде *Gerbilliscus* бывает представлен либо только нижний карман (рис. 3, **C, D imc, ime**), либо и нижний и верхний одновременно (рис. 3, **E, F, imc, smc, sme**), реже только один верхний (рис. 3, **B, bsmc**). Это свидетельствует о том, что на начальной стадии пневматизации нижнее выпячивание (снаружи канала) превалирует над верхним (изнутри канала). У высших песчанок с вздутым мастоидом соотношение обратное. Эти выпячивания могут быть по-разному направлены (латерально, латеро-каудально или каудально) и иметь разную интенсивность. Каждое из них может быть представлено в форме а) едва заметной ямки, б) довольно глубокого кармана в губчатый синус, в) или даже небольшой полости (в тех случаях, когда оно доходит до наружной стенки мастоида).

Пока карманы небольшие, их стенки чаще всего разделены костной губкой. При усилении пневматизации эти карманы (эпитимпано-мастоидный, верхний и нижний мастоидные) могут смыкаться между собой попарно или все три одновременно. Есть примеры контакта нижнего и верхнего мастоидных выпячиваний. Их сомкнутые стенки образуют невысо-

A, C – *G. kempi* (**A** – ЗММУ S-116751; **C** – ЗММУ S-1167651), **B, D, F** – *G. afer* (**B** – ЗММУ S-157839, **D** – ЗММУ S-157840, **F** – ЗММУ S-157838), **E** – *G. guineus* (ЗММУ S-134521).

Обозначения. *ao* – слуховые косточки; *bsmc* – дно верхней мастоидной камеры; *mwl* – часть наружной стенки на условной границе эпитимпанального кармана; *sm1* – часть мастоидной септы, между эпитимпано-мастоидной и нижней мастоидной камерой; другие обозначения как на рис. 1, 2.

Abbreviations. *ao* – auditory ossicles; *bsmc* – bottom of superior mastoid chamber; *mwl* – part of a lateral mastoid wall on conditional border of epitympanic chamber; *sm1* – part of mastoid septum between epitympano-mastoid and inferior mastoid chambers; others as in Fig. 1, 2.

кую перегородку — септу бокового канала, которая не доходит до наружной стенки (рис. 3, **Е**, *slc*). Отмечены варианты смыкания одного или обоих этих карманов со стенкой эпитимпано-мастоидной полости с образованием наклонной перегородки, соответствующей мастоидной септе (рис. 3, **С**, **Ф**, *sm*).

Строгой корреляции между глубиной эпитимпанального выпячивания и началом расширения барабанной полости в мастоид снизу у *Gerbilliscus* не прослеживается. Выпячивание снизу может начинаться при различной интенсивности эпитимпанального потока: как при небольшом его продвижении назад (рис. 3, **Е**), так и при весьма значительном — почти до уровня заднего канала (рис. 3, **Ф**). Однако чаще всего оно возникает при умеренном эпитимпанальном выпячивании, немного не доходящем до середины арки бокового канала. Начинается оно в центральной части мастоида сразу же позади фронта эпитимпанального выпячивания, и может быть направлено латерально или каудально. В первом случае (при максимальном развитии процесса) это может приводить к формированию небольших полостей, отделённых сплошной перегородкой от эпитимпано-мастоидной камеры, во втором — куполообразных карманов по одну или по обе стороны бокового канала, которые не доходят до боковой стенки мастоида, поскольку снаружи от них проходит разросшаяся назад эпитимпано-мастоидная камера.

Межвидовое разнообразие. Разнообразие вариантов пневматизации мастоида в роде *Gerbilliscus* очень велико. Оно складывается из многочисленных комбинаций, различающихся по направленности и интенсивности потоков его пневматизации.

При высоком уровне внутривидовой изменчивости и малом размере выборок охарактеризовать межвидовые различия в строении мастоида можно лишь весьма условно. В описании особое внимание уделено специфике проникновения барабанной полости в мастоид снизу. Доля особей с данным направлением пневматизации у *Gerbilliscus* варьирует. У некоторых видов оно не отмечено совсем, у других встречается примерно у половины отпрепарированных экземпляров. Межвидовые различия проявляются в степени и в разной направленности пневматизации мастоида, в глубине и площади губчатых синусов, в положении зоны контакта парафлюккулярной ямки с наружной стенкой, в строении дна эпитимпанальной камеры, в наличии в ней дополнительных неполных перегородок, в строении зоны тимано-мастоидного контакта.

По этим параметрам виды *Gerbilliscus* можно объединить в несколько групп, которые по возрастанию степени пневматизации мастоида (с учётом увеличения вклада в неё нижнего направления вздутия) можно расположить в два ряда: а) *G. phillipsi* → *G. robustus* → *G. validus*, *G. leucogaster* → *G. afer*; б) *G. kempi*, *G. guineus* → *G. boehmi*.

У *G. phillipsi* мастоид наименее вздут и наиболее похож на таковой у *Taterillus*. Почти весь его объём занимает крупная парафлюккулярная ямка. Губчатый синус неглубокий. Боковой канал вправлен в наружную стенку или незначительно отодвинут от неё. Барабанная полость проникает в мастоид только спереди и заходит назад не далее 1/3 арки бокового канала. Нижняя стенка этого кармана губчатая. Тимпано-мастоидный карман неглубокий. Выпячивание снизу отсутствует.

У *G. robustus* пневматизация мастоида более значительная, чем у *G. phillipsi*.

Парафлоккулярная ямка смещена вверх. Губчатый синус увеличен. Тимпано-мастоидный карман глубокий, но, как и у *G. phillipsi*, выпячивания в мастоид снизу не отмечено. Барабанная полость проникает в мастоид только спереди. Причём эпитимпанальный карман заходит назад до середины арки бокового канала, т. е. дальше, чем у *G. phillipsi*, в среднем даже больше, чем у *G. kempi* и *G. guinea*, и почти так же, как у *G. validus* и *G. leucogaster*. Нижняя стенка этого кармана губчатая.

У пар видов *G. validus*—*G. leucogaster* и *G. kempi*—*G. guineus* пневматизация мастоида осуществляется не только спереди, но и снизу. Выпячивание снизу представлено более чем у половины отпрепарированных экземпляров каждого вида и может быть весьма значительным, однако соотношение переднего и заднего потоков у этих пар видов различно.

У *G. validus* и *G. leucogaster* мастоид вздут немного больше, чем у *G. robustus*. Барабанная полость проникает в мастоид в основном спереди и может заходить назад дальше середины бокового канала. Зона контакта парафлоккулярной ямки с наружной стенкой смещается вверх и немного назад. Тимпано-мастоидный карман довольно глубокий, но выпячивание снизу, как правило, небольшое (в крайнем проявлении — умеренное), представлено неглубокими карманами изнутри и/или снаружи бокового канала.

У *G. validus* эпитимпано-мастоидная камера продвигается назад широким фронтом и, в отличие от *G. robustus*, полностью вытесняет костную губку со дна камеры. Задняя часть камеры отделена вертикальным гребнем, закреплённым на передней стенке парафлоккулярной ямки на уровне ампулы бокового канала (*plc*). Губчатый синус неглубокий, но его

площадь существенно увеличена. Проникновение барабанной полости снизу незначительное: представлено небольшим выпячиванием только изнутри бокового канала (верхне-мастоидным), расширение полости снаружи канала (нижне-мастоидное) не отмечено.

У *G. leucogaster*, в отличие от *G. validus*, в эпитимпано-мастоидной камере нет дополнительной вертикальной перегородки (*plc*), а вздутие снизу выражено немного больше. Оно бывает представлено неглубоким выпячиванием только изнутри бокового канала, только снаружи от него или с обеих сторон одновременно.

G. kempi и *G. guineus* по степени вздутия мастоида вполне сопоставимы с *G. validus* и *G. leucogaster*, но по тренду мастоидной пневматизации существенно отличаются от них. Переднее направление вздутия выражено у них меньше, чем у *G. validus*, *G. leucogaster* и даже у *G. robustus*, а нижнее, наоборот, больше. Эпитимпано-мастоидная полость небольшая или среднего размера (в единичных случаях крупная). Как правило, она не заходит назад дальше 1/3 арки бокового канала. У *G. guineus* её дно независимо от размеров камеры губчатое, у *G. kempi* иногда бывает двухслойным. В этой камере, как и у *G. validus*, часто имеются неполные вертикальные перегородки (гребни). У обоих видов губчатый синус глубокий и часто расширен вверх. Но в отличие от *G. validus* и *G. leucogaster* парафлоккулярная ямка у них сверху доходит до наружной стенки мастоида в его центральной части, а не в задней. Выпячивание снизу представлено различными вариантами. У всех экземпляров *G. kempi* оно происходит только снаружи бокового канала или (реже) с обеих его сторон одновременно. У *G. guineus* выпячивание изнутри канала (верхне-мастоидное) встречается

чаще, чем выпячивание снаружи от него (нижне-мастоидное) и даже может быть единственным. Однако по размерам оно заметно уступает ниже-мастоидному. Карманы чаще всего довольно глубокие, и в некоторых случаях даже доходят до наружной стенки, как правило, в центральной части мастоида (рис. 3, **С, Е**).

Типичным для *G. kempfi* и *G. guineus* можно считать равное соотношение переднего и нижнего направлений пневматизации. В единичных случаях преобладает переднее направление: у *G. kempfi* при отсутствии выпячивания снизу, у *G. guineus* на фоне его умеренного развития с обеих сторон бокового канала. У одного экземпляра *G. guineus* представлено только расширение снизу: есть два небольших нижних кармана при практически полном отсутствии эпителимпанального выпячивания. Такое строение мастоида позволяет считать, что проникновение полости снизу у обоих видов начинается тогда, когда расширение спереди не достигает значительных размеров (т. е. раньше или одновременно с эпителимпанальным выпячиванием) и направлено в основном латерально. Его можно рассматривать как пример развития мастоида по пути, типичному для песчанок номинативной трибы.

У *G. afer* вариабельность пневматизации мастоида самая высокая среди изученных видов: это отчасти может быть связано с тем, что исследовали черепа песчанок, разведённых в неволе. У представителей этого вида мастоид более вздут, чем у описанных выше. Как правило, эпителимпано-мастоидная камера крупная, заходит в мастоид до середины бокового канала и дальше, но в редких случаях может отсутствовать. У половины изученных экземпляров барабанная полость проникает в мастоид и снизу. Наличие и интен-

сивность этого вздутия не зависят от размеров эпителимпано-мастоидной камеры. Как правило, оно направлено латерально (реже каудально) и осуществляется либо только с одной, либо одновременно с обеих сторон бокового полукружного канала (рис. 3, **В, D, F**). Выпячивания изнутри и снаружи канала представлены одинаково часто, причем в половине случаев они встречаются совместно. Глубина этих карманов широко варьирует: от едва намечившихся углублений по обе стороны канала, до небольших камер, отделённых от эпителимпано-мастоидной камеры перегородкой (рис. 3, **F**). Чаще всего верхне-мастоидный карман уступает по размерам ниже-мастоидному, редко, наоборот. Равноценного развития всех камер (эпителимпано-мастоидной, верхней и нижней мастоидных), как бывает у *G. guineus* и *G. kempfi*, у *G. afer* не отмечено. В случае значительного расширения назад эпителимпано-мастоидной полости она проходит снаружи от верхне-мастоидного, а иногда и от ниже-мастоидного карманов, которые выглядят как куполообразные выступы её дна. В ряде случаев выпячивание снизу направлено назад в губчатый синус в зону перекрестья бокового и заднего каналов, как у *Gerbillurus*, но не заходит в арку заднего канала как у названного рода.

У *G. boehmi* (см. рис. 1, **F**) характер пневматизация мастоида такой же, как и у представителей номинативной трибы Gerbillini. Внешне его строение похоже на таковое у *Dipolillus campestris*. По сравнению с другими видами *Gerbiliscus* мастоид у *G. boehmi* максимально вздут. Однако парафлюккулярная ямка ещё занимает значительную часть мастоида и доходит до наружной стенки в его верхне-задней части. Пневматизация мастоида осуществлена в основном за счёт расширения барабанной полости снизу с

обеих сторон бокового канала. Нижняя мастоидная камера немного крупнее верхней (у песчанок номинативной трибы, наоборот, верхняя крупнее). Эти камеры практически вытеснили губчатые синусы вокруг полукружных каналов; небольшие остатки синусов сохраняются в задней части мастоида и не имеют связи с этими камерами. Эпитимпанальный карман вздут сильнее, чем у других видов рода, но в мастоид проникает незначительно. Эпитимпано-мастоидная камера отделена от верхней мастоидной камеры наклонной мастоидной септой, которая снизу крепится на ампуле бокового канала. В камере встречаются оба дополнительных гребня. Совокупная передняя камера (включающая и эпитимпанальный карман и эпитимпано-мастоидную камеру) и камеры, образующиеся при расширении полости снизу, по размерам почти равноценны.

Таким образом, строение мастоида у *G. boehmi* вписывается в спектр его разнообразия в роде *Gerbilliscus* как развитие тенденции, намеченной у *G. kempfi* и *G. guineus*.

3. Обсуждение

Строение мастоида у *Taterillus* и *Gerbilliscus* позволяет понять, как в этом отделе слуховой капсулы происходит формирование дополнительных воздушных камер и разделяющих их перегородок, а также какие конструктивные особенности капсулы могут влиять на специфику его пневматизации. Экстраполяция этих выводов на другие таксоны песчанок позволяет реконструировать процесс трансформации мастоида в разных линиях Gerbillidae.

Полученные данные наглядно подтверждают ту гипотезу пневматизации, согласно которой дополнительные воздушные камеры в мастоиде образуются

в результате расширения барабанной полости. Другая гипотеза пневматизации, которая предполагает, что камеры в мастоиде возникают в результате «прорыва» в барабанную полость губчатых синусов, на данном материале подтверждения не получила. Губчатая пневматизация мастоида предшествует экспансии барабанной полости, но по мере увеличения выпячивания синусы постепенно вытесняются, всегда оставаясь замкнутыми.

Новые данные согласуются с выводами предыдущих исследований (Павлинов, 1988; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996; Pavlinov, 2008) о том, что структурное разнообразие мастоида определяется наличием, последовательностью появления и интенсивностью разных путей проникновения в него барабанной полости. Они позволяют уточнить представления об эволюционных преобразованиях данной конструкции у Gerbillidae в целом и согласовать имеющиеся разногласия в гомологизации и номенклатуре некоторых элементов мастоида у разных песчанок.

3.1. Гомологизация и номенклатура структурных элементов мастоида песчанок

В принципе возможны лишь два направления экспансии барабанной полости в мастоид: а) спереди — из эпитимпанального кармана через переднюю стенку мастоида, б) снизу — через нижнюю стенку мастоида в зоне его контакта с барабаном позади слухового прохода. Для грызунов описаны шесть конкретных путей реализации этих двух направлений экспансии — два спереди и четыре снизу (Webster, 1975; Webster, Webster, 1975; Павлинов и др., 1990; Потапова, 1996, 1998, 2001; Россолимо и др., 2001; Потапова, Воронцов, 2004). Из них у песчанок представлены только три — один спереди и два снизу

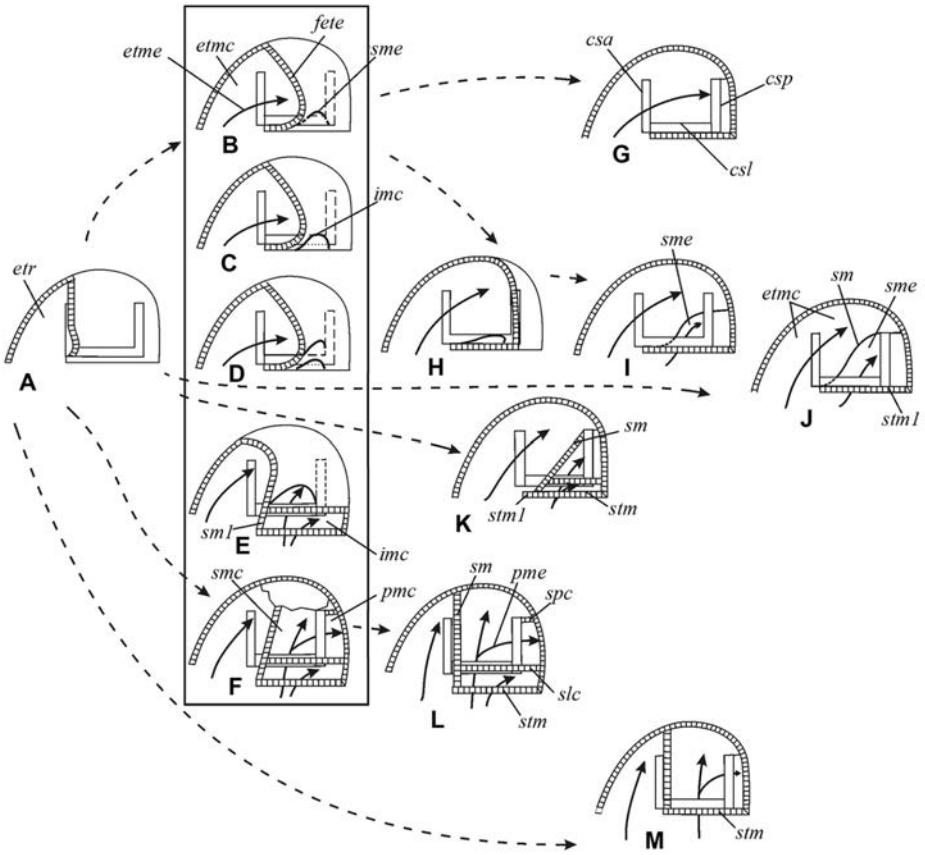


Рис. 4. Схема пневматизации мастоида песчанок, вид сбоку.

Fig. 4. The mastoid pneumatization in Gerbillidae, lateral view, schematically.

A – *Taterillus*, **B–F** – *Gerbilliscus*: **B–E–G.** (*Taterona*); **F–G.** (*Gerbilliscus*), *Dipodillus*, **G** – *Tatera*; **H** – *Progerbillurus*; **I** – *Gerbillurus*; **J** – *Desmodillus*; **K** – *Ammodillus*; **L** – *Brachiones*, *Desmodilliscus*, *Gerbillus*, *Meriones*, *Psammomys*, *Rhombomys*; **M** – *Pachyuromys*.

Обозначения. *etme* – выпячивание спереди из эпителимпанального кармана; *pmc* – задняя мастоидная камера; *pme* – выпячивание изнутри заднего канала; другие обозначения как на рис. 1–3.

Abbreviations. *etme* – epitympano-mastoid extension; *pmc* – posterior mastoid cell; *pme* – posterior mastoid extension; others as in Fig. 1–3.

с разных сторон бокового полукружного канала (рис. 4).

Пневматизация начинается с образования небольших выпячиваний в мастоид, стенки (фронты) которых всегда образованы компактной костью. По мере вздутия мастоида они увеличиваются в размерах

и при достижении его наружной стенки «превращаются» в камеры. Когда фронты разных направлений и путей пневматизации встречаются, то между ними возникают перегородки. Учитывая это, логично в качестве критерия идентификации и гомологизации мастоидных камер

использовать положение отверстия, через которое камера сообщается с барабанной полостью. Перегородки могут считаться гомологичными, если они разделяют одинаковые направления экспансии (подробнее см.: Потапова, 2014).

У песчанок встречаются следующие три основные мастоидные камеры, которые по-разному связаны с барабанной полостью (рис. 4). 1) Эпитимпано-мастоидная камера *etmc* (= передняя мастоидная по Lay, 1972; эпимастоидная по Pavlinov, 2008) сообщается с ней через эпитимпанальный карман; 2) верхняя мастоидная камера, *smc* (= задняя верхняя мастоидная по Lay, 1972; тимпано-мастоидная по Pavlinov, 2008) — через отверстие изнутри бокового канала; 3) нижняя мастоидная камера (= задняя нижняя мастоидная по Lay, 1972; парамастоидная по Павлинов, 1980, 1988; нижняя мастоидная по Pavlinov, 2008) — через отверстие снаружи (= ниже) этого канала. Две дополнительные камеры напрямую с барабанной полостью не сообщаются, а открываются в одну из основных мастоидных камер: задняя мастоидная камера *pmc* (задняя ячейка по Pavlinov, 2008) — через отверстие изнутри заднего канала; дополнительная задняя мастоидная камера — через отверстие в перекрестье ножек бокового и заднего каналов.

При встрече фронтов переднего и заднего направлений пневматизации независимо от того, какие камеры (верхняя или нижняя мастоидная) вступают в контакт с эпитимпано-мастоидной камерой, образуется сплошная перегородка — мастоидная септа. Как правило, у песчанок она отделяет эпитимпано-мастоидную камеру от верхней мастоидной, но в ряде случаев частично и от нижней мастоидной камеры (см. рис. 3, **С, F**, *sm*, *sm1*; рис. 4, **F**). Она всегда наклонна, но её наклон может

меняться от почти вертикального до практически горизонтального в зависимости от соотношения интенсивности первого и второго направлений вздутя. Если пневматизация осуществляется только снизу, мастоидной септе будет соответствовать вертикальная перегородка, отделяющая полость в мастоиде от полости эпитимпанального кармана. Если этот процесс происходит только спереди, ей будет соответствовать горизонтальная мастоидная пластинка, вправленная в арку бокового канала. Формально мастоидная септа «появляется» лишь при наличии обоих направлений, поэтому эту пластинку можно назвать мастоидной септой лишь в том случае, если она выгнута вверх в результате расширения барабанной полости снизу (как у *Gerbillurus* или *Desmodillus*).

Септа бокового канала (*slc*) образуется при расширении барабанной полости снизу одновременно с обеих сторон бокового канала (см. рис. 1). Она разделяет верхнюю и нижнюю мастоидные камеры. Септа заднего канала (*spc*) возникает в результате разрастания одной из основных мастоидных камер (эпитимпано-мастоидной или верхней мастоидной) назад одновременно изнутри и снаружи заднего канала (рис. 4). В зависимости от интенсивности экспансии снаружи и изнутри заднего канала, эта септа соединяет канал с боковой (как у *Gerbillus*) или с задней (как у *Meriones*) стенкой мастоида.

Все названные септы образованы только мастоидной костью. В отличие от них, тимпано-мастоидная септа (*stm*) всегда двойная (см. рис. 1 и 3). Она образуется позади шилососцевидного отверстия при смыкании барабанного пузыря с мастоидом снаружи бокового канала и отделяет здесь полость мастоида от полости барабана. Эта септа состоит из двух пластинок — мастоидной и барабанной. У песчанок

двойная природа этой септы прослеживается и у видов с сильно вздутым мастоидом (например, у *Gerbillus*, *Meriones*). Барабанный листок практически всегда шире мастоидного.

Будет ли тимпано-мастоидная септа связана с боковым каналом или нет, зависит от того, каким путем осуществляется пневматизация мастоида. Если снизу барабанная полость проникает в мастоид а) только снаружи канала или б) с обеих его сторон (*Gerbillini*, *Desmodilliscini*, *Rhombomyini*), контакта тимпано-мастоидной септы с этим каналом не будет (см. рис. 1, **F, I, J**). У песчанок с вздутым мастоидом этот вариант не отмечено (хотя встречается в других таксонах грызунов), но у *Gerbilliscus*, этот вариант представлен широко (см. рис 3, **C, D, E**). Если формирование перегородки происходит в результате пневматизации мастоида в) только спереди, г) только изнутри бокового канала снизу (*Pachyuromys*) или д) в обоих этих направлениях одновременно (*Gerbillurus*, *Desmodillus*), то тимпано-мастоидная септа будет соединена с этим каналом (см. рис. 1, **L, M**). Примером варианта «в» мог бы послужить род *Tatera*, но у его представителей тимпано-мастоидная септа, строго говоря, не сформирована: контакт барабана с мастоидом неплотный, дно полости мастоида утолщённое и губчатое; этот вариант частично реализован у некоторых представителей *Gerbilliscus*. В каждом случае тимпано-мастоидная септа отделяет барабанную полость от полости в мастоиде, которая может быть представлена либо нижней мастоидной камерой (варианты «а», «б»), либо эпитимпано-мастоидной (варианты «в», «д»), либо верхней мастоидной (вариант «г»).

Учитывая изложенное, септа, связывающая боковой канал с наружной стенкой у

Meriones и *Dipodillus* и обозначенная как тимпано-мастоидная (Pavlinov, 2008), соответствует септе бокового канала. В отличие от этого, нижняя мастоидная септа, которая в названной работе рассматривается как новообразование, представляет собой типичную тимпано-мастоидную септу, гомологичную одноименной септе у *Pachyuromys*, которая у последнего связана с боковым каналом.

Обособление тимпано-мастоидной септы от бокового канала, её смещение вниз и появление септы бокового канала (при наличии верхней мастоидной камеры) — всё это следствие формирования нижней мастоидной камеры. Однако эта камера не является специфической новацией подсемейства *Gerbillinae*. Как показано выше, уже на начальных стадиях пневматизации мастоида в роде *Gerbilliscus* (подсем. *Taterillinae*) выпячивание снизу часто происходит сначала снаружи бокового канала и лишь потом дополняется выпячиванием изнутри него, реже происходит одновременно с обеих сторон канала.

3.2. Влияние композиционной составляющей на пневматизацию мастоида

Как было отмечено выше, конкретный путь пневматизации снизу зависит от строения зоны контакта барабана с мастоидом позади слухового прохода: а) от положения тимпано-мастоидного шва относительно бокового канала, б) от рельефа дна мастоида, в) от положения ножек каналов относительно круглого окна, г) от ширины зоны перекрывания барабана с мастоидом и др.

Так, смыкание барабанной стенки с мастоидом вплоть до бокового канала (рис. 1, **К**) препятствует формированию нижней мастоидной камеры (как, напри-

мер, у *Desmodillus* и *Pachyuromys*, см. рис.1, L, M). От рельефа дна мастоида, который проявляется в наличии тех или иных углублений в зоне контакта каналов, зависит, какое из направлений развития нижней мастоидной камеры будет наиболее вероятным и появится ли дополнительная задняя мастоидная камера. На наличие и направленность вздутия изнутри канала оказывают влияние размеры каналов и их удаленность от стенок парафлюккулярной ямки. В свою очередь положение и глубина этой ямки зависят от расположения слуховой капсулы в мозговой коробке.

3.3. Филогенетические интерпретации

Ранее было показано (Павлинов, 1980; Павлинов и др., 1990; и др.), что в семействе песчанковых реализованы два направления пневматизации слуховой капсулы: один связан с расширением полости в основном спереди, другой — снизу. Первый тип характерен для *Taterillinae*, второй для *Gerbillinae*.

Результаты данного исследования показали, что эта дихотомия проявляется и на более низких таксономических уровнях. Так, в роде *Gerbilliscus* она отмечена как различие между подродами *Taterona* и *Gerbilliscus* s. str; в подроде *Taterona* — на уровне групп видов а) *G. robustus*, *G. validus*, *G. leucogaster*, *G. afer* и б) *G. kempi* и *G. guineus*. Наконец, её можно наблюдать как одно из проявлений внутривидовой изменчивости почти у каждого вида *Gerbilliscus*.

В спектре разнообразия мастоида в последнем роде встречаются практически все тренды его пневматизации, которые отмечены в семействе песчанок в целом. Это можно рассматривать, как пример проявления правила неспециализированного разнообразия (см. Раутиан, 1988), со-

гласно которому изменчивость выше в тех группах, в которых ещё не завершилась фиксация определенного типа конструкции. В данном случае это правило выразилось в том, что в роде *Gerbilliscus*, у представителей которого мастоид находится на начальной стадии морфологической специализации, на качественном уровне реализован практически весь спектр его изменчивости в группе, что намного шире, чем у генерализованных (*Taterillus*) и у высоко специализированных (например, у *Meriones* или *Rhombomys*) форм. Сходное соотношение спектров изменчивости мастоида отмечено и в семействе *Gliridae* (соневые) у генерализованных (*Glis*) и умеренно специализированных (*Dryomys*) форм (Потапова, 2005б, 2007).

У всех видов *Gerbilliscus* (за исключением *G. boehmi*) наиболее распространён вариант пневматизации мастоида только за счет расширения эпителимпанальной полости, как и у *Tatera*. Однако у *Gerbilliscus* это расширение никогда не доходит до задней стенки мастоида. *Tatera* — единственный род, у которого при незначительном вздутии мастоида (намного меньшем, чем, например, у *Gerbillurus setzeri*) эпителимпано-мастоидная камера доходит до задней стенки, а парафлюккулярная ямка не имеет контакта с боковой стенкой мастоида. При этом впячивания снизу нет, хотя тимпано-мастоидный карман хорошо развит. У тех песчанок, у которых эпителимпанальная полость расширена до задней стенки (*G. setzeri*, *Desmodillus*), всегда присутствует выпячивание снизу. Отмеченная особенность пневматизации мастоида у *Tatera* согласуется с представлением об обособленном положении данного таксона среди *Taterillinae*.

У *Gerbilliscus* отмечены варианты мастоида сходные с таковыми генерализованных *Gerbillurus*. В ряду видов

последнего *paeba* → *tytonis* → *setzeri*, на фоне значительного расширения эптитимпанального кармана и существенного смещения парафлоккулярной ямки назад, наблюдается появление и постепенное увеличение выпячивания изнутри бокового канала, которое начинается из хорошо развитого у всех видов *Gerbillurus* тимпано-мастоидного кармана (см. рис. 2, С). У *G. paeba* оно едва заметно, у *G. setzeri* проходит через арку заднего канала до задней стенки мастоида (рис. 4, I). Эпитимпано-мастоидная камера у *G. setzeri* заполняет мастоид полностью и проходит снаружи описанного выше верхне-мастоидного кармана. Таким образом, строение мастоида в роде *Gerbillurus* можно рассматривать как логическое завершение одного из вариантов пневматизации, встречающихся у *Gerbilliscus*. Однако в последнем, в отличие от *Gerbillurus*, парафлоккулярная ямка всегда сохраняет контакт с наружной стенкой, причём в центрально-верхней или задне-верхней части мастоида. У генерализованных *Gerbillurus* ямка смещается параллельно заднему краю и достигает его наружной стенки только у заднего канала и по всей высоте мастоида, у *G. setzeri* она утрачивает эту связь совсем.

Филогенетическая и таксономическая оценка представленных результатов не однозначна. С одной стороны, полученные данные не противоречат идее объединения *Gerbillurus* и *Gerbilliscus* в один род. Они теоретически допускают наличие сестринских отношений *Gerbillurus* с одними видами *Gerbilliscus* относительно других видов этого же рода. Это может быть а) объединение *Gerbillurus* с теми видами *Gerbilliscus* (*validus*, *leucogaster*, *afér*, *kempi*, *quineus*), у которых есть выпячивание снизу, относительно видов, для которых характерен только эптитимпа-

нальный путь проникновения в мастоид барабанной полости (*phillipsi* и *robustus*), или б) объединение по сходству тренда пневматизации с *robustus*, *validus*, *leucogaster*, *afér* относительно *kempi*, *quineus*. Однако единство типа пневматизации мастоида, включая и специфическое смещение парафлоккулярной ямки, у всех видов *Gerbillurus* независимо от степени его вздутия скорее говорит об обособленном положении *Gerbillurus* относительно *Gerbilliscus* и их вероятной родовой обособленности.

Считается, что в роде *Desmodillus* тип пневматизации мастоида такой же, как у *G. setzeri*, но данное исследование показало их существенные различия (см. рис. 2, С, D). У *Desmodillus* по-иному устроена зона тимпано-мастоидного контакта: стенка барабана доходит до бокового канала и полностью срастается с мастоидом по всей зоне перекрывания (рис. 2, D), свободного края барабанной стенки нет и, соответственно, нет тимпано-мастоидного кармана. В этом случае выпячивание снаружи от канала оказывается невозможным и канал остается включённым в тимпано-мастоидную септу. Вполне вероятно, что исходным для *Desmodillus* мог быть вариант, аналогичный описанному для *Taterillus* (рис. 1, K), а не вариант, типичный для *Gerbillurus* и *Gerbilliscus*. Если такое предположение справедливо, сходство пневматизации у *Desmodillus* и *Gerbillurus* следует рассматривать как параллельное, а ответвление *Desmodillus* от основания общего ствола *Gerbilliscus*—*Gerbillurus* как наиболее правдоподобное.

У *Ammodillus*, так же как и у представителей *Taterillinae*, преобладает переднее направление вздутия, но вариант строения мастоида в этом роде весьма специфичен. Среди видов с сильно увеличенным мастоидом он единственный, у кого практи-

чески нет вздутия латеральнее бокового канала. Все каналы имеют большой диаметр и далеко отстоят от стенок парафлюккулярной ямки. Выпячивание снизу идёт главным образом изнутри канала и направлено в основном внутрь и назад и очень слабо наружу. Верхняя мастоидная камера глубокая. Нижнее мастоидное выпячивание очень маленькое и выглядит как полость лишь потому, что канал очень близко подходит к наружной стенке. Таким образом, морфологически *Ammodillus* тяготеет к группе *Taterillinae*, но занимает по отношению к ней обособленное положение. Согласно этим данным филогенетически *Ammodillus* можно рассматривать и как базальную ветвь *Taterillinae*, и как одну из ветвей начальной радиации песчанок, равноценную *Taterillinae* и *Gerbillinae*.

Проникновение барабанной полости в мастоид снизу, при отсутствии или равноценном расширении эпитимпанального кармана спереди, соответствует типу пневматизации, характерному для песчанок номинативного подсемейства *Gerbillinae*. Разные стадии самого начального развития этого типа представлены и в роде *Gerbilliscus* — от наличия неглубоких выпячиваний (например, у *G. kempi*, *G. guineus*) до образования в мастоиде трёх хорошо развитых камер (у *G. boehmi*).

У представителей *Gerbillinae* в генерализованном варианте этого типа (рис. 4, **F**) мастоидная септа наклонна (как у *Dipodillus*), в наиболее продвинутом (как у *Meriones*) вертикальна (рис. 4, **L**). Предполагается, что септа становится более вертикальной по мере увеличения вздутия, которое при этом типе пневматизации осуществляется только за счет усиления нижнего потока. Однако если принять во внимания описанный у *G. guineus* вариант

вздутия мастоида, которое осуществляется только за счёт расширения полости снизу, можно предположить, что и у высших песчанок пневматизация мастоида по типу *Meriones* могла происходить и при отсутствии эпитимпанального расширения и, соответственно, без стадии образования наклонной септы.

Род *Pachyuromys* существенно отличается от других высших песчанок. Он единственный, в котором барабанная полость проникает в мастоид только изнутри бокового канала и заполняет его целиком (см. рис. 1, **L**; рис. 4, **M**). Можно предположить, что исходным для этого рода, так же как и для *Desmodillus*, могло быть строение зоны контакта, похожее на один из вариантов *Taterillus* (см. рис. 1, **K**). Специфичность данного рода проявляется и по другим признакам строения мастоида (Павлинов и др., 1990): парафлюккулярная ямка отсутствует; диаметр арки полукружных каналов небольшой; вздутие мастоида происходит в основном с наружной стороны полукружных каналов, так что тимпано-мастоидная септа очень широкая, а септа заднего канала узкая, поскольку соединяет канал с внутренней стенкой мастоида, а не с задней, как у *Meriones*, или с боковой, как у *Gerbillus*.

Эта уникальность пневматизации мастоида в роде *Pachyuromys* противопоставляет его другим песчанкам и в филогенетическом плане согласуется с точкой зрения о его ответвлении от основания ствола песчанок.

4. Заключение

Полученные результаты позволяют по-иному оценить филогенетическую значимость некоторых признаков строения мастоида. Основные параметры, по которым определяется тип пневматизации, отражают лишь наличие и интенсивность

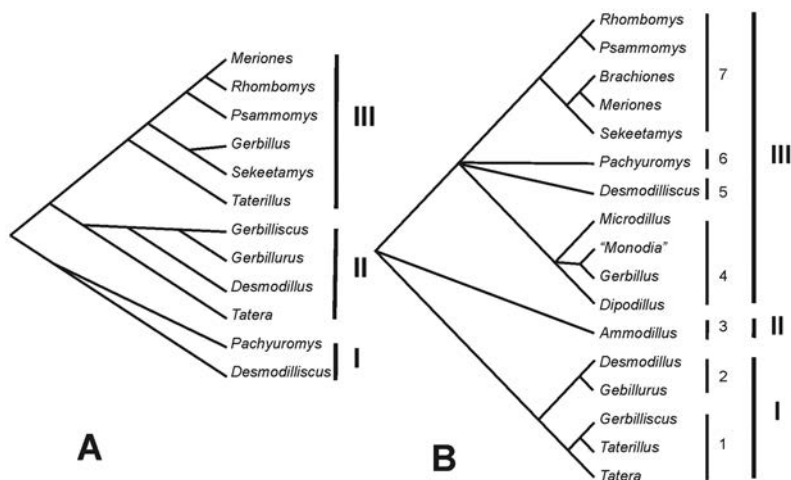


Рис. 5. Филогенетические деревья современных песчанок: **A** — по молекулярно-генетическим данным (по Chevret, Dobigny, 2005, с изменениями), **B** — по морфологическим данным (по Павлинов и др., 1990, Pavlinov, 2008, с изменениями).

Fig. 5. Phylogenetic trees for the Recent gerbillids: **A** — based on molecular data (after Chevret, Dobigny, 2005, modified), **B** — based on morphological data (after Pavlinov et al., 1990 and Pavlinov, 2008, modified).

На **A** клады: **II** соответствует Taterillinae, **III** соответствует Gerbillinae. На **B** подсемейства: **I** – Taterillinae, **III** – Gerbillinae; трибы: 1 – Taterillini, 2 – Gerbillurini, 3 – Ammodillini, 4 – Gerbillini, 5 – Desmodilliscini, 6 – Pachyuromyini, 7 – Rhombomyini.

On **A** clades: **II** corresponds to Taterillinae, **III** corresponds to Gerbillinae. On **B** subfamilies: **I** – Taterillinae, **III** – Gerbillinae; tribes: 1 – Taterillini, 2 – Gerbillurini, 3 – Ammodillini, 4 – Gerbillini, 5 – Desmodilliscini, 6 – Pachyuromyini, 7 – Rhombomyini.

определённых путей проникновения барабанной полости в мастоид. Наши данные наглядно показывают, что сходные варианты этой экспансии в разных родах песчанок могли реализовываться неоднократно и независимо.

Поэтому для анализа филогенетических взаимоотношений, помимо ключевых параметров, важное значение приобретают признаки, которые описывают детали этого процесса и которые по сути являются маркерами структурной организации слуховой капсулы и её положения в мозговой коробке (Потапова, 2013). К этим признакам можно отнести наличие тимпано-мастоидного кармана у генера-

лизованных форм, характер взаимоотношения барабанной и мастоидной костей в зоне их перекрывания, размеры и взаимоотношения полукружных каналов, строение дна мастоидной полости при расширении эпитимпанального кармана, размеры и положение парафлоккулярной ямки и картина её «смещения» по мере вздутия мастоида.

Принимая во внимание совокупность этих признаков, наиболее обособленными среди песчанок можно считать род *Ammodillus*, в подсемействе Taterillinae — роды *Tatera* и *Desmodillus*, в подсемействе Gerbillinae — род *Pachyuromys*, которому свойствен принципиально отличный от

других песчанок способ пневматизации мастоида. В свете полученных данных род *Gerbillurus* может рассматриваться как генеалогически более близкий к *Gerbilliscus*, нежели к *Desmodillus*. Можно считать, что сходство в способе проникновения полости в мастоид у *Gerbillurus* и у *Desmodillus*, как и единый тип пневматизации у *G. boehmi* и у *Dipodillus*, — результаты параллельного развития. Сходство *Ammodillus* с *Taterillinae* по направленности пневматизации мастоида, вполне вероятно, также является параллельным, но в принципе может быть и генеалогически обусловленным.

Сравним эти выводы с представлениями о генеалогических отношениях песчанок отраженными в схеме филогении этой группы, построенной на молекулярно-генетических данных (Chevret, Dobigny, 2005; Colangelo et al., 2007). В этой схеме (рис. 5, **A**) песчанки образуют три клады, две из которых соответствуют подсемействам *Taterillinae* и *Gerbillinae*. Наиболее существенные отличия этой схемы от схем, построенных на морфологическом материале (рис. 5, **B**) и, в частности, от схемы Павлинова (Pavlinov, 2008) заключаются в том, что 1) *Pachyuromys* и *Desmodilliscus* образовали отдельную кладу и не связаны с *Gerbillinae*, 2) *Taterillus* оказался генеалогически близок к *Gerbillini* и перенесён из клады *Taterillinae* в основание клады *Gerbillinae*. Взаимоотношения родов внутри основных клад также немного отличаются от таковых в морфологических схемах филогении. В частности, *Gerbillurus* вошёл в одну кладу с *Gerbilliscus*, а *Desmodillus* образует самостоятельную ветвь, идущую от её основания. Наиболее базальное положение в кладе *Taterillinae* занял род *Tatera*. В кладе *Gerbillinae* выделены две ветви, соответствующие трибам *Gerbillini* и

Rhombomyini, но *Sekeetamys* вошел в кладу *Gerbillini*, а не в кладу *Rhombomyini*.

Как было показано выше, данные по строению мастоида не противоречат большинству выводов «молекулярной» филогении песчанок, касающихся родов *Tatera*, *Desmodillus*, *Pachyuromys*, *Gerbilliscus* и *Gerbillurus*. Они соответствуют представлениям о базальном положении *Pachyuromys* по отношению к другим песчанкам, об обособленном положении *Tatera* в кладе *Taterillinae*, об отсутствии сестринских связей *Desmodillus* и *Gerbillurus* относительно *Gerbilliscus*, о монофилии клады *Gerbillurus* + *Gerbilliscus*.

Что касается *Desmodilliscus*, то в строении мастоида этого рода нет ничего, что подтверждало бы его родство с *Pachyuromys* и базальное положение этой группы относительно всех других песчанок. Мастоид у *Desmodilliscus* имеет типичное для *Gerbillinae* строение.

Вопрос о положении *Taterillus* на нашем материале не решается. Близость *Taterillus* к высшим песчанкам на основании строения слуховой капсулы не может быть ни подтверждена, ни опровергнута. Это форма с плезиоморфным набором признаков и полным отсутствием пневматизации. С равной вероятностью она может рассматриваться как базовая для обеих основных групп песчанок.

Благодарности

Автор признателен сотрудникам Зоологического музея за любезное предоставление коллекционного материала, М. Карлтону (M. Carleton) из Национального музея естественной истории Смитсоновского института — за присланный для изучения экземпляр *G. boehmi*; И.Я. Павлинову и В.С. Лебедеву — за обсуждение результатов, Н.Е. Панову — за помощь в подготовке рисунков.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 13-04-00525 А.

Литература

- Павлинов И.Я. 1980. Эволюция и таксономическое значение строения костного среднего уха в подсемействе песчанок Gerbillinae (Rodentia: Cricetidae). — Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический, 85 (4): 20–33.
- Павлинов И.Я. 1982. Филогения и систематика подсемейства Gerbillinae. — Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический, 87 (2): 19–31.
- Павлинов И.Я. 1988. Эволюция мастоидного отдела слухового барабана у пустынных грызунов. — Зоологический журнал, 67 (5): 739–750.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. Песчанки мировой фауны. Москва: Наука. 368 с.
- Павлинов И.Я., Роговин К.А. 2000. Соотношение размеров ушной раковины и слухового барабана у специализированных пустынных грызунов. — Журнал общей биологии, 61 (1): 87–101.
- Потапова Е.Г. 1996. Таксономическое значение строения костного среднего уха на примере песчанок (Gerbillidae). — Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. (Труды Междунар. совещания. 1–3 февраля 1995 г., Москва). Москва. С. 280–285.
- Потапова Е.Г. 1998. Пути преобразования костного среднего уха тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea). — Зоологический журнал, 77 (1): 80–87.
- Потапова Е.Г. 2005а. Филогенетические взаимоотношения палеарктических хомяковых Cricetinae (Rodentia, Muroidea), основанные на строении слуховых барабанов. — Н.И. Абрамсон, А.О. Аверьянов (ред.). Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Труды Зоологического института. РАН, т. 306). Санкт-Петербург. С. 116–141.
- Потапова Е.Г. 2005б. Географическая изменчивость слуховой капсулы сонь *Glis glis* в Кавказском регионе. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Млекопитающие горных территорий. Материалы междунар. конф. 4–9 сентября 2005 г. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 135–142.
- Потапова Е.Г. 2007. Внутривидовая изменчивость слуховой капсулы лесной сони (Rodentia, Gliridae) в Кавказском регионе. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции, 18 августа 2007 г. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 249–255.
- Потапова Е.Г. 2013. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения). — Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (ред.). Современные проблемы биологической систематики (Труды Зоологического инст. РАН, Прилож. 2). Санкт-Петербург: Т-во науч. изд. КМК. С. 53–65.
- Потапова Е.Г. 2014. Выбор признаков для реконструкции филогенеза на примере анализа пневматизации мастоида песчанок (Gerbillidae, Rodentia). — Вестник Тверского госуд. универ., Серия «Биология и экология», 31 (4): 177–185.
- Потапова Е.Г., Воронцов Н.Н. 2004. Таксономическое положение рода *Tachyoryctes* и взаимоотношения семейств ризомисовых Rhyzomyidae и слепышовых Spalacidae (Rodentia: Mammalia). — Зоологический журнал, 83 (8): 1044–1058.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. — В.В. Меннер, В.П. Макридин (ред.). Современная палеонтология. Том 2. Москва: Недра. С. 76–118.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я. и др. 2001. Сони (Muoxididae) мировой фауны. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 229 с.
- Alexander R.M. 1968. Animals mechanics. London: Sidgwick and Jackson. 364 p.
- Chevret P., Dobigny G. 2005. Systematics and evolution of the subfamily Gerbillinae (Mammalia, Rodentia, Muridae). — Molecular Phylogenetics and Evolution, 35 (3): 674–688.
- Colangelo P., Granjon L., Taylor P.J., Corti M. 2007. Evolutionary systematics in African

- gerbilline rodents of the genus *Gerbilliscus*: Inference from mitochondrial genes. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42 (3): 797–806.
- Hunt R.M. 1974. The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. — *Journal of Morphology*, 143 (1): 21–76.
- Jansa S.A., Weksler M. 2004. Phylogeny of murid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31 (1): 256–276.
- Lavocat R., Parent J.-P. 1985. Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil and living rodents. — Lockett W.P., Hartenberger J.-L. (eds). *Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis*. New York, London: Plenum Press. P. 333–354.
- Musser G.G., Carleton M.D. 2005. Superfamily Muroidea. — Wilson D.E., Reeder D. M. (eds). *Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. Vol. 2. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 894–1531.
- Pavlinov I.Ya. 2001. Current concepts of gerbillid phylogeny and classification. — *African small mammals*. Paris: IRD Ed. P. 141–149.
- Pavlinov I.Ya. 2008. A review of phylogeny and classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia). — *Zoologicheskie Issledovania*, 9. 68 p.
- Potapova E.G. 2001. Morphological patterns and evolutionary pathways of the middle ear in dormice (Gliridae, Rodentia). — *Thrakya University Journal of Scientific Research. Series B. Natural and Applied Sciences*, 2 (2): 159–170.
- Tong H. 1989. Origine et évolution des Gerbillidae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord. — *Mémoires de la Société géologique de France*, nov. ser., 155: 1–120.
- Webster D.B. 1975. Auditory systems of Heteromyidae: postnatal development of the ear of *Dipodomys merriami*. — *Journal of Morphology*, 146 (2): 377–394.
- Webster D.B., Webster M. 1975. Auditory systems of Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear. — *Journal of Morphology*, 146 (2): 343–376.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ: СТРУКТУРА, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ СОХРАНЕНИЯ

А.К. Бродский

*Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра прикладной экологии;
brodsky-tempus@yandex.ru*

Рассмотрена концепция биоразнообразия как важный компонент современной биологии и политики в сфере экологии, получившая широкое международное признание в связи с Конвенцией Рио-1992.

Кратко охарактеризована структура биоразнообразия, которая формируется тремя её основными «ветвями»: генетическим, видовым и экологическим разнообразием всей жизни.

Отмечено, что в настоящее время темпы вымирания видов в 100–200 раз выше естественных; ожидается, что этот показатель будет быстро возрастать в текущем столетии в связи с увеличением темпов утраты местообитаний. Одна из главных причин состоит в том, что нынешняя стратегия сохранения биоразнообразия не учитывает, или недостаточно учитывает, выгоды от «экосистемных услуг» — обеспечивающих, регулирующих и культурных. Единственный способ избежать конфликта между усилиями по сохранению биоразнообразия и потребностями человечества заключается в следовании принципу устойчивого развития. Эта позиция предполагает рассмотрение биоразнообразия как некой биологической матрицы, определяющей вектор развития общества, и означает включение в стратегию сохранения биоразнообразия определённых рыночных механизмов применительно к вышеуказанным услугам.

BIODIVERSITY: STRUCTURE, PROBLEMS, AND PERSPECTIVES OF CONSERVATION

Andrei Brodsky

*Department of Applied Ecology, Saint-Petersburg State University;
brodsky-tempus@yandex.ru*

Under consideration is the concept of biodiversity as an important component of both the modern biology and environmental policy having received a wide international recognition due to Rio 1992 Convention.

Structure of the biodiversity is briefly characterized, with its three basic recognized “branches”, which are genetic, species, and ecological diversity.

It is noticed that the nowadays species extinction rate is 100–200 times higher than the natural one, and this rate is anticipated to increase rapidly in this century due to increasing rate of habitat loss. One of the main reasons is that the current biodiversity conservation strategy does not take into account, or takes it insufficiently, benefits of the “ecosystem services”, namely provisioning, regulating and cultural ones. The only way to avoid conflict between efforts to conserve biodiversity and human needs seems to follow the principles of sustainable development. This standpoint presumes treating the biodiversity as a kind of biological matrix defining the vector of social development and implies inclusion of certain market mechanisms, as they are applied to the above services, in the biodiversity conservation strategy.

Концепция биоразнообразия занимает важное место в современной науке и экологической политике. С момента подписания многими государствами Конвенции о биологическом разнообразии на Конференции ООН по окружающей среде и развитию в Рио-де-Жанейро в 1992 г. это понятие получило широкое международное звучание. Биологическое разнообразие — уникальная особенность живой природы. Именно благодаря ему формируется структурно-функциональная организация экосистем, обеспечивающая их стабильность и устойчивость к изменениям внешней среды, в том числе вызванным антропогенными воздействиями.

1. Три ветви биоразнообразия

Биологические науки изучают четыре главнейших феномена: жизнь, организм, биосферу и биоразнообразие. Организация живой материи включает три блока, которые соответствуют трём основным уровням: суборганизменный, организменный и надорганизменный. Первый объединяет молекулярную, клеточную, тканевую и органную системы организации, второй соответствует организменной системе, третий включает популяцион-

но-видовую и экологическую системы и биосферу. Биоразнообразие характеризует каждый из трёх основных уровней (рис. 1): без разнообразия органических молекул нет жизни, без морфологического и функционального разнообразия клеток, тканей, органов (или органелл у одноклеточных) нет организма, без разнообразия организмов не может быть экосистем и биосферы. Очевидно, что никакие биологические процессы невозможны вне биосферы и экосистем.

Уровням организации живой материи соответствуют три ветви биоразнообразия: генетическое разнообразие, видовое разнообразие (разнообразие организмов) и экологическое разнообразие (рис. 1). Каждая ветвь в свою очередь подразделяется на уровни, обладающие своими особенностями и составляющие предмет изучения таких биологических наук, как генетика, систематика и экология. Ветви тесно переплетаются, каждая из них необходима для существования жизни на Земле.

Уровень, который объединяет все три ветви, — популяция. Популяционно-видовой уровень организации живого лежит в основе биосферной жизни. На



Рис. 1. Структура и уровни биоразнообразия.

Fig. 1. Structure and levels of biodiversity.

этом уровне происходит реализация едва ли не главного специфического свойства живого — конвариантной редупликации (воспроизведения с изменением), с последующим распространением оказавшихся более приспособленных к данным условиям особей и популяций.

Генетическое разнообразие формирует основу двух других ветвей. За исключением случаев фенотипического полиморфизма генетическое разнообразие часто скрыто от глаз наблюдателя. Его исследование с применением молекулярных и генетических методов показало, что для благополучного длительного существования популяций в нормально меняющейся природной среде необходимо сохранение эволюционно-сложившегося соотношения внутри- и межпопуляционных компонент генного разнообразия (Алтухов, 1999).

Генетическое разнообразие — основа непрерывности эволюционного процесса: в условиях меняющейся среды одни особи получают больше шансов оставить потомство и, следовательно, передать свои гены по наследству по сравнению с теми, кто хуже приспособлен к среде. Особи же, вносящие наибольший относительный вклад в численность производимого потомства, оказывают и наибольшее влияние на его наследственные признаки.

Долгое время в центре внимания биологических наук был организм. Это обстоятельство определило тот факт, что основной и наиболее разработанной ветвью биоразнообразия стало разнообразие организмов, или видовое разнообразие. Под биоразнообразием чаще всего подразумевается множество видов животных, растений, грибов и микроорганизмов. Та-

кое богатое разнообразие видов должно быть систематизировано — причём так, чтобы место вида в системе несло в себе максимально возможную информацию о нём. При разграничении и распределении таксонов по рангам необходимо учитывать такие особенности, как обособленность, то есть величину разрыва между группами, измеряемую не просто в терминах фенетической дистанции, а в терминах биологической значимости: разрывы между таксонами — результат значительных событий в истории группы. По мере подъёма в верхние уровни иерархического ряда возрастают ширина и чёткость разрыва между таксонами, обусловленные различиями в использовании условий среды. На каждом последующем уровне с повышением ранга таксонов число таксонов закономерно падает. Линейный характер этой зависимости сохраняется для самых разных биологических групп (Левченко, 2012).

Наименее разработана ветвь экологического разнообразия. Совокупность видовых популяций образует сообщество, которое взаимодействует с физической средой и составляет с ней неразрывное единство — экосистему. В рамках пределов, установленных физической средой, биотическое сообщество обеспечивает производство первичной и вторичной продукции, поддержание круговорота веществ и устойчивости экосистем по отношению к внешним воздействиям. Причём все это тем успешнее, чем выше биоразнообразие. При этом само сообщество меняется. В результате межвидовой конкуренции происходит сужение экологических ниш и возрастает специализация, увеличивается видовое разнообразие, что в большинстве случаев приводит к повышению устойчивости экосистемы. При нарушаемом внешними силами развитии

экосистемы на смену одному сообществу приходит другое, которое затем сменяется следующим, и т. д. — так длится до тех пор, пока не возникает климаксное сообщество с таким сочетанием приспособительных типов, которое способно установить и длительное время поддерживать равновесие с физической средой.

Подобное равновесие рано или поздно устанавливается на всех этапах ветви экологического разнообразия. Эту ветвь можно представить в виде иерархического ряда экосистем, берущего начало от локального биогеоценоза, который рассматривается здесь как минимальная размерная единица экосистемы, до биосферы — глобальной экосистемы с экотопом, равным планете Земля. На каждом последующем уровне иерархического ряда экосистем возрастает масштаб факторов, от которых зависит равновесие между средой и биотическим сообществом (табл. 1).

Влияние, которое биотическое сообщество оказывает на свойства среды на нижнем (локальном) уровне в процессе развития конечного состояния, неизбежно сказывается на разнообразии более высоких уровней ряда. На каждом из иерархических уровней биосферы биотическое сообщество обеспечивает уровень биоразнообразия, достаточный для успешного функционирования экосистемы. В свою очередь, существование каждого из иерархических уровней биосферы определяется воздействием своего специфического фактора, масштаб которого растёт по мере подъёма в верхние уровни ряда. Биоразнообразие каждого из уровней включает то, что характеризует биоразнообразие нижних уровней, но в том числе оно само, обладая эмерджентными свойствами, включает также некоторые новые элементы, которые отсутствуют на нижних уровнях. В итоге суммарное био-

Табл. 1. Определяющие факторы и специфические элементы экосистем разного иерархического уровня.

Table 1. Regulating factors and specific elements of the ecosystems at different hierarchical levels.

Иерархический уровень	Определяющий фактор	Специфические элементы
Биосфера	Космический	Глобальное биоразнообразие
Экосистемы суши и океана	Геологический	Биологические группы по средам жизни
Биогеографическая область	Эволюционный	Экологические эквиваленты
Биом	Климатический климакс (региональный климат)	Жизненные формы
Ландшафт	Рельеф	Экотипы
Биогеоценоз	Эдафический климакс (локальные условия)	Видовые популяции

разнообразие возрастает по мере подъёма в верхние уровни ряда, достигая максимума на уровне биосферы.

Изменения биоразнообразия на нижнем уровне представляют собой прямое следствие деятельности биотического сообщества, слагаемого из видовых популяций. Такие изменения происходят относительно быстро — в течение нескольких месяцев или лет. И хотя сообщества эдафического климакса могут существовать длительное время, в масштабе времени более высоких уровней они воспринимаются как местные и краткосрочные нарушения. Часть структуры сообщества обусловлена динамическими процессами гибели, замещения и т. п., которые могут остаться незамеченными при крупномасштабном рассмотрении.

Специализация к наиболее эффективному использованию особенностей среды нередко происходит в ущерб адаптивности. Возникает конфликт между

эффективностью и адаптивностью. Это противоречие в известной мере снимается за счет внутривидовой конкуренции, которая приводит к росту генетического разнообразия, благодаря чему в рамках ареала вида в зависимости от рельефа и иных особенностей ландшафта выделяются группы особей, приспособленные к абиотическим факторам данной местности. В пределах ареала вида такие группы — экотипы — приурочены к участкам с неодинаковыми экологическими условиями. Приспособления, весьма полезные для вида в условиях одной части ареала, могут не столь хорошо соответствовать условиям в других его частях.

На следующем, более высоком уровне — уровне биомов — преобразование среды, осуществляемое биотическим сообществом, идёт ещё дальше. Процент площадей, способных поддерживать сообщества в состоянии климатического климакса, различен для разных областей.

Но поскольку стратегия развития любой экосистемы состоит в достижении равновесия с региональным климатом, то главными наземными экосистемами можно считать биомы. Разнообразию биомов достигается за счёт сочетания различных жизненных форм.

На уровне биогеографических областей необходимо учитывать ещё один фактор — видообразование, благодаря которому в разных биогеографических областях сообщества сильно различаются по видовому составу. Организмы, занимающие одинаковые или сходные экологические ниши в разных географических областях, называются экологическими эквивалентами. Экологические эквиваленты — ещё один элемент, который необходимо принимать во внимание при оценке биоразнообразия существующих на Земле биогеографических областей.

Следующий уровень иерархического ряда экосистем — уровень экосистем суши и океана. Так обозначают крупные подразделения биосферы, возникшие под действием геологических сил в историческом прошлом Земли и характеризующиеся неповторимым набором специфических свойств. При всех вариантах таксономического состава абиотических компонентов экосистем существуют однородности более высокого уровня, в которых сохраняется сходный характер основных факторов среды и общий характер связанной с ним части живого покрова. Сходство состава здесь уже не на уровне видов, а на уровне экоморф и жизненных форм. Огромные различия в физико-химических свойствах между наземной и водной средами жизни создают в них совершенно разные условия, к которым в течение длительной геологической истории приспособляются целые комплексы видов. Освоение новой среды жизни со-

провождается появлением новых форм, адаптивной радиацией и повышением общего уровня разнообразия. Успешными оказываются биологические группы, демонстрирующие подчас удивительные приспособления к таким экстремальным факторам среды, как крайняя сухость в пустынях или высокое давление океанических глубин.

Классификация экосистем суши и океана основана на различных подходах к оценке макроструктуры биосферы. Одним из возможных подходов служит выделение «сред жизни». На нашей планете имеется четыре качественно отличные среды жизни: вода, суша (т. е. наземно-воздушная среда), почва и организм (для паразитов и симбионтов). Основанием для их выделения служит характерный для каждой среды комплекс взаимозависимых факторов и свой набор биологических групп, иногда очень высокого ранга. Для каждой из этих сред характерен свой тип взаимодействия организмов со средой. Это вызывает формирование особой комбинации особенностей строения и физиологии. Например, ведущие придонный образ жизни членистоногие могут заметно отличаться по форме тела и способам передвижения, но их дыхание в водной среде может осуществляться за счёт поглощения кислорода через максимально расчленённые дыхательные поверхности типа жабр. На суше членистоногие прибегают к совершенно иному способу получения кислорода — лёгочному или трахейному дыханию.

Другой подход к оценке макроструктуры биосферы предложил В.И. Вернадский, который выделял в ней четыре «плёнки» или сгущения жизни (Вернадский, 1994): поверхностная плёнка океана; донная плёнка, точнее область раздела придонных вод и донных отложений с их

населением; промежуточная между ними масса воды с её населением; поверхность суши.

Как элементы макроструктуры биосферы «среды» или «плёнки» жизни получили название «биосферомероны» (Протасов, 2014). Четыре крупных биосферомерона существенно различаются по своему характеру и сложно выделить общие для всех критерии их внутренней дифференциации. Тем не менее, можно указать на черты сходства между 1-м и 4-м биосферомеронами, что позволяет их объединить в фитосферу по принципу ключевого биотического признака или в фотосферу по признаку основного фактора среды — присутствию солнечного излучения. Для 2-го биосферомерона характерно колоссальное разнообразие физической среды — это и сгущения коралловых рифов, и гидротермальные экосистемы и т. п. В наземном биосферомероне могут быть выделены биомы, различающиеся по принципу соотношения живого, биокосного и косного вещества. Особняком с точки зрения условий для развития биоразнообразия стоят внутренние водные экосистемы.

Биосфера как экосистема глобального масштаба с биотопом, равным планете Земля, объединяет все нижерасположенные уровни со всем тем, что отличает один уровень от других.

2. Разрушение биоразнообразия

Биоразнообразие планеты в глобальном масштабе подвержено влиянию глобальных факторов, таких как геологические процессы, изменение климата, нарушение биогеохимических циклов, экспансия биологических групп. Начиная с антропогенного периода кайнозойской эры определяющую роль в изменении биоразнообразия стали играть антропо-

генные факторы и в первую очередь использование земель для различных целей и широкое расселение чужеродных видов (Бродский, 2012).

Долговременный тренд за последние 500 млн лет состоял в постепенном эволюционном развитии всё более разнообразной биоты. Несмотря на кризисы, которые время от времени сотрясали биосферу, биоразнообразие продолжало расти. Периоды сокращения биоразнообразия в прошлом растягивались на миллионы лет, сохраняя адаптационные возможности экосистем и «подстёгивая» биологическую эволюцию. Согласно современным представлениям (Алексеев, 2000), в фанерозое было восемь массовых вымираний организмов и среди них четыре «великих вымирания». Массовые вымирания характеризуются исчезновением в узком интервале геологического времени большого числа таксонов, принадлежащих к различным систематическим и экологическим группам. После каждого кризиса обилие незаполненных ниш и слабая конкуренция вызывали компенсаторные эволюционные преобразования и появление новых групп из уцелевших остатков прежней фауны и флоры.

С приходом человека характер экологических кризисов изменился. Сейчас происходит катастрофический обрыв множества эволюционных стволов, исчезает генетический материал, «наработанный» природой за миллиарды лет эволюции. По расчётам, ежегодно исчезает порядка 100–200 видов, и в XXI в. исчезнут 50–80 % всех видов живых существ, существовавших до начала промышленной революции. Это на два порядка выше, чем во время нескольких прошлых эпох массового вымирания видов, и на три порядка выше, чем «базовый» естественный темп вымирания (Яблоков и др., 2015).

Изменение любого природного фактора в результате деятельности человека неизбежно приводит к нарушению равновесия экосистемы, следствием чего часто становится её разрушение и утрата природного местообитания. Под этим названием фигурирует как прямое и полное разрушение естественной среды, так и её деградация, т. е. частичное разрушение, утрата ею свойств, необходимых для существования определенных видов животных или растений. Разные типы местообитаний страдают от антропогенной деятельности в различной степени. В случае водных экосистем естественная среда утрачивается чаще всего в результате загрязнения, а такое явление, как биоцентрирование, приводит к гибели в первую очередь хищников высокого порядка. Для наземных экосистем наибольшее значение имеет прямое разрушение, фрагментация. Наиболее уязвимы леса, служащие приютом для большого числа редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных. Так, по данным Института мировых ресурсов процент покрытия суши основными типами местообитаний сегодня разительно отличается от того, каким он был 8000 лет назад. Площадь лесов сократилась приблизительно в половину. Что касается оставшихся лесов, то только половину из них можно рассматривать как относительно нетронутые, крупные природные неповреждённые лесные экосистемы, и только 60% из них не находятся под угрозой исчезновения. Таким образом, площадь естественных лесных экосистем, не находящихся под угрозой исчезновения, снизилась с 62 млн кв. км до всего лишь 8.4 млн кв. км в наши дни (Хански, 2010).

Для млекопитающих в палеонтологической летописи имеется множество дан-

ных, позволяющих оценить естественную скорость вымирания видов. Исходя из этого было установлено, что современная скорость вымирания в 100–200 раз выше естественной. Оценки, основанные на других данных, указывают, что современная скорость глобального вымирания выше естественной от 100 до 1000 раз. Прогнозируется, что скорость вымирания будет быстро возрастать в текущем столетии из-за утраты местообитаний и изменения климата.

На глобальном уровне процесс вымирания видов, вызванный деятельностью человека, неравномерно затрагивает крупные таксономические группы. Из более чем 15 тыс. видов, находящихся под угрозой исчезновения, 12% составляют птицы, 23% — млекопитающие, 32% — амфибии и 31% — голосеменные растения. Недостаток данных по другим группам не позволяет сделать аналогичные выводы.

Всё многообразие причин сокращения биоразнообразия в наши дни можно свести к одной всеобъемлющей — влиянию человека на природные экосистемы. Это влияние может быть прямым и стать причиной сокращения или даже полного исчезновения локальных популяций. В сотнях эмпирических исследований было показано, что независимо от фактической причины вымирания его риск для популяции увеличивается с уменьшением размера популяции. Риск локального вымирания также возрастает с уменьшением площади участка местообитания, поскольку мелкие участки обычно населены небольшими популяциями.

И. Хански (2010) исследовал факторы, определяющие вымирание популяций. Было установлено, что для долговременного существования метапопуляции необходимо, чтобы скорость возникновения новых локальных популяций была

достаточно высока и компенсировала бы локальное вымирание. Но этого не происходит, если участки местообитания очень малы, что обуславливает высокую скорость вымирания, или если эти участки изолированы, что снижает скорость повторных колонизаций. Порог вымирания — это тот случай, когда повторные колонизации едва восполняют локальное вымирание; ниже порога вымирания метапопуляция вымрет, даже если некоторое количество подходящих местообитаний всё ещё сохраняется в данном ландшафте.

Не все виды имеют одинаковую вероятность вымирания; определённые категории видов особенно ему подвержены. В Красной книге МСОП подверженность видов риску вымирания оценивают с использованием пяти групп критериев: размер популяции, особенности распространения, тенденция к сокращению численности, возрастная структура популяции, расчётная скорость исчезновения. Биологические особенности популяции, динамика её численности, темпы сокращения и т. п. действительно часто служат основным убедительным сигналом того, что вид находится на грани исчезновения и необходимо срочно предпринимать меры по его спасению. Однако потенциальная угроза существованию вида подчас возникает намного раньше, ещё до того, как число и численность его популяций угрожающе сокращаются. И обнаружить её может лишь внимательное изучение биологических параметров вида. Их соотношение с индикаторами деградации вида для животных приведено в табл. 2.

В первую очередь исчезают виды, для которых характерны крупные размеры особей, большая продолжительность жизни, низкая способность к расселению, узкая специализация к использованию ресурсов и невысокие темпы размножения.

Виды с такими свойствами приурочены, как правило, к высоким трофическим уровням и особенно характерны для поздних стадий развития экосистемы, когда после ряда промежуточных стадий надолго устанавливается климаксное сообщество. Такие экосистемы в первую очередь становятся объектом хозяйственной деятельности человека. На смену исчезающим из местной фауны и флоры видам приходят виды-эксплеренты с иными характеристиками, которые уже не могут поддерживать устоявшиеся функции экосистем.

В основе устойчивости экосистемы лежит биотическая регуляция круговорота веществ, полноты использования первичной продукции и численности популяций. Подобно тому, как стабильность экосистемы в целом определяется биотическим сообществом, так и эффективность деятельности самого сообщества зависит от экологических возможностей высоких трофических уровней. Но именно животные, занимающие высокие трофические уровни, «страдают» от деятельности человека в первую очередь. Разрушая это звено, человек лишает экосистему возможности сопротивляться внешнему воздействию. Иными словами, основной итог хозяйственной деятельности человека состоит в том, что он, разрушая систему устойчивости природных комплексов, делает их уязвимыми по отношению к видам-вселенцам, загрязнениям разного рода, опасным болезням и иным внешним воздействиям.

3. Сохранение биоразнообразия

В практике сохранения биоразнообразия господствуют два основных подхода, в основе которых лежит внимание либо к популяциям и видам, которым грозит исчезновение, либо к экосистемам как среде обитания угрожаемых видов. В

Табл. 2. Соотношение биологических параметров вида и факторов риска для животных (по: Флинт, 2002, с изменениями).

Table 2. Relation between species biological parameters and risk factors for animals (after Flint, 2002, modified).

Биологические параметры	Индикаторы деградации вида
Численность популяции вида	относительно стабильная, но исходно низкая относительно высокая, но стабильно сокращается исходно малая и продолжает сокращаться негативные изменения в половой и возрастной структуре популяции
Структура и площадь ареала	фрагментация ареала под влиянием антропогенных факторов стабильное сокращение общей площади ареала реликтовый характер ареала ареал эндемичного вида
Экологическая специфика вида	жёсткая и безальтернативная связь с определёнными экологическими факторами (стенобионтный вид) жёсткая связь с определёнными биотопами (стенотопность)
Подвижность (включая регулярные дальние миграции)	повышенная смертность во время дальних миграций изменение традиционных миграционных путей
Отношение к человеку	обострённая реакция на появление человека (антропофобия)

первом случае алгоритм природоохранной стратегии состоит в выборе наименее исследованного и наиболее уязвимогo объекта в той части ареала, где он имеет наименьшую численность и наиболее уязвим. Принимаемые меры по охране природы главным образом направлены на те виды, численность которых уменьшается и они находятся под угрозой вымирания. Многие национальные парки созданы для защиты «харизматической фауны» или определённых видов, которые привлекают внимание публики, являются своего рода символами и очень важны для экотуризма (Примак, 2002). Другие территории охра-

няются с ориентацией на индикаторные виды, наличие которых свидетельствует о здоровом состоянии экосистемы.

В основе разработки мер, направленных на спасение видов, подверженных риску исчезновения, лежат исследования, цель которых состоит в оценке степени уязвимости вида. Начиная с 1970-х гг., Международный союз охраны природы вместе с другими организациями и с помощью многочисленных групп специалистов составляет всемирные Красные книги животных и растений. Списки видов, занесённых в эти книги, ныне основаны на критериях, принятых в 1994 г. По срав-

нению с применявшимися ранее методами оценки статуса видов, находящихся под угрозой исчезновения, новые правила основаны на количественных критериях, характеризующих текущую численность и ареалы популяций, а также их изменения в прошлом.

Для того, чтобы создать полноценную программу сохранения, способную защитить и даже восстановить находящиеся в опасности виды, жизненно необходимо понять состояние их популяций в дикой природе, выявить, как реагируют эти популяции на различные условия, знать историю и экологию этих видов. В последнее время в составлении списков Красной книги всё большее значение приобретают исследования в области исторического развития различных биологических групп с помощью молекулярных и генетических методов. Каждый вид обладает уникальным набором свойств, приобретенных в ходе исторического развития и определивших успех в освоении среды обитания. Вымирание видов означает утерю важных моментов эволюционной истории, причём, чем древнее в геологическом смысле тот или иной вид, тем больший отрезок эволюционной истории окажется утерянным навсегда, если вид исчезнет. Используя генетические и молекулярные методы, исследователи восстанавливают ход исторического развития вида, что позволяет в какой-то степени оценить уязвимость вида, которая тем выше, чем более длинная история «за плечами» данного вида. Подобный подход позволяет перейти от составления длинных не всегда обоснованных списков вымирающих видов к более точному определению наиболее уязвимых видов.

Исследования в этом направлении весьма перспективны для эффективного решения проблем сохранения биоразно-

образия. Хорошей иллюстрацией эффективности такого подхода стало опубликование международной группой учёных из Китая, США, Британии, Израиля, России и Катара комплексной молекулярно-генетической модели, позволяющей по новому оценить структуру популяций разных подвидов тигра и отношения между ними (Hao-Ran Xue et al., 2015). Впервые учёные комплексно описали историческое формирование вида и сам процесс его разделения на подвиды.

Отдавая должное работам по исследованию исторического развития видов, находящихся под угрозой исчезновения, следует признать, что наиболее эффективным путём сохранения биологического разнообразия служит защита среды обитания, содержащей здоровые неповреждённые биотические сообщества. По видимому, это единственный надёжный путь сохранения видов, так как ресурсы и знания, которыми располагают в настоящее время современная наука и практика, достаточны только для того, чтобы спасти в неволе лишь малую часть мировой фауны. Некоторые специалисты настаивают на том, что целью сохранения в первую очередь должны быть сообщества и экосистемы, а не отдельные виды (Grumbine, 1994). Сохранение сообществ позволяет сохранить большое число видов в самовоспроизводящейся структуре, тогда как сохранение отдельных видов зачастую сложно, дорого и неэффективно. Имеются четыре средства сохранения биотических сообществ: организация заповедных территорий, эффективное управление этими территориями, реализация методов сохранения вне заповедных территорий и восстановление биотических сообществ в разрушенной среде обитания.

Первый вопрос, на который необходимо ответить при организации заповедных

территорий, состоит в определении приоритетов сохранения видов и сообществ. Несмотря на то, что основная функция заповедников — не просто служить эталоном природы для экологических исследований, а гарантировать здоровое состояние среды и тем самым поддерживать экологическую устойчивость, на практике при выделении заповедных территорий чаще других используются три следующих критерия:

Уникальность. Биотическому сообществу присваивается статус более высокого природоохранного приоритета, если оно состоит в основном из редких эндемичных видов по сравнению с сообществом, образованном обычными широко распространенными видами;

Уязвимость. Виды, стоящие на грани вымирания, требуют более высокого приоритета по сравнению с теми, которым не грозит вымирание;

Полезность. Виды, представляющие для человека ценность в настоящем или в будущем, заслуживают более высокого приоритета по сравнению с видами, не приносящими очевидной пользы. Так, например, дикие родственники пшеницы потенциально могут быть полезны при селекции улучшенных культурных сортов, так как обладают большим резервом генетического разнообразия. Внимание человека привлекают также биотические сообщества, имеющие общую экономическую ценность, например, заболоченные участки побережья.

На 1998 г. в мире насчитывалось около 4500 строго охраняемых природных территорий, которые покрывали площадь в 500 млн га, и 5899 частично охраняемых территорий, покрывавших 348 млн га (Примак, 2002). На первый взгляд эти цифры кажутся впечатляющими, но на деле такие территории составляют лишь

6% поверхности суши. И только 4% общей поверхности суши попадает под режим строгой охраны в статусе научных заповедников, национальных парков, национальных памятников природы. Соотношение охраняемых и неохраняемых территорий сильно варьирует в разных странах. Кроме того, следует отметить, что сохранение морских акваторий заметно отстает от охраны территорий суши. В настоящее время только 1% морских акваторий включён в число охраняемых, в то время как для сохранения уменьшающихся рыбных запасов требуется придать такой статус 20% акваторий (Costanza et al., 1998).

Нередко задачу охраны того или иного природного комплекса нельзя решить в рамках одной особо охраняемой природной территории (ООПТ), что заставляет специалистов объединять ресурсы нескольких ООПТ. Создание сетей ООПТ ведётся в большинстве стран мира. Идея образования экологических сетей закономерно развивалась от региональных и местных проектов до программ на континентальном уровне, с целью интеграции существующих и планируемых охраняемых территорий. В этом состояла конечная цель Директивы ЕС по местообитаниям: образовать к 2004 г. всеобъемлющую сеть охраняемых территорий, известную как «Природа 2000». Эта сеть помогает выполнять обязательства, взятые в рамках Конвенции по биоразнообразию, а также предоставляет средство гарантировать охрану видов и местообитаний, перечисленных в названной Директиве.

Существующая сеть ООПТ работает лучше, чем гипотетическая сеть, равномерно покрывающая Землю, но несколько хуже, чем альтернативная сеть с такой же общей охраняемой площадью, но с предпочтительным размещением запо-

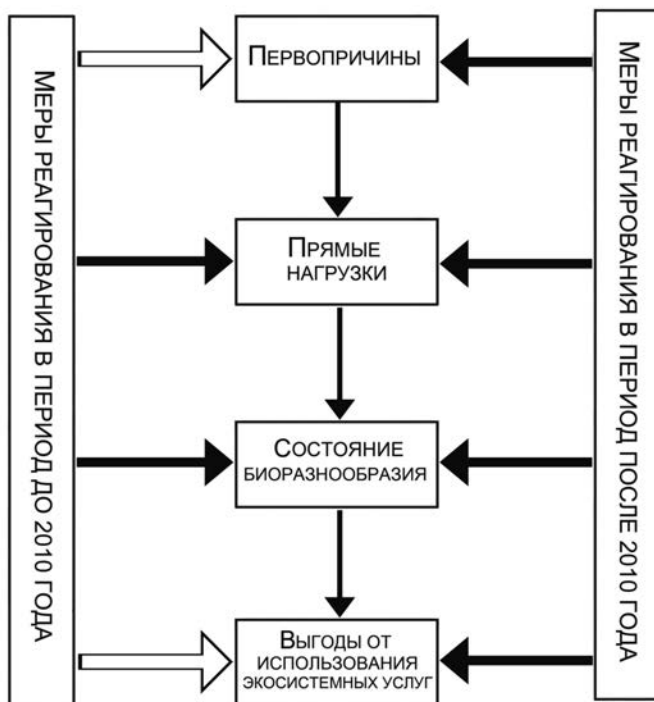


Рис. 2. Меры реагирования на утрату биоразнообразия до и после 2010 г.

Fig. 2. Measures of reaction on biodiversity loss before and after 2010.

ведников в тропических регионах. Несомненно, сеть охраняемых территорий с имеющейся на данный момент общей площадью была бы особенно эффективна, если бы она охватывала 25 признанных наиболее значимыми по биоразнообразию мест земного шара (Myers et al., 2000). Такие места, получившие название «горячие точки» биоразнообразия, составляя ничтожную часть всей поверхности суши, включают 44% видов сосудистых растений, 35% птиц, млекопитающих, рептилий и амфибий. Большинство «горячих точек» биоразнообразия приурочено к тропикам, горным районам и островам. Значительная концентрация в них видов, подверженных риску исчезновения, объясняется не только высоким уровнем эндемизма,

но и тем, что тёплые влажные регионы тропиков населены видами, имеющими солидный геологический возраст. Такие виды жёстко связаны со своей благоприятной, неменяющейся длительное время средой, что делает их особо уязвимыми к антропогенному воздействию на среду их обитания: исчезают тропические леса — исчезают и многие населяющие их виды. Недаром «горячие точки» биоразнообразия порой рассматривают либо как «колыбель» биоразнообразия, либо как его «музей» (Mace et al., 2003).

4. Причины, по которым цели не были достигнуты

Несмотря на отдельные успехи в деле сохранения биоразнообразия, к числу которых можно отнести спасение отдель-

ных видов и популяций, организацию ООПТ, общая негативная тенденция сокращения биоразнообразия сохраняется. В 2002 г. в Йоганнесбурге на Второй международной конференции ООН по окружающей среде и развитию мировые лидеры постановили достичь существенного сокращения темпов утраты биоразнообразия к 2010 г. в форме вклада в борьбу с нищетой и на благо всех форм жизни на Земле. К настоящему времени стало очевидным, что поставленных целей достичь не удалось.

Итоги реализации намеченной на 2010 г. цели подведены в третьем докладе «Глобальная перспектива в области биоразнообразия» (2010). Анализ итогов реализации поставленной цели позволяет сделать ряд выводов, которые необходимо учитывать при планировании и координации дальнейшей деятельности, направленной на замедление темпов сокращения биоразнообразия. Основным выводом состоит в том, что меры реагирования на сокращение биоразнообразия в период до 2010 г. ограничивались учётом прямых нагрузок и реакции на них (рис. 2). В то же время недостаточное внимание было уделено первопричинам негативных изменений биоразнообразия, а также тому, насколько сокращение биоразнообразия сказывается на эффективности функционирования экосистем и, следовательно, на качестве услуг, предоставляемых экосистемами.

От внимания исследователей ускользала взаимосвязь первопричины, например, растущей потребности населения в ресурсах, с факторами угрозы для биоразнообразия, например, упрощением структуры экосистем, их загрязнением и т.п. Как следствие этого, в большинстве случаев первопричины утраты биоразнообразия не устранялись. Положение усугублялось тем, что параллельно с устранением

причин сокращения биоразнообразия не принимались меры по обеспечению долгосрочных выгод от нормально функционирующих экосистем. Принимавшиеся меры редко соответствовали масштабу и сложности задач, для решения которых они предназначались.

Для того, чтобы разорвать или по крайней мере ослабить связь между первопричинами и прямыми нагрузками на биоразнообразие, необходим учёт в достаточной степени услуг, предоставляемых экосистемами (рис. 3). Структура экосистемных услуг включает три жизненно важных блока: обеспечивающие услуги, регулирующие услуги, услуги культурного характера. Обеспечивающие услуги (пища, различные материалы, топливо и т. п.) иногда рассматривают как составляющие прямой коммерческой ценности биоразнообразия в противовес непрямой коммерческой ценности, которая, собственно, и составляет услуги. Каждый из этих блоков и все они вместе в различных комбинациях обеспечивают такие составляющие высокого качества жизни человека, как материальная основа жизни, безопасность, здоровье и оптимальная структура социальных связей.

Представление об экосистемных услугах позволяет по-новому взглянуть на условия сохранения биоразнообразия в зависимости от характера и интенсивности воздействия на экосистемы. Система связей между элементами, определяющими успех в деле сохранения биоразнообразия, и прямыми нагрузками на экосистемы (рис. 4) показывает, что сокращение экосистемных услуг автоматически вызывает рост первопричин, т. е. вся система действует по принципу обратной связи, где биоразнообразию выступает в роли «рабочего элемента». Отсюда следует вывод о необходимости усиления мер по сохра-



Рис. 3. Влияние биоразнообразия на качество жизни человека и уязвимость биоразнообразия по отношению к глобальным факторам.

Fig. 3. Impact of biodiversity on human life quality and on biodiversity vulnerability to the global factors.

Тёмными стрелками показаны важнейшие связи: влияние биоразнообразия на функционирование экосистем и через это на «экосистемные услуги», от которых зависит качество жизни человека.

Dark arrows show the most important relations: the impact of biodiversity on the functioning of ecosystems, and through that to the “ecosystem services”, on which the human life quality depends.

нению биоразнообразия как основного условия повышения качества жизни людей.

В будущем для обеспечения эффективного сохранения, восстановления и разумного использования биоразнообра-

зия, а также создания условий для эффективной «работы» экосистем, предстоит расширить деятельность, переместив её на новые уровни и в новые масштабы. Для достижения этого предлагается ряд

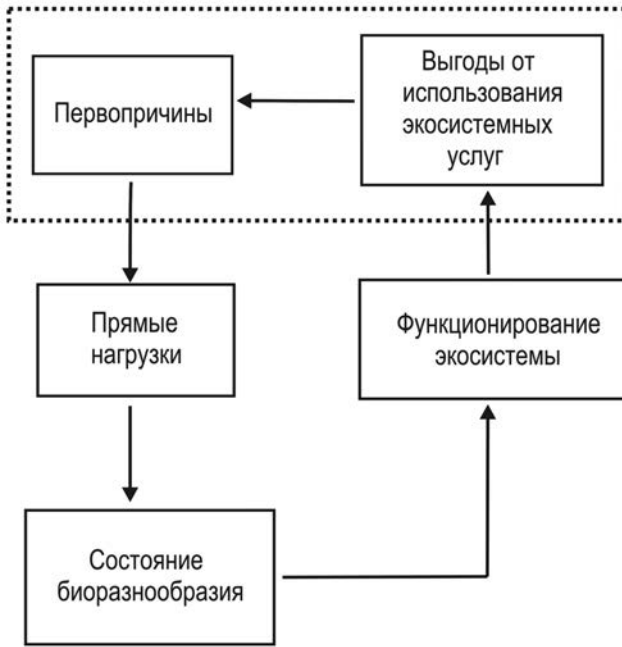


Рис. 4. Упрощенная схема регуляции биоразнообразия по принципу обратной связи. В пунктирной рамке показаны элементы, которые необходимо принимать во внимание с учётом выгод от использования экосистемных услуг.

Fig. 4. A simplified scheme of biodiversity regulation by the feedback principle. The dotted frame includes elements that are to be taken into consideration with the regard of benefits of using ecosystem services.

мер, далеко выходящих за рамки сугубо экологических проблем и включающих такие вопросы, как повышение эффективности использования земельных, водных, морских и иных ресурсов, улучшение пространственного планирование для защиты районов, важных с точки зрения сохранения биоразнообразия, ликвидация каналов перемещения инвазивных видов и т. п. Должны быть включены меры экономического и социального характера: использование ценообразования, финансовой политики и других механизмов, позволяющих отразить реальную ценность экосистем, предоставляемые ими услуги в качестве мощных стимулов для изменения тен-

денций к разрушению. Решающую роль должны сыграть национальные программы или законодательства для создания благоприятных условий поддержки инициатив «снизу» при ведущей роли общин, местных органов власти или предприятий.

Общая идея статьи о состоянии и перспективах сохранения биоразнообразия состоит в том, что проблему утраты биоразнообразия нельзя рассматривать в отрыве от таких проблем, как борьба с нищетой, улучшение здоровья, обеспечение процветания и безопасности нынешнего и будущих поколений. Достижению каждой из этих целей препятствуют существующие тенденции в состоянии и функци-

онировании наших экосистем. В то же время, достижению каждой из них будут способствовать действия по сохранению биоразнообразия и то внимание, которого оно заслуживает.

Внимание к проблемам сохранения биоразнообразия перемещается из чисто экологической сферы в сферу экономических и социальных проблем. Успешное решение проблем сохранения биоразнообразия возможно лишь в рамках концепции «устойчивого развития»: биоразнообразие понимается как своеобразная биологическая матрица, определяющая вектор социального развития человечества.

Литература

- Алексеев А.С. 2000. Типизация фанерозойских событий массового вымирания организмов. — Вестник Московского госуд. универ. Сер. 4. Геология, 5: 6–14.
- Алтухов Ю.П. 1999. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия. — Алтухов Ю.П. (ред.). Энциклопедия. Современное естествознание. Том 2. Общая биология. Москва: Наука Флинта. С. 150–160.
- Бродский А. 2012. Ускользающая реальность. Прошлое, настоящее и будущее биоразнообразия. Санкт-Петербург: ДЕАН. 171 с.
- Вернадский В.И. 1994. Живое вещество и биосфера. Москва: Мысль. 672 с.
- Глобальная перспектива в области биоразнообразия 3. 2010. — Монреаль: Секретариат Конвенции о биологическом разнообразии. 94 с. <https://www.cbd.int/doc/publications/gbo/gbo3-final-ru.pdf>.
- Левченко В.Ф. 2012. Биосфера: этапы жизни (эволюция частей и целого). Санкт-Петербург: Свое Издательство. 263 с.
- Примак Р.Б. 2002. Основы сохранения биоразнообразия. Москва: Изд-во НУМЦ. 255 с.
- Протасов А.А. 2014. Макроструктура биосферы и место в ней биогеома. — Биосфера, 5 (4): 384–392.
- Флинт В.Е. 2002. Сохранение редких видов в России (теория и практика). — Гусев М.В., Мелехова О.П., Романова Э.П. (ред.). Сохранение и восстановление биоразнообразия. Москва: Изд-во НУМЦ. С. 11–109.
- Хански И. 2010. Ускользающий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 340 с.
- Яблоков А.В., Левченко В.Ф., Керженцев А.С. 2015. Очерки биосферологии 1. Выход есть: переход к управляемой эволюции биосферы. — *Philosophy & Cosmology*, 14: 92–118.
- Costanza R. Andrade F., Antunes P. et al., 1998. Principles for sustainable governance of the oceans. — *Science*, 281: 198–199.
- Grumbine E.R. 1994. What is ecosystem management? — *Conservation Biology*, 8 (1): 27–38.
- Hao-Ran Xue, Nobuyuki Yamaguchi, Carlos A Discoll et al. 2015. Genetic Ancestry of the Extinct Javan and Bali Tigers. — *Journal of Heredity*, 106 (3): 247–257.
- Mace G.M., Gittleman J.L. Purvis A. 2003. Preserving the Tree of Life. — *Science*, 300: 1707–1709.
- Myers N. Mittermeier R.F., Mittermeier C.G. et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. — *Nature*, 403: 853–858.

БИОГЕОГРАФИЯ АНТРОПОЦЕНА СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ: К МЕТОДОЛОГИИ ОЦЕНКИ АКТУАЛЬНОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ

А.А. Тишков

Институт географии РАН; tishkov@biodat.ru

С позиций современной биогеографии обосновывается необходимость выделения для Северной Евразии особой геологической эпохи — антропоцена. В ней антропогенное влияние на биоту Земли достигает уровня, когда выявляемые тренды её изменений становятся необратимыми: вымирание видов растений и животных, трансформация ландшафта, формирование новых местообитаний и антропогенных модификаций экосистем с редуцированным составом аборигенной биоты, инвазии чужеродных видов, перестройки региональных сукцессионных систем, становление новых биогеографических рубежей и пр. Показана необходимость осмысления новой биогеографической феноменологии, прогноза ожидаемых изменений и поиска новых способов сохранения и восстановления биоразнообразия.

BIOGEOGRAPHY OF ANTHROPOCENE OF NORTHERN EURASIA: A METHODOLOGY FOR ASSESSING THE ACTUAL BIODIVERSITY

A.A. Tishkov

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences; tishkov@biodat.ru

From the standpoint of modern biogeography, the rationale for recognition of a particular geological era, the Anthropocene, for Northern Eurasia is substantiated. With it, anthropogenic impact on the Earth biota reaches a level where detected trends of its changes become irreversible. These include extinction of plant and animal species, landscape transformation, forming of new habitats and human modifications of the ecosystems with a reduced composition of native biota, invasion of alien species, restructuring of the regional succession systems, establishment of new biogeographic boundaries, etc. The necessity of a new understanding of the biogeographic phenomenology, a forecast of anticipated changes, and search for new ways of preserving and restoring biodiversity is indicated.

1. Введение

В биогеографической литературе активно обсуждаются специфические для последних тысячелетий и столетий новые тренды биоты и биогеографические феномены, которые могут индцировать антропоцен: вымирание видов растений и животных, необратимая трансформация ландшафта, повсеместное формирование новых местообитаний и антропогенных модификаций экосистем с редуцированным составом биоты, инвазии чужеродных видов, филоценогенетические перестройки региональных сукцессионных систем, формирование новых биогеографических рубежей и пр.

Пауль Крутцен и Юджин Стёрмер (Crutzen, Stoermer, 2000; Editorials, 2011), а также Элс Экарт (Eckart, 2010), в соответствии с принятыми в исторической биогеографии и эволюционной географии критериями, предложили выделение для Северной Евразии новой геологической эпохи — *антропоцена*. Её отличительной особенностью указывается сильнейшее антропогенное влияние на биоты Земли: оно достигло уровня, когда тренды её изменений становятся необратимыми. В работах названных авторов показано, как это понятие соотносится с представлениями о последних геологических эпохах — плейстоцене и голоцене, имеющих свое характерное время и свои особенности пространственной организации биоразнообразия, а также с понятием *«техноцен»*, предложенным зоологом Н.К. Верещагиным (2002).

Что такое антропоцен? Как это понятие соотносится с учением В.И. Вернадского о ноосфере, с представлениями о последних геологических эпохах

— плейстоцене и голоцене, имеющих свое характерное время и особенности пространственной организации биоразнообразия? Какие биогеографические тренды и новые феномены могут индцировать антропоцен? Эти вопросы с недавних пор волнуют географов, которые как представители синтетической науки, наиболее близкой к изучению меняющейся природы Земли, желают найти алгоритм понимания нарождающейся новой геологической эпохи.

Антропоцен — «неформальный геохронологический термин, обозначающий геологическую эпоху с уровнем человеческой активности, играющей определяющую роль в состоянии сухопутных ландшафтов Земли» (Editorials, 2011, p. 254).

Если голоцен, современная геологическая эпоха, «составляющая последний, не закончившийся ещё отрезок антропогенного (четвертичного) периода геологической истории Земли» послеледниковья, то критерии, взятые в основу его выделения, могут с полным основанием использоваться и для уточнения временных границ современного периода развития нашей планеты — антропоцена. Как мы видим, такими критериями для выделения геологической эпохи является не климат, а характер «наследуемой» геологической деятельности на поверхности Земли. Глобальная климатическая система оказалась необычайно устойчивой, регулируемой прежде всего экзогенными (космическими) факторами и, в меньшей степени, эндогенной разномасштабной цикликой — проявлением внутренней самоорганизации, в которой «первую скрипку» играет мировой океан и атмосферная циркуляция. И если на данном отрезке истории

Земли в принятых масштабах времени климат инвариантен, то критериями выделения антропоцена должно быть то, что отличало бы его от предыдущих геологических эпох — плейстоцена и голоцена.

Авторы термина «антропоцен» — Пауль Крутцен и Юджин Стёрмер (Crutzen, Stoermer, 2000; Editorials, 2011) — основной упор делали и делают на *масштабную деятельность человека* в последние столетия, в основном после промышленной революции. Однако и в плейстоцене и в голоцене она, за счёт переложной системы хозяйствования, широкого использования огня и избирательной охоты, существенно преобразовала планету, изменив её физические, химические и биологические характеристики: например, альbedo поверхности, геохимический и гидрологический режим водоёмов суши, размеры и структуру морских мелководий, интенсивность накопления озёрных отложений (сапропеля), и, наконец, состав биоты. Через эти первичные изменения менялся климат, гидрология суши, условия для миграций организмов, их продукционная и биогеохимическая активность, шло массовое вымирание животных, формировались антропогенные субклимаксы растительного и почвенного покрова.

Действительно, уже несколько тысячелетий роль человека на Земле сопоставима с геологической деятельностью по масштабам проявления, интенсивности действия и необратимости последствий. Но именно в последние тысячелетия наиболее остро проявились важные черты «геологической работы» человека — сопоставимые по пространственно-временным масштабам с геологическими преобразованиями среды и необратимость её антропогенных изменений.

Выделяя среди характерных черт последних геологических эпох такое яв-

ление, как сближение характерных времён событий и явлений (оледенений и межледниковий, морских трансгрессий и регрессий, циклов изменения химизма атмосферы, потеплений и похолоданий, аридизации и гумидизации климата, интенсивности седиментации и физико-географических процессов на полярных окраинах), можно определить, что следующая эпоха должна преемственно ещё больше отражать «сжатие» временных интервалов необратимых изменений. При этом человечество по-прежнему не в силах масштабно менять ход внешних по отношению к ландшафту естественных процессов на Земле, определяемых в первую очередь космическими факторами, но оно меняет их ритмику и расширяет диапазон (амплитуду) изменений. Следствием этого и стало формирование с позиций биогеографии условий для начала новой геологической эпохи:

— установление в пределах последних тысячелетий и столетий для разных компонентов окружающей среды, прежде всего биоты, и разных явлений устойчивых трендов, по совокупности которых можно определить *временной континуум старта антропоцена*;

— *необратимость изменений* окружающей среды и свойств её отдельных элементов (химизма атмосферы и гидросферы, трансформации поверхности Земли и условий биогеохимической работы организмов, вымирание видов животных и растений и др.);

— *формирование качеств неореликтовости и новой рефугиальности* для экосистем, растительности и биоты в целом, которые сформировались в отличных от современных условиях среды, а в настоящее время не успевают адаптироваться к её новым состояниям, становятся реликтами прошлых эпох и не занимают

потенциально возможный ареал на Земле. При этом возникает эффект «сжатия пространства», когда исходное природное состояние (рельефа, почв, растительности, животного населения) характерно для сравнительно небольших по площади, часто нерепрезентативных территорий, а всё остальное пространство как раз и есть проявление нового времени — антропоцена (природа Западной Европы, степи Европейской России, саванны Африки, где близкое к естественному состояние сохраняется в основном в заповедниках и национальных парках);

— даже после прекращения воздействия человека на ландшафты определённых территорий и акваторий, восстановление их исходных параметров (химического состава атмосферы после предотвращения загрязнения, стока рек после разрушения плотин, состава лесов после их массовых многократных рубок, биоразнообразия после избирательного использования и пр.) не происходит, а наблюдаются *конвергентные с исходными, менее устойчивые новые состояния*. Они в совокупности и определяют картину новой эпохи: для атмосферы — новые химические константы состава, для рек — новый режим стока и возможности для самоочищения воды, для рельефа — новые формы, характер и интенсивность эрозионных процессов и формообразования, для озёр — режим трофности и накопления сапропеля, для биоты — новые сукцессионные системы, которые включают не только аборигенные, но и инвазийные виды;

— необратимые *антропогенные элементы структуры и динамики современных ландшафтов*, в т. ч. квазиприродных. Так, сравнительно недавно при детальном анализе многоспектральных космических снимков лесов Валдайской возвышен-

ности выявлена наследуемая аграрная фрагментация современного ландшафта, элементы антропогенной мозаики которого составляют около 2 га (Белоновская и др., 2014), в т. ч. для территорий, для которых доказано отсутствие земледелия около 400 и более лет.

Доминирование по площади антропогенных модификаций экосистем (морских и сухопутных) и их включение в филоценогенетическую систему (в эволюционные преобразования экосистем) — важная отличительная черта антропоцена. До его старта в плейстоцене и голоцене среди глобальных факторов филоценогенеза, связанных с человеком, действовали только огонь и избирательная охота на крупных млекопитающих, которые всё же вписывались в формулу «человек есть часть природы» и сопровождалась самовосстановлением биоты. Правда, и в том, и в другом случаях эволюционный отбор биоты под контролем первобытного человека шёл нарастающим темпом, влияя, например в случае с охотничьей фауной, на наследуемый экстерьер животных и на предрасположенность к одомашниванию, а в случае возрастающего действия огня — на формирование целого комплекса пирогенных фитоценозов, включая сосняки, маквис, гарригу, чапараль, саванны, степи, прерии, вальды, вельды и пр. (Тишков, 2003, 2005а,б).

2. Мировоззренческие основы биогеографии антропоцена

Ранее (Тишков, 1998, 2011; Котляков, Тишков, 2009) было показано, что развитию современной географии мешает недостаточный уровень её гуманизации и отсутствие чётких нравственных принципов во взаимодействии с практикой, в первую очередь отсутствие механизма ответственности перед будущими поко-

лениями за интеграцию географических знаний и географических прогнозов в повседневную деятельность человека. Как ни странно, но именно недостаточный учёт в анализе и синтезе географических знаний актуальной картины приводит к ложному представлению о безграничных масштабах экстраполяционной значимости географических данных, полученных при изучении т. н. «природных ландшафтов», «природных состояний», «фоновых параметров среды», «ненарушенных территорий», «популяции в естественных местообитаниях» и т. д. Например, сведения о фауне степного заповедника имеют ограничения экстраполяции в пределах 2–3% от прежнего ареала степной зоны, а данные о составе флоры и растительности зрелых девственных средне- и южно-таёжных лесов Европейской части России — в диапазоне 10–15% от площади природной зоны.

Современные исследования биогеографов на охраняемых природных территориях и на небольших участках сохранившейся природы, по сути, малоценны для географических экстраполяций. Так, биогеографические характеристики внутренних водоёмов страны настолько трансформированы изменениями гидрохимических параметров (например, их трофности), преднамеренной и непреднамеренной интродукцией фауны, что все их географические сопоставления и заключения по результатам анализа состава и функционирования экосистемы возможны лишь при учёте антропогенной составляющей в структуре, функционировании, динамике и эволюции. Большинство современных ландшафтов, экосистем и биот Северной Евразии, а также многих других регионов планеты, представляет собой результат тысячелетнего контроля со стороны хозяйственной деятельности

человека и сопровождающих её процессов трансформации — роста частоты пожаров и рубок леса, усиления выпаса скота, развития эрозии, регуляции стока, загрязнения среды, эвтрофирования водоёмов и интенсивного накопления донных отложений, фрагментации ландшафта, избыточности и избирательности промысла охотничьей фауны, контроля численности популяций хищных животных и т. д.

Ещё в середине XIX в. известный немецкий географ К. Риттер писал, что Земля не только самостоятельно развивается, но и служит ареной многообразной деятельности человека. Этот тезис с большой определённой пропагандировал Джон Марш в США, подчёркивавший активный характер воздействия общества на природу. В его книге «Человек и природа» 1866 г. деятельность людей сравнивалась с мощным геологическим процессом, выдвигался призыв к изучению этого фактора. А видный французский географ Элизе Реклю считал, что современную природу необходимо понимать как результат естественного и антропогенного воздействий и определённо указывал, что география является социальной наукой, которая стремится установить гармонию природы и человека (Котляков, Тишков, 2009).

Именно в таком мировоззренческом окружении создавались основы современной отечественной физической географии, в т. ч. трудами представителей школы В.В. Докучаева — Г.Н. Высоцким, Г.Ф. Морозовым, Л.С. Бергом, А.А. Борзовым, В.Н. Сукачёвым, Р.И. Аболиным, А.А. Григорьевым и др. Л.С. Берг считал, что «география есть наука о ландшафте», а конечной целью географических исследований является изучение и описание ландшафтов, как природных, так и культурных. Но надо понимать, что география конца XIX в. была противоречи-

ва в отношении определения предмета и содержания, что служило выражением её «дуалистического» характера, пытающегося соединить знания о природе Земли, преобразуемой человеком, со знаниями о человеке и обществе.

Господствующим направлением этого периода в географии, в противовес мнению Э. Реклю, было естественнонаучное направление русской школы, во многом перенявшей взгляды А. Геттнера (1925). Ещё А.Н. Краснов называл географию «философией естествознания», подразумевая её синтетическое содержание и обязательную актуализацию предмета исследований, т. е. учитывающую антропогенную составляющую (Голубчик и др., 1998). А. Геттнер (1925), будучи сторонником единой географии, сводил её к страноведению и ландшафтоведению, рассматривая человека и последствия его деятельности как компоненты природного ландшафта. По нашему мнению, отход от «геттнеровской географии» привёл многих российских географов к методологической ошибке — к *отказу от актуализации исследований*, к обязательному разделению предмета и объекта исследований на «природные» и «неприродные», к нежеланию воспринимать, как писалось в некоторых публикациях 1940-х и 1950-х гг., идеи «буржуазной географии» о «заполненном пространстве», где всегда присутствует человек и следы его деятельности. Ведь по А. Геттнеру география — хорологическая наука о земной поверхности, изучающая пространство и пространственные взаимоотношения, где предмет исследований — «индивидуальные земные пространства и места», «устойчивые взаимоотношения в каждой местности» (Геттнер, 1925, с. 55). Человек с его духовной культурой и хозяйственной деятельностью является частью

любого ограниченного пространства. По сути, именно такое понимание предмета исследований делали географию наукой, изучающей антропоген, — в противовес другим естественным наукам, изучающим прошлые состояния природы, вне глобального воздействия человека.

Хорологическая концепция А. Геттнера не акцентировала развитие пространственных отношений во времени и давала «конечную» картину. Особенно жёсткой критике, хотя и не всегда объективной, идеи А. Геттнера подверглись в 1940-х и 1950-х гг. в рамках травли Л.С. Берга и А.А. Григорьева (см.: Тишков, Мурзаева, 2008; Тишков, 2015а). Пик этих абсурдных обвинений, прозвучавших в многочисленных статьях и в выступлениях сотрудников Института географии на специальном заседании Учёного совета, пришёлся на начало 1950-х гг. Приведу цитату из статьи В.А. Витизевой (1950, с. 96), будущего видного экономгеографа и ректора Сыктывкарского государственного университета, а в те годы — аспирантки института:

«У этих учёных [Л.С. Берга и А.А. Григорьева. — А.Т.] имелись крупные теоретические ошибки. Представления академика Григорьева о «едином географическом процессе» как предмете географической науки далеки от марксистской постановки этого вопроса. Он совершал грубую ошибку, смешивая законы развития природы с законами общественного развития. Академик Григорьев отказался от своей порочной теории, однако аналогичные, ошибочные взгляды ещё сохранились у многих географов. У академика А. А. Григорьева имеются и другие теоретические ошибки. Нельзя, например, согласиться с его «законом интенсивности физико-географического процесса», якобы присущего различным природным зонам, и др. Не меньший вред причинили теоретическому фронту географии ошибки

и других географов. «Гармоническое» понимание ландшафта, хорологический подход к географии, геттнерианская классификация наук, которые ранее отстаивал Л.С. Берг и которых придерживаются ещё поныне некоторые ландшафтоведы, ничего общего не имеют с диалектическим материализмом».

А.Г. Исаченко (1971), как бы продолжая эстафету политизированных дискуссий в географии начала 1950-х гг., писал: «Геттнеровская хорологическая концепция в известной мере может рассматриваться как вершина буржуазной географии конца XIX – начала XX вв., но вместе с тем и как наиболее концентрированное выражение её кризиса» (с. 255). Спустя более 40 лет он повторил эти мысли применительно к анализу становления ландшафтоведения в России (Исаченко, 2014).

Идеи создания теории единства актуальной географии, у которой предмет исследований — меняющаяся под воздействием человека Земля, — уступили место стремительному дроблению науки на мелкие дисциплины, каждая из которых строила свою методологию исходя из постановки «чистого опыта» без учёта воздействия человека на объект её исследований (климат, воды, рельеф, почвы, растительность, фауну), убирая человека из ландшафта, а значит и отдаляя общественную географию (экономическую, социальную, политическую) от физической географии и делая всё более невозможным их единство и страноведческий синтез. Для биогеографии такой подход оказался чреват методологическим кризисом, в основе которого — позиция «вижу одно, а пишу о другом» и не всегда удачные попытки соединить принципы классической биогеографии с подходами синтеза знаний о современном распространении организмов на Земле. В этой ситуации постановка вопроса об антропоцене не имела бы под

собой никаких фундаментальных основ. Мы же стоим на позициях, что в географии и тем более в биогеографии пришло время актуализации предмета и объекта исследований.

Несомненно, оценка роли необратимо преобразующего природу Земли антропогенного фактора получила воплощение ещё в первой половине XX в. в работах В.И. Вернадского (1994). Эта сила меняет биогеохимические процессы и в конечном итоге перестраивает естественные циклы миграции вещества и потоки энергии, в т.ч. углерода. Преобразование биосферы под влиянием осознанной человеческой деятельности, по В.И. Вернадскому (1994), приведёт к становлению ноосферы: «как мы увидели, геологически мы переживаем сейчас выделение в биосфере царства разума, меняющего коренным образом и ее облик, и ее строение, — ноосферы» (с. 127).

Можно по разному оценивать соотношение концепции антропоцена с идеями К. Риттера, Дж. Маршала, Э. Реклю, А. Геттнера, В.В. Докучаева и В.И. Вернадского, но важно признать методологическую ценность всех подходов, которые способны интегрировать географические знания и прогнозы в повседневную деятельность человека, не отдаляя (разделяя) и не противопоставляя человека и природу, что с нашей точки зрения можно считать нарушением норм *географической этики* (Котляков, Тишков, 2008, 2009). Определив начало новой геологической эпохи — антропоцена, мы по сути предупреждаем человечество о коренных, часто необратимых и негативных в отношении качества окружающей среды, перестройках природы, а с другой — даём географический прогноз как мощный научный инструмент, который по определению будет востребован обществом. Кроме то-

го, мы подчёркиваем условность таких понятий в географии, как «нарушенная природа», «природный ландшафт», «фоновый мониторинг» и вслед за Удо Шикхоффом (Schickhoff et al., 2014) отмечаем, что именно биогеографии как наука со сложившимся синтетическим характером, многообразием междисциплинарных подходов и методов при актуализации объектов и явлений способна индикативно подтвердить начало нового этапа развития природы Земли и необратимость её изменений. А принимая во внимание положения, выдвигаемые Эккартом (Eckart, 2010), действительно можно говорить и о «новом шансе» для развития географии, который даёт актуализация меняющейся природы, или об эволюционном наполнении методологии актуальной биогеографии (Cox, Moore, 1993; Тишков, 2013).

В отличие от предшественников (Editorials, 2011; Steffen et al., 2011), автор настоящей статьи отодвигает границы начала антропоцена в Северной Евразии на первые века нашего времени, на климатический период «римского оптимума» — около 2000 лет назад (Тишков, 2015a). В то время оказалось возможным массовое расселение народов, были внедрены новые технологии земледелия, железные орудия, активно использовалась в хозяйстве одомашненная лошадь, за счёт чего стали доступны для освоения значительные водораздельные пространства Евразии, а не только её прибрежные территории вблизи морей, озёр и рек.

3. Современные биогеографические тренды и старт антропоцена

Анализ палеоклиматической, палеогеографической и палеоэкологической информации показывает, что рубежность в динамике развития (естественной цикличности и трендах) природы наступила во

второй половине голоцена после завершения атлантического оптимума и формирования системы и границ природных зон, близких к современным (около 5 тыс. лет назад). В этот период очаговые антропогенные трансформации естественной растительности в результате выжигания и рубки лесов, переложной системы распашки и пастьбы, регулирования стока рек и их последствий (например, смыв почв в результате водной эрозии) стали приобретать фронтальный характер на материках, меняя необратимо дигрессивно-демутационные ряды сукцессий по составу участвующих в них видов растений и животных и по скорости восстановления до исходного состояния. Мощные цивилизации Европы, Северной Африки, Азии, Северной и Латинской Америки в период атлантического оптимума и в последующие продолжительные периоды потепления, когда средние температуры и количество осадков были выше современных показателей, получили дополнительные импульсы развития. Происходило расширение зоны хозяйственного освоения суши до пределов, допустимых с позиций доступных на тот период времени технологий — управления огнём (направленные палы на пастбищах, использование огня при охоте и подсечно-огневое земледелие), обработки земли, приготовления и запасаения пищи, освоения водных транспортных путей, селекции в зерновом производстве и животноводстве, защиты от сезонных похолоданий.

Остановимся на выявляемых трендах изменений биоты и их соотношении с временным континуумом старта антропоцена Северной Евразии.

1. Как было отмечено выше, старт антропоцена приходится на период около 2000 лет назад с временным континуумом в разных регионах Северной

Евразии в несколько веков. Например, это наблюдалось на Русской равнине с окончанием энеолита и начала железного века, когда происходила череда исторически значимых и зафиксированных климатических событий последних двух тысячелетий: так называемый «римский оптимум» (II–III вв.), холодная эпоха Великого переселения народов (V–VI вв.) и средневековый климатический оптимум (X–XII вв.). Именно в этот отрезок истории Земли и цивилизации определился синергетический эффект, возникший при фронтальном (а не ленточно-очаговым, как было ранее) расселении как результат одновременного хозяйственного освоения новых территорий и сопутствующих им глубоких климатических изменений.

В это время границы Ойкумены античного мира максимально расширились, а в большинстве споро-пыльцевых спектров климатогенные циклы обилия тех или иных групп растений сменились их устойчивыми антропогенными трендами, заметным стал спектр пыльцы вторичной растительности и культивируемых злаков и сорняков. Например, для регионов «нового освоения» европейскими народами в период «римского оптимума» в подзоне хвойно-широколиственных лесов Валдайской возвышенности на рубеже 1900 лет назад в торфяных отложениях отмечено резкое сокращение обилия пыльцы ели и широколиственных пород и доминирование сосны с одновременным ростом обилия пыльцы злаков (Климанов и др., 2010).

2. В отношении фауны Северной Евразии также можно выделить как минимум три биогеографически значимых тренда после атлантического оптимума: а) завершение процесса вымирания представителей «плейстоценовой фауны» — овцебыка, тура, дикой лошади, бизонов и др.

(Флеров, 1955); б) сравнительно быстрое расселение на бывшие лесные территории млекопитающих открытых пространств, например, в пределах лесостепной и лесной зоны центральных районах Европейской равнины — волка, лисицы, чёрного хоря, обыкновенного ежа, европейского крота, водяной полёвки, полевой мыши, обыкновенной полёвки и др., а также гемисинантропов и синантропов (домовой мыши, серой крысы и др.); в) синергизм воздействия человека и изменений климата, выразившийся в необратимых или долгообратимых для осваиваемых ландшафтов изменениях — обезлесивание, фрагментация за счёт мелкоконтурности аграрного освоения, истощение и смыв почв, выполаживание рельефа, трансформация стока рек, изменение дренажа территорий, заиливание и зарастание малых рек и озёр, закрепление пасквальных и пирогенных субклимаксов растительности. Они вызвали такие же необратимые перестройки локальных фаун — обеднение аборигенного состава, появление мощного адвентивного и синантропного комплекса.

Следует привести здесь высказывание Н.К. Верещагина (2002) в отношении последнего ключевого в истории фауны Земли периода, называемого им «техноцен». Ссылаясь на книгу Ф. Харпера о редких и исчезающих видах животных (1945 г.), он отмечает, что за последние 2000 лет на земном шаре вымерло 106 форм (видов и подвидов) зверей, в том числе в Европе — 6, в Азии — 3, в Северной Америке — 27, в Африке — 9, в Вест-Индии — 41. Особенно интенсивно с чётким трендом процесс вымирания млекопитающих и птиц проявился в последние 500 лет (Флинт, 2002; Тишков, 2005а,б).

3. Если принять во внимание возможности расселения древнего человека по

водным путям — по рекам и прибрежным мелководьям озёр и морей, а также пешими сезонными переходами со сменой истощающихся местообитаний, то само расселение не давало эффекта фронтального освоения суши. Это оказалось возможным только после одомашнивания лошади, которое, согласно оценкам археологов и палеонтологов (Anthony et al., 2000), происходило в степях Северной Евразии в начале IV тысячелетия до н. э. Кроме того, были отмечены изменения в культуре и хозяйстве населения, которое занималось коневодством. Домашние породы лошадей появились во второй половине III тысячелетия до н. э. После этого домашняя лошадь стала частью культуры большинства народов Евразии и использовалась как в военных целях, так и в аграрном производстве. Несомненно, что если искать индикатор начала антропоцена, то он — в широком повсеместном использовании лошади как объекта мясного и молочного животноводства, транспортного, гужевого, тяглого, охотничьего и военного средства. Оно позволило, например, степным индоевропейским народам сравнительно быстро заселить и значительно преобразовать в требуемом направлении (лесо-поле-луговой, лесо-луговой и лесостепной ландшафты) огромные пространства Северной Евразии от Тихого до Атлантического океана. Совокупно с другими народами, использующими для этих же целей северного оленя, верблюда, яка и др., в антропогенное преобразование были включены обширные области распространения многолетней мерзлоты, субаридные и аридные земли, горные территории.

Конкурентные преимущества народов, имеющих в своём хозяйстве такое полифункциональное средство для жизни, как лошадь, очевидны. К тому же домашняя

лошадь, численность которой искусственно поднималась, выступила мощным конкурентом крупным травоядным млекопитающим, в т. ч. своим диким сородичам, ускорив вымирание некоторых из них на просторах Евразии.

4. Глубоким необратимым фактором влияния на биогеографические рубежи Северной Евразии и статус отдельных биотических регионов в этот период стала первая после оптимума голоцена антропогенная трансформация границ природных зон, расширение областей распространения вторичной растительности (мелколиственных лесов, сосняков, суходольных лугов, сбитых перевыпасом степных пастбищ, трансформированных пойменных лесо-луговых комплексов). Это достаточно ярко проявляется при анализе споро-пыльцевых спектров голоценовых торфов в разных регионах и показывает близость времени активной трансформации климаксовой растительности и наличие определённого лага в воздействии человека на растительный покров и в его реакции. Сложившийся к началу нашего времени на больших пространствах нового освоения Северной Евразии (периферия Ойкумены) переложный способ использования земель не позволял растительности восстановиться до исходного (климаксового) состояния, а частота воздействий (выжигания, рубок, распашки, пастбищного сбоя, водной эрозии, дефляции, эвтрофирования почв и вод) стимулировала формирование субклимаксовой растительности на всём пространстве, пригодном для жизни.

То есть смысл биогеографических трендов и старта антропоцена следует искать не только и не столько в сопоставлении составов региональных флор и фаун, сколько в филоценогенезе в целом и в тех его проявлениях, которые связаны

с антропогенной трансформацией сукцессионных систем (Разумовский, 1981; Тишков, 2005а,б, 2009). С.М. Разумовский (1981) писал: «ареал сукцессионной системы мы обозначили как ботанико-географический район. Во времени существование системы на конкретной территории также ограничено тем периодом, пока климат на этой территории остаётся в пределах амплитуды. При чрезмерном изменении климата система либо мигрирует вслед за перемещением климатических районов (географическая смена), либо, если миграция невозможна, погибает, освобождая площадь для новых систем, возникающих в результате филоценогенетических преобразований» (с. 220).

Например, эти эффекты мы наблюдаем при реконструкции развития растительности Валдайской возвышенности по данным споро-пыльцевого анализа торфяных отложений (Тишков, 2005а,б, 2010, 2015а; Климанов и др., 2010). Под воздействием климатических циклов постоянно, с инерцией в несколько сотен лет, на территории исследованного района (Валдайское поозерье) происходили внутриландшафтные перестройки растительного покрова. Число выявляемых циклов колебаний климата и синхронных максимумов представленности в споро-пыльцевых спектрах элементов зональной флоры существенно разнятся, что связано прежде всего с инерционностью первичных сукцессий, продолжительность стадий которых для лесной растительности выше, чем климатические циклы голоцена (Тишков, 2015а).

Эта особенность также показывает отличие голоцена от антропоцена, в котором климатогенные сукцессии имеют подчинённое положение по отношению к антропогенным, что и демонстрирует споро-пыльцевой и ботанический ана-

лиз современных отложений, включая торф, сапрпель, погребённые почвы и пр. Тренд последнего похолодания выражен от малого климатического оптимума к настоящему времени (последнее тысячелетие). Это коррелируется с некоторыми прямыми и косвенными данными в динамике природы, хозяйства и населения. Для рассматриваемого района Валдайской возвышенности это: 1) необратимое сокращение площади широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, 2) колебания интенсивности аграрной деятельности при общем тренде к её снижению, 3) поступления в водоёмы твёрдого стока с эродированных склонов. К этим признакам следует отнести: 4) проявление «неореликтового» характера распространения на Валдае некоторых видов животных неморальной фауны, например фауны дубрав (желтогорлая мышь, сони) и фауны лесо-поле-лугового ландшафта (косуля, заяц-русак, серая куропатка), 5) сохранение на некоторых болотах реликтовой гляциальной флоры (например, *Betula nana*, *Saxifraga hirculus*), 6) замедление темпов развития мезотрофной каймы верховых болот.

Хозяйственная деятельность человека в зависимости от характера и частоты нарушений растительного покрова, как один из факторов филоценогенеза, за счёт синергизма с действиями меняющегося климата сформировала в последние тысячелетия на пространстве Северной Евразии и в других регионах Земли беспрецедентное разнообразие синтаксонов вторичной растительности и природно-антропогенных комплексов фауны. Пределы сукцессионной динамики растительности, отслеживаемые локальной фауной, в наше время представлены рецидивными (при увеличении частоты нарушений — пожаров, рубок леса, распашки, интенсивного

выпаса скота и пр.), диаспорическими (уничтожение на больших пространствах климаксной растительности и доминантов растительных сообществ), пирогенными (за счёт увеличения частоты пожаров — «оборота огня»), постагrogenными (при переложной системы земледелия) и прочими субклимаксами (Исаков и др., 1986; Тишков, 2012).

Максимум хозяйственного освоения ландшафтов Евразии (существенно больший, чем современный) был достигнут, например, на севере и северо-западе Русской равнины в древнерусский период (X–XV вв.), когда при сохранении подсечно-огневого земледелия (для создания отрубков, хуторов, освоения лесных незанятых участков) активно внедрялась и трёхпольная система землепользования вокруг деревень. Ярким примером этому служит наследуемая фрагментированность ландшафта (Белоновская и др., 2014), обилие жальников (общинных кладбищ), городищ и поселений этого периода, обнаруженных археологами на северо-западе Европейской России, где выявляется повсеместность хозяйственной деятельности в древнерусскую эпоху. Например, на Валдайской возвышенности особое внимание обращает на себя плотность поселений по берегам озёр Валдайское, Ужин, Вельё, Боровно, рек Полометь, Валдайка, Шегринка и др. Эти территории были одними из самых густонаселенных в конце I тысячелетия н. э. и имели наиболее высокие антропогенные нагрузки на аборигенную фауну и её местообитания (Кузнецов, Тишков, 2012). Причины перестроек фауны в древнерусский период освоения Валдайского поозёрья определяются следующим.

Во-первых, в этот период интенсивно опромышлялись угодья с пушными зверями — соболиные (Кириков, 1950, 1966),

бобровые, выдровые, беличьи и другие, приуроченные к слабонарушенным лесным угодьям.

Во-вторых, из-за отсутствия сети сухопутных дорог для транспортировки грузов, сплава леса и связей между населенными пунктами использовались малые и средние реки, берега которых осваивались также под выпас, сенокосы, огороды, что привело к уничтожению пойменных местообитаний целого ряда млекопитающих (бобр, выдра, европейская норка, выхухоль и др.).

В-третьих, впервые на состав фауны млекопитающих региона начинает влиять антропогенная фрагментация ландшафта, резко сокращается численность крупных млекопитающих (Кириков, 1950, 1966) — лося, бурого медведя, рыси, тура, косули, лесного тарпана. В результате возникают эффекты мелкоконтурности (недостаточности характерного пространства для создания убежищ и питания) и ремизности (недостаточности условий для защиты у животных открытых пространств); последнее приводит к росту численности волка, лисицы, чёрного хоря, горноста, косули, зайца-русака.

В-четвёртых, разнообразие посевов, обилие мелкого и крупного рогатого скота и домашней птицы в соседстве с лесными угодьями создаёт условия для формирования ядра регионального фаунистического комплекса, связанного с аграрным производством и обитанием в хозяйственных постройках и жилых помещениях (в локальной фауне оно составляет до 20–30%).

В-пятых, антропогенное преобразование растительного покрова и ландшафта в целом привело к изменению соотношения зональных и интразональных групп фаунистического комплекса, который из типичного бореального с незначительным

участием неморальных видов постепенно трансформировался в выраженный смешанный тип, в котором существенна роль видов лесо-поле-луговых, а уж затем представителей фауны таёжных лесов, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Также отмечается присутствие гипоарктического элемента фауны (дикого северного оленя, россомахи, белой куропатки). На баланс разных групп фаунистического комплекса, начиная с VIII–X вв., в рассматриваемом регионе стал влиять не климат, а хозяйственная деятельность.

Как ни странно, но разные стратегии необратимого преобразования природного ландшафта у древних народов в последние два тысячелетия давали сходные эффекты.

Адаптационная стратегия, характерная для ряда финно-угорских народов, внешне имитировала «вписывание» системы хозяйствования в природных ландшафт. Леса, болота, пойменные комплексы сохраняли физиономически близкие природным состояниям, однако именно она привела за счёт диффузности расселения и избирательности в использовании ресурсов к а) формированию наследуемой мелкоконтурной мозаики лесного ландшафта и б) необратимой трансформации местной фауны, которая теряла некоторые компоненты (например, крупных хищников) и искусственно повышала численность других — например, лося, привлекаемого обилием вторичных лесов и появлением низкорослой сосны на искусственно дренируемых небольших верховых болотах.

Стратегия крупноочагового и фронтального преобразования ландшафта, свойственная древним славянским и славяно-балтским оседлым народам, приводила к необратимым последствиям для

биоразнообразия и соответствующим биогеографическим эффектам. Наилучшим образом они описаны С.В. Кириковым (1959, 1960, 1966, 1979), который выявил, как с трансформацией и фрагментацией лесных, лесостепных и степных ландшафтов последовательно происходит трансформация зональных и провинциальных фаунистических комплексов — исчезновение крупных хищников и копытных, замещение одних видов другими.

Задолго до опытов по «преднамеренной интродукции» и «обогащению фауны», свойственных больше XX в., человек имел механизмы преобразования животного и растительного мира в нужном для него направлении: 1) одомашнивание и окультуривание, 2) избирательное уничтожение конкурентов (например, диких копытных на природных пастбищах) и хищников (например, вредящих птицеводству и животноводству хищных птиц и зверей), 3) разведение охотничьей фауны, 4) привлечение, биотехния и покровительственная охрана для подъёма численности некоторых, в т. ч. редких видов, 5) поддержание за счёт сенокосения, выпаса, огня безлесных пространств с преобладанием травяной растительности.

4. Неореликтовость в распространении биоты староосвоенных регионов

Современное распространение многих представителей зональной биоты Северной Евразии и их сохранившиеся местообитания имеют реликтовый характер (Исаков и др., 1986), т. к. их сингенез получил максимальное развитие и происходил в иных условиях окружающей среды, чем современные. В данном случае речь идёт не о реликтах прошлых климатических эпох и периодов (гляциальных, тёплых, холодных, аридных, гумидных), а о

свидетелях периодов развития вне антропогенного влияния, вызывающего необратимые последствия для растительности, животного населения, почв, рельефа и ландшафта в целом. Например, это могут быть острова леса в тундре в полосе относительного (антропогенного) безлесья. В таёжной зоне таковыми становятся старовозрастные леса с типичным бореальным фаунистическим комплексом. В светлых хвойных лесах Северо-Востока Сибири таковы фрагменты тёмнохвойных лесов из *Picea obovata*, которые из-за синергетического эффекта аридизации климата, роста частоты пожаров и рубок практически исчезли в регионе в XX в. Абсолютными реликтами «доантропогенной» эпохи в наше время стали сохранившиеся (частью восстановившиеся) массивы широколиственных лесов, пойменные дубравы, степи на водоразделах степной зоны, саксаульники и различные кустарниково-кустарничково-эфемеровые экосистемы в пустынях, а также многие горные экосистемы — степные, лесные и субальпийские кустарниковые и луговые.

По-видимому, такая постановка вопроса вызовет недоумение у тех, кто занимается палеоэкологическими реконструкциями и палеоландшафтными построениями на основе ботанических и палеонтологических остатков, встречая среди них повсеместно остатки представителей рецентной флоры и фауны. Но мы говорим о трендах и континууме старта необратимых изменений в составе и распространении современной биоты.

Для иллюстрации *эффекта рефугиальности* в распределении современной зональной флоры и фауны рассмотрим распространение степной растительности Курской области. В современном агроландшафте собственно степные экосистемы сосредоточены на склонах ов-

рагов, на пастбищных сбоях и выгонах и узкими полосами по границам сельскохозяйственных угодий. К ним приурочены основные местообитания степной флоры и фауны. Такая картина освоения пространства внутри ареалов видов не влияет на региональные и локальные показатели биоразнообразия (например, локальные флоры и фауны на площадках 100 кв. км) и даёт повод говорить об отсутствии выраженных трендов количественных показателей разнообразия биоты как в районах старого освоения, так и там, где человек стал интенсивно трансформировать природу в последние столетия. Но достаточно проанализировать долю редких видов и тенденции в динамике численности их популяций, как становится понятно, что угроза их исчезновения на локальном и региональном уровнях реальна как никогда. Для стенотопных видов эта угроза ещё более актуальна, т. к. сами местообитания и условия существования их популяций практически невозпроизводимы в процессе восстановительных сукцессий и при проведении специальных работ по экологической реставрации.

5. Вымирание видов — главный тренд антропоцена

Глобальное биоразнообразие оценивается (прогнозируется) в 14 млн видов (Groombridge, Jenkins, 2000). Но данные о количестве известных науке (выявленных и описанных) видов гораздо скромнее — всего 1750000 видов (табл. 1).

Видовое богатство жизни на планете — наиболее «осязаемый» элемент биоразнообразия. Оно создаётся в процессе видообразования, имеющего у разных групп организмов разные скорости. Если представить, что современное разнообразие видов есть результат взаимодействия двух разнонаправленных процессов —

Табл. 1. Глобальное биоразнообразие Земли (обобщённо по: Groombridge, Jenkins, 2000).**Table 1.** Global biodiversity on Earth (after Groombridge, Jenkins, 2000, generalized).

Царство	Тип/класс	Число известных видов	Предположительная оценка числа видов
Бактерии		4000	1000000
Протисты		80000	600000
Позвоночные животные	Позвоночные, суммарно	52000	55000
	Млекопитающие	4630	
	Птицы	9946	
	Рептилии	7400	
	Амфибии	4950	
	Рыбы и круглоротые	25000	
Беспозвоночные животные	Насекомые и многоножки	963000	800000
	Моллюски	70000	200000
	Нематоды	25000	400000
	Ракообразные	40000	150000
Грибы		72000	1500000
Растения		270000	320000
ИТОГО		1750000	14000000

видообразования и вымирания видов, то приоритет остается всё же за первым. Это подтверждается тем фактом, что 94–99%, существовавших на Земле видов вымерло задолго до появления человека с его способностями приспосабливать среду для своего существования, но наличие глобального видového пула — около 14 млн видов, из которых большая часть так и остаётся не выявленной и не описанной учёными, свидетельствует о преобладании процесса видообразования.

Иллюзия обратного тренда (преобладания вымирания) складывается исключительно из-за своеобразного «сжатия времени»: прошлое многообразие жизни распределяется на 4 млрд лет эволюции жизни на Земле, а угрозы вымирания и реальные (фиксируемые документально)

процессы вымирания, связанные с деятельностью человека, оформились в последние тысячелетия (табл. 2). Если исключить катастрофические воздействие на биоразнообразие бицидного и экоцидного действия (извержение вулканов, глобальные наводнения, резкие изменения климата, падения крупных метеоритов и пр.), то формирование разнообразия биоты, доставшееся человеку как «царю природы», — последовательный циклический процесс биологической эволюции жизни. В нём появление новых, более прогрессивных и адаптированных форм становилось сигналом для вытеснения и последующего вымирания более примитивных и неконкурентоспособных организмов. В такой трактовке естественный отбор выглядит своеобразным ситом для

Табл. 2. Число вымерших видов и подвидов млекопитающих и птиц в период с 1600 по 1975 гг. (по: Флинт, 2002).

Table 2. Number of the terminated species and subspecies of mammals and birds during 1600 to 1975 years (after Flint, 2002).

Век	Млекопитающие			Птицы		
	Всего	Видов	Подвидов	Всего	Видов	Подвидов
XVII	3	3	—	9	9	—
XVIII	11	8	3	9	9	—
XIX	26	18	8	68	34	34
XX	67	34	33	74	22	52
Итого	107	63	44	160	74	86

сохранения и преимущественного воспроизведения определённого генетического разнообразия популяций, которое исходно включает бесконечное число комбинаций генов. Оно обеспечивает приспособление организмов практически ко всему многообразию абиотических и биотических условий жизни — реально освоенных видами и потенциальных, пригодных для прямого освоения или освоения в результате средообразующей деятельности животных и растений.

Исходя из этого имеются расчёты «быстрого» (в экспериментах по искусственному мутагенезу и генетической инженерии, а также в природе у самоопыляемых растений) и «медленного» (за счёт реакции на изменения среды *in situ*, при расселении и освоении новых территорий с новыми параметрами среды или при возникновении изоляции) видообразования.

Так, «быстрое» видообразование может охватывать десятки и сотни поколений: месяцы — в экспериментах генетиков, десятилетия, столетия и тысячелетия — в природе. Например, у некоторых видов манжеток (*Alchemilla*) и фиалок (*Viola*) в процессе самоопыления происходит сравнительно быстрое закрепление признаков, позволяющих в ряду нескольких поколений у части популяции проявиться новым видовым качествам, воспроиз-

водимым в потомстве. Но достаточно часто появившиеся новообразования, а в некоторых случаях и просто генетические химеры и гибриды близкородственных видов, исчезают, не найдя себе в прямом и переносном смысле «места под солнцем» (экологической ниши). «Быстрым» следует признать формирование в последние тысячелетия видов облигатных сорняков разных сельскохозяйственных культур, достаточно далеко ушедших от предковых форм, а также формирование популяций вредителей сельскохозяйственных культур, устойчивых к определённым ядохимикатам (устойчивость вырабатывается в ряду нескольких поколений). Последнее характерно именно для антропоцена, который вызвал всплеск антропогенного (агрогенного) видообразования у растений-сорняков и насекомых-вредителей сельского хозяйства.

«Медленное» видообразование также вполне наглядно, т. к. демонстрирует у многих групп растений и животных длительное накопление новых качеств, позволяющих им фенотипически, генотипически и репродукционно обособиться, т. е. стать новым видом и самовоспроизводиться в новом качестве. Свидетельства о скорости видообразования в былые геологические эпохи даёт палеонтология в сочетании с геологическими свидетель-

ствами об изменении климата, времени расхождения материков, образования гор и водных преград, а соответственно, и изоляции отдельных популяций растений и животных, а также о появлении мощного средообразующего фактора — деятельности человека. Следует напомнить, что этапы формирования новых родов лошади от одного предка к другому и так до современного вида охватывали 10–20 млн лет. На Галапагосских островах, образовавшихся всего около 1 млн лет назад, обитает 13 видов дарвиновых выюров, имеющих одного предка. Сравнительно широкий спектр таксонов имеет скорость видообразования в пределах 1000–100000 поколений, измеряемых периодами активной репродукции. У многих групп насекомых, у некоторых видов рыб, мышевидных грызунов и однолетних и двулетних растений Евразии плейстоценовые и голоценовые перестройки климата и связанных с ними изменений среды (потепления, похолодания, аридизации, оледенения, рельефообразования и морских трансгрессий) стали фоном для формирования новых видов, ставших «ядром» новых зональных экосистем — чаще всего равнинных аналогов ранее существовавших в границах ледниковых рефугиумов горных экосистем. Да и внутривидовая дифференциация в условиях позднплейстоценовых оледенений и раннеголоценовой дегляциации происходила не миллионы лет, а ограничивалась тысячами лет (условно «медленные» процессы видообразования).

В целом, проблема баланса видообразования и вымирания для территорий и акваторий разного размера решается по-разному. Наиболее рельефно она проявляется в отношении островных биот. Р. МакАртур и Е. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) предложили «теорию рав-

новесия», согласно которой заселение и возникновение на островах новых видов и вымирание уже поселившихся видов постепенно приходит в динамическое равновесие. Принципы островной биогеографии вполне приложимы и к анализу актуального состояния биоразнообразия в антропоцене. В расширительной трактовке, применительно к «островам» сохранившейся природы в условиях аграрного и индустриального ландшафта, они выглядят следующим образом (Тишков, 2005а):

— процессы появления новых видов и вымирания для конкретной «островной» территории (акватории) в окружении антропогенно трансформированных экосистем вступают в динамическое равновесие;

— чем дальше «остров» (изолированная территория с природными экосистемами) от источника миграции видов (другой территории с аналогичными природными экосистемами), тем медленнее происходит его насыщение видами, формирование зонального пула биоразнообразия и относительно редких видов;

— чем богаче видовое разнообразие флоры или фауны, тем больше в них редких видов (шлейфа видов с низкой встречаемостью и численностью) и интенсивнее идёт их локальное вымирание (исчезновение из «островов» в данной части ареала);

— ни один «остров дикой природы» не имеет разнообразия, которое он имел бы, если бы был равной по площади частью сплошного распространения данного типа экосистем (природных комплексов) на данной территории (часто уровень разнообразия его биоты может быть выше);

— «острова» (природные ландшафты в окружении антропогенного ландшафта, аграрного или индустриального)

демонстрируют более высокие скорости видообразования и микроэволюционных перестроек (обычно выше, чем скорости появления новых поселенцев), а показателем этого процесса служит доля эндемиков; реальным фактором микроэволюционных процессов выступает фактор изоляции, который нарушает естественный обмен генетическим материалом у популяций растений и у популяций животных;

— генетический материал для видообразования на «островах» достаточно специфичный: «первичную селекцию» прошли виды, способные к выживанию на сравнительно небольших участках в окружении чуждой среды и к дальнему заносу (плодовитость, жизнеспособность, летучесть, зоохория и пр.), а также имеющие сравнительно «узкое» генетическое разнообразие исходных форм для эволюции в условиях географической изоляции и слабого пресса других представителей биоты;

— острова природных ландшафтов в окружении антропогенного ландшафта «открыты» для расселяющихся видов, в т. ч. и для инвазий чужеродных видов (часто ведут себя как «губка», впитывающее биоразнообразие с окружающих территорий и акваторий).

Пока человек ещё не способен к действиям, сопоставимым по последствиям с теми, что апробировала природа в отношении вымирания видов. И сейчас каждую минуту нарождаются и вымирают виды, незаметно для человеческого глаза происходит мощная «генетическая работа», которая и есть глобальное динамическое равновесие эволюционного процесса, имеющего характерные времена, в редких случаях сопоставимые с человеческими поколениями, но вполне достаточные, чтобы сглаживать возникающие

тренды в ускорении или замедлении эволюционного процесса. А существование человека — это мгновение в развитии жизни на Земле.

В биогеографическом отношении вымирание можно рассматривать как процесс необратимой перестройки статуса отдельных биорегионов — элементов биогеографического деления планеты. Тарпан, тур, зубр, стеллерова корова и другие вымершие в последнее тысячелетие виды млекопитающих были для многих регионов Евразии дифференцирующими, информационно вполне значимыми для выделения биорегионов на уровне провинций и районов, т. е. очевиден эффект для уточнения их биогеографического статуса.

Трансформация биогеографических рубежей — последствия изменений биоразнообразия.

Как мы уже отмечали выше, реальное сокращение глобального биоразнообразия пока не имеет угрожаемых масштабов. Другое дело — угроза исчезновения редких видов в отдельных регионах планеты, уничтожение их местообитаний, сокращение площадей девственных лесов, истощение биоресурсов морских и пресноводных водоёмов, инвазии чужеродных видов и, как следствие, формирование «островных», «очаговых», «разорванных» (дизъюнктивных) и рефугиальных ареалов. Все общие суждения о глобальном снижении разнообразия на основе «арифметики видового богатства» надо отводить и принимать во внимание только конкретные региональные оценки, опирающиеся на подтверждённую информацию о тенденциях изменения численности и состояния популяций видов, перешагнувших порог репродукционной способности и не способных без поддержки со стороны человека восстановиться. И это,

по-видимому, при балансе и даже некотором опережении темпов видообразования над вымиранием видов на современном отрезке времени. Для таксонов, состояние популяций которых угрожаемое (нарушены механизмы природной репродукции), в 1949 г. прошлого века Международный союз охраны природы создал Комиссию по редким видам и начал действия по их спасению на глобальном уровне, стимулирующие соответствующие национальные программы.

Однако биогеографическая дифференциация пространства, например, Северной Евразии, ещё сравнительно недавно, несколько веков назад, была вполне адекватной с позиций исторически сложившейся организации биоты. Картографический анализ системы границ ареалов млекопитающих Северной Евразии и их симперат на XVII–XVIII вв., реконструируемой в лаборатории биогеографии Института географии РАН, показал, что на рассматриваемый период (антропоцен) на пространстве Северной Евразии:

1. Прослеживаются некоторые исторически сложившиеся к «малому ледниковому периоду» биогеографические рубежи — *арктический* (симперата южных границ распространения арктических видов), степной *меридиональный*, *горные* (кавказский, среднеазиатский, южно-сибирский, дальневосточный) и *прибрежный тихоокеанский*.

2. Уральский хребет, долины рек Волга, Енисей и Лена ещё несколько веков назад не выступали исторически сложившимися биогеографическими границами, хотя можно предположить, что в перспективе они могли бы стать мощными рубежами в распространения видов млекопитающих на просторах Северной Евразии — хотя бы потому, что здесь проходит рубеж распространения народов (этносов)

с разным характером хозяйствования и отношения к аборигенной биоте.

3. Биогеографический парадокс — ещё в XVII в. не проявлялась существенно (т. е. достаточно для включения в биогеографическую дифференциацию континента) рубежность в распространении лесных (бореальных и неморальных) видов млекопитающих в пределах рассматриваемой территории (южнее и западнее таковые наверняка имелись), что достаточно ярко подтверждается отсутствием симперат на условных климатических (не биотических) границах степной и лесной зон на Русской равнине, в Сибири и Забайкалье. Это важно отметить для XVII–XVIII вв., так как спустя два века на той же Русской равнине сформируется «дифференцирующий» биогеографический рубеж высокого ранга между степью и лесной зонами (на уровне провинции), который помимо распространения млекопитающих будет индизироваться и биоразнообразием фаунистического комплекса птиц и насекомых.

4. Видимая рефугиальность и эндемичность в распространении видов млекопитающих Северной Евразии чётко прослеживается для горных регионов (Кавказ, Копетдаг, Памир, Тянь-Шань, Алтай и Саяны, Сихоте-Алинь), но континуум границ распространяется и на предгорья. Например, это касается дальневосточного и среднеазиатского леопарда, амурского тигра и др.

5. В XVII–XVIII вв. выделялись сложившиеся ещё в I тысячелетии н. э. антропогенные феномены в биогеографической дифференциации Северной Евразии, а именно биомы: а) восточно-европейский лесо-поле-луговой, сформировавшийся на месте полосы широколиственных, хвойно-широколиственных и южно-та-

ёжных равнинных лесов, б) евразийский пастбищный степной с западными биогеографическими рубежами — на Балканах (понтийские и субсредиземноморские варианты), на Дону и Нижней Волге (понтийско-туранские варианты), Южном Урале и юге Западной Сибири, определяемый границами многолетних кочёвок многомиллионных стад Орды. Наряду со сложившимися ранее антропогенными средиземноморским и средневропейским лесо-луговыми биомами, в последние два тысячелетия они представляли полностью преобразованную человеком область Земли с новой биогеографической феноменологией.

Понимание новой феноменологии в биогеографии особенно важно для создания универсальной системы биогеографических знаний и биогеографического (биотического) районирования, в основе которых должны быть актуальные дифференцирующие характеристики биотических комплексов и биотических регионов (Тишков, 1993, 1995, 2005а,б, 2015а; Мордкович, 2005; Петров, 2006), учитывающие не только единство исторических корней, но и соответствие меняющейся на глобальном и региональном уровнях под воздействием природных и антропогенных факторов природе. Ставя в основу анализа биогеографии Северной Евразии исторический фактор, мы уводим от внимания всё актуальное, что происходит с биотой последние два тысячелетия.

Так, из наиболее современных в биогеографическом анализе здесь выделяется сопоставление этапов дегляциации и формирование комплексов арктической, бореальной, неморальной и степной биот, размещение рефугиумов, оценки реликтовости, асимметрия в развитии биоты атлантического и тихоокеанского секторов материка. Всё это происходит

уже под контролем человека, совершенствующего орудия охоты и земледелия и использующего для этого огонь. Но что это — историческое или актуальное? С позиций «характерного времени» становления биоты — актуальное: ведь, наследуя биоразнообразие, новые зональные ландшафты наследуют его циклы и тренды, способности видов к расселению. А человек настолько давно и глубоко преобразует природу на региональном уровне в нужном ему направлении, что перестал считаться «частью природы» и в отношении новой биогеографической феноменологии реально стал дифференцирующим «внешним» фактором, который:

- за счёт создания вдоль южной границы Арктики полосы относительного безлесья расширил на юг область распространения арктических видов;

- с увеличением частоты пожаров, рубками, избирательным преследованием промысловой фауны существенно изменил широтные и меридиональные рубежи лесных биомов как на северном, так и на южном пределах;

- также, используя пожары и направленные палы, интенсивный выпас, многолетние циклы переложной пастбы, вытеснение диких копытных, посредством меридионального азиатско-европейского биотического обмена степной фауной и флорой (с кочевыми скотоводами и воинами) в последние тысячелетия установил антропогенные рубежи степного биома;

- в этот же отрезок времени полностью преобразовал ландшафты и биоты гор, окаймляющих Северную Евразию с юга, что сказалось на состоянии прилегающих к ним предгорных и равнинных территорий, причём первые получили дополнительный стимул для формирования зоны плодородных почв для аграрного

хозяйства, а вторые — неустойчивый водный режим территории.

6. Факторы трансформации биоразнообразия в антропоцене

Для понимания биогеографических особенностей антропоцена Северной Евразии важно выделить некоторые основные факторы трансформации регионального биоразнообразия.

1. *Огонь и биоразнообразии.* Данная проблема по древности своего проявления имеет приоритет среди других. Например, большинство лесных пожаров в наше время возникает по вине человека — от 40 до 95%. Но огонь играл значительную роль в динамике девственных лесов и до активного их освоения первобытными людьми. Так, структура, ритмика функционирования, сукцессионная динамика многих типов лесов сформировались под воздействием «природного» огня. К ним относятся, например, большинство типов сосняков (*Pinus* spp.), лиственничников (*Larix* spp.), дубрав (*Quercus* spp.). Огонь повлиял на процесс видообразования и выработку у растений различных приспособлений для выживания при пожарах и быстрой реабилитации после действия огня. Такие растения составляют особую экологическую группу пирофитов и встречаются в природных экосистемах всех термических поясов Земли.

Как специфический феномен антропоцена можно рассматривать широкое распространение антропогенных пирогенных травяных экосистем, которые представлены на всех материках: 1) в Северной Америке — прериями (preria), 2) в Южной Америке — пампой (pampas, llanos, cerrado, campos), 3) в Евразии (от Балкан через Украину и Россию до Монголии и Китая) — луговыми, настоящими и сухими степями, полупустынными

комплексами, 4) на Новой Зеландии — даунлендами (dawnlands), 5) в субтропической Африке — разными типами саванны (savanna), вельда (veld) и буша (bush). Кроме того, структурно и динамически близкими к ним можно считать вторичные грасланды и злаковники на месте сухих тропических лесов Азии и Африки, сухие травяно-кустарниковые заросли побережья Калифорнии (chapparral), Средиземноморья (garide, garrigue, maquis), Крыма (шибляк), возникшие в результате постоянного действия огня на месте широколиственных лесов. Особую группу составляют горные степи и сухие субальпийские луга, сформировавшиеся в результате интенсивного выпаса. Физиономически и по составу растений-доминантов они сходны со своими аналогами на равнинах.

На ранних этапах становления пирогенных экосистем огонь способствовал росту биологического и ландшафтного разнообразия отдельных регионов, стимулировал видообразование, повышал ёмкость местообитаний для животных. В настоящее время широкомасштабное воздействие огня, стихийные «дикие» палы, нерегламентированное использование палов для мелиорации пастбищ приводит к унификации биоразнообразия травяных экосистем на значительных территориях, ускоряет региональные процессы вымирания видов.

2. *Уничтожение и фрагментация местообитаний.* Масштабы этого явления огромны и, как показывают результаты дистанционных исследований, — наследуемые (Белоновская и др., 2014). Почти полностью преобразованы равнинные местообитания Европы. В Восточной Европе в последнее тысячелетие фактически исчезли два природных биома — степей и широколиственных лесов, а в Средней

Азии в течение последних нескольких десятилетий исчезло Аральское море с его эндемичным составом биоты. Наиболее часто первым шагом к утрате природного биоразнообразия становится фрагментация местообитаний. Очень образно её значение в исчезновении крупных копытных и хищников на равнинах Восточной Европы описал С.В. Кириков (1959, 1966), который показал, что при трансформации лесов на южном пределе первыми исчезали крупные животные — лось, медведь, рысь и другие виды, для которых фрагментированные местообитания теряли функции кормовой базы, сезонных миграций и убежища.

Наиболее наглядным пространственным выражением фрагментации становится включение в экосистемный покров сельскохозяйственных земель, линейных сооружений, объектов строительства, промышленности и транспорта. Фрагментация растительного покрова (а, следовательно, и ландшафта) — принципиально новый фактор естественной динамики. Несомненно, в природе имеется размерный (минимальная площадь проявления) и геометрический (форма природного массива) лимиты, которые определяют «порог» антропогенной трансформации. Понятно, что древние формы очагового и переложного сельскохозяйственного освоения природных экосистем «вписывались» своими размерами в природную мозаику или создавали её наследуемую структуру (Тишков, 1994, 1995, 2013; Белоновская и др., 2014). С появлением крупноочагового, ленточного и тем более фронтального хозяйственного освоения земель для крупных регионов возникла угроза необратимого разрушения естественного растительного покрова: в поймах крупных и средних рек юга — пойменные леса, в степной зоне — водо-

раздельные степи на пологих участках, в среднегорьях — относительно пологие участки горных долин и т. д. Индикацией масштабных антропогенных нарушений ландшафта служит исчезновение крупных почвопочных животных (например, в Западной Европе при уничтожении лесов — бурого медведя, волка, рыси и пр.). Применительно к Московской области связь состояния биоразнообразия и процессов фрагментации природного покрова показал Н.А. Соболев (1997), а для Новгородской области — Е.А. Белоновская с сотрудниками (2014), выделив возможности староосвоенного ландшафта для охраны природы и развития сети охраняемых природных территорий. Индикативная карта экологического каркаса России (Соболев, 2015) демонстрирует последствия процессов фрагментации ландшафтного покрова на континентальном и региональном уровнях.

Наиболее сильным фактором, влияющим на наследуемую фрагментацию ландшафта, после сельского хозяйства становится развитие коммуникаций — формирование транспортной инфраструктуры. Но сами по себе дороги, особенно старые грунтовые, не способны привести к «островизации» и изоляции ландшафта и популяций (Баскин, Охлопков, 2012). Многие виды растений и животных даже адаптировались к наличию таких «ленточных» новообразований: таков, например, известный биогеографический феномен Западной Европы — концентрация редких видов растений и насекомых на обочинах автомобильных дорог. Другой известный биогеографический феномен — формирование вдоль автодорог антропогенных путей (коридоров) расселения биоты. Для ряда групп растений и животных, как показывает анализ таких внутриконтинентальных транспортных коридоров

Северной Евразии как «Шёлковый путь» (из Китая и Индии в Европу), «Янтарный путь» (от Средиземного моря к Балтийскому через Центральную Европу), «Из варяг в греки» (из Южной Скандинавии в Грецию и обратно), дороги становились полосами распространения и непреднамеренной интродукции видов.

3. *Антропогенная экотонизация и «островизация» природных ландшафтов.* Фрагментация влечёт за собой развитие другого мощного процесса антропогенной трансформации биоты — экотонизации границ природных и антропогенных экосистем, формирования сравнительно широких переходных полос от природных экосистем к их антропогенным модификациям. Именно эти процессы по периферии ареалов трансформированных земель часто создают условия изоляции для биоты в границах ландшафта. Антропогенные экотоны подвижны, хотя и рассматриваются как буферы для природных экосистем, но в то же время они расширяют сферу действия антропогенных факторов — физического, химического и биологического загрязнения, изъятия отдельных элементов биоразнообразия и пр. В староосвоенных регионах экотоны сохранившихся природных «островов» по ширине могут быть сопоставимыми с диаметром последних. В абсолютных величинах они составляют сотни метров и километры и часто приобретают элементы структуры и функционирования антропогенного субклимакса (например, пирогенного вдоль дорог или вокруг населённых пунктов).

Наиболее опасным для биоразнообразия в условиях фрагментации становится процесс формирования «островов девственной природы» в антропогенном ландшафте. Нами было предложено определять это явление с позиции неорелик-

товости биоты и экосистем (Исаков и др., 1986). Подобная ситуация характерна для лесных экосистем Средиземноморья, пустынь Передней Азии, лесных экосистем Кавказа, широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Европы, сохранившихся массивов степей Евразии. Биогеографический эффект от «островизации» ландшафта связан с изменением закономерностей распространения, структуры и динамики зональной биоты. Её анализ, как было показано выше, теперь может вестись с позиций островной биогеографии. В итоге на первый план выходят такие параметры, как открытость экосистем для внедрения новых видов, скорости вымирания старых и появления новых видов растений и животных, интенсивность и характер антропогенной конвергенции и дивергенции биоты и пр. Именно островные условия приводят к тому, что равнозначными для биоты становятся географические, экологические и эволюционные факторы, активизация которых определяется степенью антропогенной изоляции, что влияет, с одной стороны на видообразование, а с другой — на локальные и региональные механизмы вымирания видов.

4. *Внедрение чужеродных видов, биотические инвазии, «перемешивание» флор и фаун.* Важной отличительной чертой антропоцена вслед за трансформацией, фрагментацией и экотонизацией природных экосистем и биот становится выравнивание условий географической среды и ослабление действия естественных факторов регламентирующих расселение растений и животных, прежде всего — «ценотическая закрытость» экосистем, полнота заполнения их функционального пространства «экологическими нишами». В итоге организмы с широкими нормой реакции и адаптациями к физическим и

химическим условиям среды получают возможности для инвазий и натурализации в новых условиях. В актуальной биогеографии (Тишков и др., 1994; Тишков, 2013, 2015а) для объяснения феномена разрушения отдельных физико-географических барьеров для трансмеридиональных и трансширотных перемещений видов растений и животных пока можно сформулировать несколько положений.

— Расширение экономических и как следствие транспортных связей материков и регионов тысячи лет назад привело в движение «каналы биотических обменов» между биогеографическими областями. Они формируют совместно с природными потоками биоты «биотический дождь» — пул для преднамеренной и непреднамеренной интродукции.

— Антропогенная трансформация природы расширяет спектр местообитаний и вызывает дефицит организмов для их освоения, особенно для тех, которые имеют иные, по сравнению с зональными, параметры абиотической среды. По правилу «растекания жизни» (Вернадский, 1994) участки, свободные от конкурентного давления местных представителей флоры и фауны, оказываются ареной натурализации видов-экзотов. Первыми (во времени) пришельцами становятся виды интразональных местообитаний (например, пойм, где хронические нарушения привели к формированию комплекса видов-пионеров, и каменистых осыпей в горах), а затем — пришельцы из других регионов и континентов.

— Формирование «вторичных» (антропогенных) ареалов свойственно в первую очередь видам с широкой нормой реакции, попадающими в условия с близкими параметрами экологических ниш и образующими викарирующие популяции. Таковым является, например, новый ареал

ондатры в Северной Евразии, который демонстрирует пример циркумбореального типа распространения видов.

В отношении интенсивности инвазий тех или иных видов и групп растений и животных для конкретных территорий старого и нового хозяйственного освоения можно строить «биогеографический прогноз». Его общее правило — предрасположенность к интродукции у вида выше при наличии «симметричных биомов» или участков со сходными климатическими условиями на других материках (Тишков, 1993, 2005а,б, 2013, 2015а).

Глобальный биотический обмен, ускорившийся в антропоцене с развитием свободной торговли (например, действия режима ВТО) и транспорта привёл к тому, что сложились «пары» симметризации биот для биотического обмена — американо-европейская, азиатско-европейская, азиатско-американская, американо-австралийская, африкано-австралийская и др. В основном доминируют долготные обмены, но уже намечаются перспективы формирования симметричных структур южного и северного полушарий — пример с «европейской» биотой в Северной Америке, Австралии и в Новой Зеландии. Северная Евразия стала ареной биотических инвазий тысяч видов растений и животных, что собственно и отличает здесь антропоцен от голоцена, для которого было свойственно направленное расселение организмов из рефугиумов после оледенения и формирования ландшафта.

Антропогенная трансформация биоразнообразия опасна тогда, когда происходит коренное и необратимое (филоценогенетическое) изменение сукцессионной системы, обеспечивающей становление и восстановление природных экосистем. Собственно открытыми для инвазий оказываются группировки и простые

сообщества ранних стадий сукцессий и экосистемы на заключительных стадиях дигрессии. Появляются новые доминанты и эдификаторы. В одних случаях они «блокируют» развитие сукцессий: например, на современных степных залежах сорно-бурьянные пионерные комплексы в отсутствие заноса семян средних и заключительных стадий сукцессии. В других случаях они, наоборот, создают новые их ряды и серии, по сути «укорачивая» сукцессию: формирование древесно-кустарниковых комплексов на обедневших чернозёмах в лесостепи, постагрогенные ряды к неморальным соснякам и дубравам с кислыми почвами на моренных двучленах Восточной Европы. В иных состояниях природные экосистемы исключительно «консервативны» и практически закрыты для инвазий. Человек может направленно уничтожать экологические ниши и саму возможность жизни вида растения или животного, содействовать формированию новой экологической ниши и даже её замещению (примеры с интродукцией енотовидной собаки, ондатры и американской норки в Северной Евразии). Изучение «перемешивания биот» и биотических инвазий — новая задача биогеографии, требующая оценки биогеографических последствий и феноменологии «биологического загрязнения».

5. *Избирательное использование объектов флоры и фауны как причина сокращения биоразнообразия.* В историческом аспекте можно привести много примеров, когда избирательное использование биоресурсов приводило к их полному исчезновению в отдельных регионах. В Северной Евразии, например, это выхухоль, дикий верблюд, сайгак, тур, тарпан, зубр, атлантический морж, стеллерова корова, переднеазиатский леопард, тигр и др. Вымершие виды «позднеплейсто-

ценовой» и «раннеголоценовой» фауны и сократившие ареал виды млекопитающих играли важную дифференцирующую роль в биогеографическом делении голоценовых ландшафтов материка, а их сохранившиеся к настоящему времени популяции подчёркивают биогеографическую оригинальность отдельных территорий. Таковы, например, атлантический морж на арктических архипелагах и островах Северной Атлантики, сайгак в Прикаспийской низменности, зубр на Западном Кавказе.

Растительный мир также богат примерами, когда избирательное использование становилось причиной исчезновения вида. Это относится ко многим лекарственным, пищевым, техническим и декоративным растениям. Например, липняки (из *Tilia cordata*) стали естественно редкими на Восточно-европейской равнине ещё в XII–XIII вв., что связано с хищническим использованием луба и древесины этой породы на разные хозяйственные нужды. Другой пример — состояние популяций растений, ранее используемых для получения природных красителей. Так, широко распространённая по всему ареалу расселения угро-финских, славянских и славяно-балтских народов княженика (полянника, мамура; *Rubus arcticus*), корни которой применялись для крашения полотна в красный цвет, практически исчезла в староосвоенных регионах северо-запада, центра и севера Европейской России ещё в XVIII в., а восстановление её популяций идет крайне медленно.

6. *Химическое загрязнение среды.* Основоположники введения понятия антропоцена в географию (Ehlers Eckart, 2010; Editorials, 2011) считали, что загрязнение среды — главнейшая особенность новой геологической эпохи, фактор, действующий на биоразнообразии, чаще всего

опосредованно через накопление в пище, в почвах и воде загрязняющих веществ. Прямое действие носит токсикологический характер: он приводит к гибели животных и растений, повреждению их репродуктивных органов и пр. Отмечаются и негативные генетические последствия, а также усиление отбора, как в случае с насекомыми-вредителями.

Ярким примером влияния изменений химизма среды на биоразнообразии может служить ситуация с антропогенным закислением северных пресноводных водоёмов за счёт тропосферного переноса выпадения промышленных выбросов и повсеместным эвтрофированием водоёмов суши за счёт сельскохозяйственных стоков (органика и минеральные удобрения). Это приводит к исчезновению целого комплекса аборигенных гидробионтов и их замещению другими видами, в т. ч. заносными. Так, в центральных и южных районах Восточной Европы постепенно произошла унификация пресноводной флоры и фауны и переход ранее обычных массовых видов гидробионтов, характерных для олиготрофных и мезотрофных водоёмов, в разряд редких и исчезающих.

Значительная трансформация биоты отмечается вокруг металлургических и химических предприятий, тепловых станций, цементных производств, т. е. локальные источники загрязнения атмосферы, почв и воды становятся по биогеографическим последствиям региональными. По масштабам воздействия на первые места выходит трансграничный тропосферный перенос загрязняющих веществ, который имеет отдалённые последствия для районов «разгрузки» (например, большая часть Арктики), и химизация современного аграрного производства (например, ситуация в аграрных регионах Северной Евразии).

7. Изменение физических параметров среды, прежде всего климата. Антропоцен, в отличие от голоцена, демонстрирует несопоставимость характерных времён климатических изменений и изменений биоразнообразия и экосистем. За последние тысячелетия Земля была свидетелем продолжительных контрастных климатических циклов, в то время как тренды динамики биоты (вымирания видов, сокращения или расширения ареалов, формирование новых биогеографических рубежей) сохранялись и были обусловлены исключительно деятельностью человека или синергизмом этой деятельности и «быстрых» изменений среды. Поэтому достаточно странным выглядят случаи, когда результаты палеоэкологических реконструкций ключевых хроносрезов плейстоцена и голоцена экстраполируются на современную внутривековую ситуацию и игнорируются реальные явления в изменениях биоты, происходящие при биотически значимых изменениях климата.

Большинство крупноареальных видов Северной Евразии имеют сравнительно широкую норму реакции в отношении изменений абиотической среды. Видов растений и животных с узкой нормой реакции, например на температурные параметры, сравнительно немного. Некоторые исследователи в своих прогнозах последствий глобальных изменений климата для биоразнообразия при увеличении среднегодовых температур воздуха на 1–2 градуса начинают «двигать границы» и пугать население разными природными катаклизмами. Но разве значимы такие изменения климата для эдификаторной древесной породы, «температурный градиент» или «климаареал» которой настолько широк, что охватывает несколько природных зон? Так, современное распро-

странение ели европейской от лесотундры и северной тайги до подзоны хвойно-широколиственных лесов формирует её климатический ареал в Европейской России с разбросом средних температур: годовых в пределах от -5.9 до $+6.6^{\circ}\text{C}$, самого холодного месяца года в пределах от -4.1 до -18.2°C , самого тёплого месяца в пределах от $+11.3$ до $+19.3^{\circ}\text{C}$ (Базилевич и др., 1986). Кстати, для Северной Евразии абсолютный минимум для всех лесных подзон с участием ели европейской от лесотундры до хвойно-широколиственных лесов одинаков: в пределах от -54.0 до -55.0°C . Для этой породы более значимыми являются другие климатические факторы: весенние и летние засухи, сильные ветра, летние возвраты холодов, когда поздние заморозки побивают молодые побеги и деревья, генетически неспособные к регенерации. Достаточно вспомнить инверсионно безлесные горные долины средне- и низкогорий Кавказа и Урала.

В то же время, последствия климатических изменений антропоцена для биоразнообразия Северной Евразии действительно могут быть катастрофическими. Во-первых, «островное» положение биоты некоторых природных ландшафтов может стать причиной её обеднения. Известно, что при трансформации 90% экосистем «острова» вымирает 50% его биоты. Во-вторых, находящиеся в угнетённом положении популяции растений и животных — например, «гляциальных реликтов», гидробионтов олиготрофных водоёмов — в условиях потепления могут окончательно исчезнуть. В-третьих, под угрозой оказываются некоторые типы экосистем с преобладанием видов стенопотной биоты, т. е. с узкой «нормой реакции».

8. Генно-модифицированные организмы (ГМО) и сохранение биоразнообразия. Вопросы безопасности ГМО в полной ме-

ре относятся и к человеку, и к природному разнообразию. Эта биогеографическая проблема характерна исключительно для антропоцена. В отсутствие чёткого механизма правового регулирования генно-инженерной деятельности и регламентации безопасности при получении и передаче ГМО, содержащих рекомбинантную ДНК и пр., а также регламентации внедрения на рынок ГМ-культур, ГМ-продуктов и ГМ-кормов применительно к природным экосистемам и биоразнообразию, она может стать наиболее важной в спасении природного разнообразия планеты и её регионов.

Глобальный рынок и вступление России и других стран бывшего СССР в ВТО привели в Северной Евразии к повсеместному распространению ГМО, ГМ-растений и ГМ-продуктов. Растут площади посевов ГМ-растений, выращивание которых требует меньше топлива, более экономично и устойчиво по годам вне зависимости от погодных аномалий, требует меньше традиционных пестицидов, что снижает угрозу здоровью населения и состоянию окружающей среды. Суммарно все преимущества даёт и более высокая урожайность, что в целом способно стабилизировать аграрный сектор в развитых и развивающихся странах.

Однако среди аргументов, которые надо учитывать при планировании мероприятий по снижению риска от ГМО для природного биоразнообразия, можно выделить следующие: 1) нет гарантий, что ГМ-культуры с заданными полезными свойствами не теряют других, не менее ценных качеств, 2) устойчивость к вредителям, приобретённая ГМ-культурами, будет стимулировать появление новых модификаций вредителей, и так до бесконечности, 3) сохраняется угроза передачи чужеродного гена видам, обитающим на соседних с полями зем-

лях, 4) велик риск соприкосновения ГМ-растений с популяциями диких родичей, возможно появление у них чужеродных генов и образование «генетических химер» с неконтролируемыми свойствами, 5) угроза образование ГМ патогенных форм микроорганизмов, в т. ч. вирусов и бактерий, за счёт рекомбинации РНК клетки ГМ-растений и РНК природных изолятов микроорганизмов, 6) потенциальная возможность неконтролируемых мутаций в трансгенных организмах и восстановление или усиление за счёт мутагенеза патогенности генома, 7) потенциальный риск приобретения новых свойств патогенных микроорганизмов у трансгенных растений, 8) риск внедрения в природные очаги болезней растений и животных и даже возможности формирования новых форм природно-очаговых заболеваний, 9) потенциальная угроза получить в результате внедрения ГМ-культур активизацию диких форм патогенных микроорганизмов и расширения ими круга хозяев: защищаясь от одной болезни или вредителя, ГМО стимулирует появление новых вредителей и болезней.

Если в отношении аграрного производства проблемы ГМО решаются и, на наш взгляд, достаточно успешно, то вопрос предотвращения возможных негативных последствий для природного биоразнообразия остаётся открытым. Исследования и превентивные меры здесь пока недостаточны, хотя риск при расширении использования ГМ-культур для природной флоры, а, возможно, и фауны, очевиден: распространение чужеродных генов в природных популяциях диких сородичей ГМ-растений и др. Последствия распространения ГМО для природного биоразнообразия экологами и генетиками, к сожалению, не «просчитаны» и не оценены (Тишков, 2004, 2005а).

Ещё в период реализации «Сталинского плана» преобразования природы в конце 1940-х гг. и в начале 1950-х гг. на широких просторах Русской равнины формировались лесополосы и лесопосадки дуба и других лесных культур на основе семенного материала, поступившего из разных регионов и представляющих генетически разные «географические расы» древесных пород. Негативный эффект от такого генетического загрязнения вполне очевиден: например, ослабление устойчивости местных дубов к дубовой листовертке, возвратам холодов весной и др.

7. Выделение антропоцена с позиций актуальной биогеографии

Описанные выше проблемы свидетельствуют о старте нового массового вымирания видов. Только за последние 500 лет активной хозяйственной деятельности человека вымерло не менее 80 видов млекопитающих. А за всю предыдущую историю средняя скорость их вымирания составила менее двух видов на миллион лет, что выделяет антропоцен и по этим важным с биогеографических позиций параметрам. При этом современные виды, имеющие статус редких, вымрут в ближайшие столетия по причинам сокращения среды обитания, агрессивности инвазивных видов, болезней, изменения климата и синергизма действия этих факторов.

Критическое сокращение области распространения многих видов растений и животных, превращение ареалов сплошного распространения видов в очаговое (например, дрофы, вухухоли, леопарда, и пр.), «сжатие» ареала (например, у соболя, тигра, некоторых осетровых рыб) отличает антропоцен от голоцена, когда на протяжении более 10 тысячелетий происходило расселение видов и становление

их климатически, исторически и ценологически обусловленных ареалов. Выявляемые в последнее время климатогенные пульсации границ ареала некоторых видов животных также связано с антропогенной трансформацией природных местообитаний. Например, продвижение на север и на юг границы распространения бореальных видов (бурый медведь, рысь) связано с процессами «возвращения» (восстановления) лесной растительности в полосах относительного безлесья.

Но есть и многочисленные примеры обратного, когда происходит антропогенное расширение ареалов некоторых видов растений и животных, причём не только в случае с преднамеренной (например, восстановление ареала овцебыка) и непреднамеренной интродукцией, расселением чужеродных видов и пр. Наиболее ярко это проявляется в отношении адвентивной флоры, синантропной фауны, а также формирования нового ареала у интродуцированных видов (в Северной Евразии — ондатра, енотовидная собака, американская норка и др.), продвижения на север некоторых видов карповых рыб и др.

Новые биогеографические рубежи антропоцена Северной Евразии сформировались по мере сгущения границ ареалов видов растений и животных, меняющих коренным образом своё распространение: 1) широтное, например, по линии лесостепи и вторичных хвойно-широколиственных лесов в Восточной Европе, 2) меридиональное, возможно по восточному пределу распространения западноевропейских видов млекопитающих, птиц, рыб, растений — в связи с разными сроками фронтальной трансформации лесных местообитаний, по Уралу — за счёт возникновения антропогенных рубежей и трансформации местообитаний

бореальных видов с европейским и сибирским генезисом, по Енисею, по предгорьям крупных горных стран (Кавказ, Алтай и Саяны).

8. Новые «характерное время» и «характерное пространство» в биогеографии

В начале статьи мы писали о таких явлениях новой эпохи, как «сближение характерных времён» событий и явлений и «сжатие пространства» Земли, на котором проявляются исходные (природные) черты биоты. Речь идёт о том, что синергизм, каскадный и кумулятивный эффекты, происходящие в результате сравнительно быстрых изменений климата и широкой хозяйственной деятельности человека, способны менять такие базовые параметры биоты, как её собственное (характерное) пространство и время. В системе географических наук именно биогеография, выявляющая закономерности размещения целостных биологических структур — видов организмов и их сочетаний — в абiotических координатах пространства с континуумом границ, сочетает в себе всю пространственно-временную специфику и биологии, и географии.

В ней мало сквозных идей, но множество фактов, которые для снижения неопределённости должны быть организованы с помощью пространственно-временной иерархической системы внутри науки. Ранее В.А. Шупер (2010) обратил внимание на полезность восприятия географией некоторых методологических обретений биологии в отношении «характерного пространства». К этому следует добавить и возможности расширение методологии биогеографии за счёт развития новых направлений науки, например использования современной и древней ДНК для оценки разнообразия и особенностей

распространения животных (Холодова, 2006) и геногеографии, возникшей, так же как и биогеография, на стыке биологии и географии. Она существенно расширила базу внедрения в географию категории «характерное время» (временные оценки филогенеза систематических групп растений и животных, темпы освоения отдельными видами территорий и акваторий), а также его сопоставимость с протяжённостью пространства при расширении ареала и при миграциях растений, грибов, животных, в том числе человека. Недаром картографический анализ распространения генетических маркеров человека (гаплогрупп) в населении крупных регионов и детальное изучение конкретных популяций, проведение экспедиций, генотипирование различными маркерами (мтДНК, Y-хромосома) проводятся не только биологами, но и географами, например в рамках проекта Географического общества США. К этому следует добавить широкое использование в геногеографии географической терминологии — «генетический ландшафт», «географический процесс», «генетическая карта», «карта геномов», «географическая изменчивость» и т. д.

В биогеографии «узкое» понимание категории времени сводилось и сводится к внедрению (обоснованию) историзма, включению в методологию науки представлений о генезисе флор и фаун, в лучшем случае — эволюционных преобразований биоты (эволюционная география и палеобиогеография) и истории становления современной биоты и её миграций в процессе последних геологических, климатических и даже антропогенных перестроек Земли (историческая биогеография). В методологии последней ключевая роль принадлежит современному филогенезу, который проходит на фоне антропогенной трансформации

сукцессионных систем, редукции терминальных стадий развития зональной биоты, изменения «характерного времени» ключевых процессов её самоорганизации (первичных и вторичных сукцессий, их стадий), микро- и макроэволюционных изменений (например, видообразование, внутривидовая дифференциация с образованием новых подвидов, форм, рас, экотипов и пр.). Часто это происходит, как показано выше, на фоне «эктонизации» и «островизации» природных ландшафтов, что приводит к антропогенной изоляции популяций растений и животных. К.К. Марков, вводя в 1938 г. понятие метакронности в географии (Марков, 1986), представлял, что наступление и чередование фаз и стадий развития ландшафтов происходит несинхронно, а сами они — функция конкретных условий вместе с их пространственной характеристикой («характерным пространством»).

Вводя обязательную для анализа временную ось, биогеография становится «заложницей» правила, по которому каждый хроносрез в прошлом, настоящем и будущем — это новые геологические и климатические условия, в которых пространственные перестройки также осуществляются по законам эволюции. Преимущества получают состояния ландшафта (его фаций) с более эффективным (с меньшими потерями) биологическим круговоротом и регуляцией энергетических потоков. «Вытеснение» менее эффективных ландшафтов осуществляется через изменения экологических ниш биоты и разрушение исходной (исторически обусловленной) сопряжённости слагающих её видов растений и животных. По сравнению с голоценом в антропоцене наблюдаются изменения временных и пространственных параметров «биогеографической картины мира»: для процессов и

явлений — «сжатие времени», ускорение процессов внутривидовой дифференциации, филогенеза на фоне замедления и блокирования сукцессий в староосвоенных регионах, а для пространственных категорий — «сжатие пространства» (например, для существования природных экосистем, местообитаний редких популяций), фрагментация и «островизация» покрова, ареалов, местообитаний, сужение симперат.

Аналогичным образом в прошлом происходили смены геологических эпох при «биогеографических кризисах», связанных с геологическими и климатическими катаклизмами. Дестабилизация происходила благодаря возникновению несоответствия «нормы реакции» организмов современной среде и «каскадному эффекту» изменений связей между видами, их взаимодействия со средой и с биотическими потоками межэкосистемного обмена. В итоге открывались возможности для изменения границ ареалов, вымирания видов на отдельных территориях, формирования новых композиций пионерных и производных стадий сукцессии, инвазий чужеродных видов. Крупное изменение во времени по оси лимитирующих факторов (например, по температурному тренду) вызывают трансформацию многих экологических ниш и нарушают сложившуюся картину распространения организмов. Этот главный биогеографический эффект климатических изменений (а в ряде случаев и антропогенной трансформации среды) может быть выражен и в изменении рубежей и параметров «характерного пространства» объектов и явлений, меняющихся по оси времени.

Что брать за основу синтеза явлений биогеографии антропоцена? Каков собственно объект актуальной биогеографии XXI в.? Что это — *современное состояние*

биоты с текущими параметрами «характерного пространства» и «характерного времени» или же «*восстановленный покров» и его биоразнообразие с прошлыми ареалами, границами и симператами?* В последнем случае вся биогеография должна формироваться вокруг неких условных пространственных и временных моделей (карт, схем связей, постулированных закономерностей, классификаций, наборов временных шкал, описаний и пр.) «*прошлых состояний»*, не всегда информационно достаточных и верных (Тишков, 2012, 2013). Единой для большинства схем современного биогеографического синтеза была и остаётся приуроченность крупных биотических общностей (царств, доминионов, областей) к границам современных материков и рубежам, возникшим в результате продолжительного периода флоро-, фауно- и биогенеза в пределах праматериков, прежде всего Гондваны. Они представляют собой территории с высоким рангом эндемизма биоты (на уровне класса, отряда, реже — семейства растений и животных).

Географическая изоляция макроуровня (океаны, моря) усиливала дифференциацию биотических объединений на высшем уровне. Но уже на следующем уровне дифференциации, например, в рамках биотического, флористического и фаунистического районирования, дифференцирующими становятся физические факторы, определяющие пространственные границы провинций и районов, в первую очередь геологическое строение, макрорельеф и климат, причём не только на суше, но и в океане (Кафанов, 2005; Петров, 2006). Обособление самых низших единиц биогеографического синтеза контролируется актуальным ландшафтным разнообразием, служащим основой для распределения современного биоразно-

образия в условиях текущего климата и сложившихся поверхностях Земли. При этом «биотический потенциал ландшафта» (исходное разнообразие экологических ниш и широта «ординационного поля» в координатах физических факторов) также может быть трансформирован антропогенным влиянием и новыми «быстрыми» климатическими изменениями.

Поэтому вслед за А.И. Кафановым (2005) можно заключить, что «с увеличением пространственно-временной шкалы увеличивается роль исторического при объяснении распространения биоты» (с. 131), но нижние уровни пространственного распределения находятся полностью во власти актуального климата и антропогенного фактора. Это позволяет в рамках биогеографии как науки географического цикла выделять для антропоцена актуальную биогеографию — географию современного биоразнообразия на всех уровнях его проявления (Тишков, 2012, 2015а), т. е. биогеографию антропоцена.

Дискуссия, развёрнутая ещё десять лет назад на страницах «Журнала общей биологии» о предмете биогеографии (Кафанов, 2005, 2006 и др.), во многом повторяет рассматриваемые вопросы, но в контексте биологической и экологической терминологии. Примечательно, что на призы Б.М. Миркина (2005) не искать универсальные биогеографические законы, а анализировать каждый феномен индивидуально, А.И. Кафанов (2006) призывает учитывать масштаб конкретной биогеографической задачи: выявление пространственных закономерностей, районирование, определение «мишени» инвазий, площадей и периодов проявления новой феноменологии. В зависимости от масштаба времени и пространства будет работать та или иная методология. Так, современная динамика биоты (деся-

тилетия) на локальном уровне (масштаб до нескольких десятков кв. км), считает автор, «никаких биогеографических выделов» нам не даст.

Именно на этом примере «биоцентрического взгляда» мы хотели бы обратить внимание на то, что вся классическая биогеография начинается как раз с того масштаба, который даёт пространственный анализ «кружева ареала», обусловленного ландшафтной пространственной неоднородностью (10–10² кв. км) и внутривековой климатической цикликой. В этом масштабе проявляется рефугиальность, реликтовость и «неореликтовость» биоты, колебания биогеографических рубежей во времени и пространстве, собственно неустойчивость протяжённости и положения симперат и пр. Климат, неотектоника, изменения рельефа, деятельность человека в данном случае выступают не как меняющийся фон, а скорее как сигнал для смены состояний — климатогенных и антропогенных вариантов флористических и фаунистических комплексов, новых антропогенных субклимаксов и климаксов зональной растительности.

В биогеографическом синтезе категории «вчера», «сейчас» и «завтра» касаются отдельных видов и популяций, их комплексов, местообитаний, качеств самоорганизации. Время воспринимается здесь как канва событий (состояний) или цепь изменений объектов, субъектов и объединяющих их процессов: например, цепь характерных времен трансформации углерода от времени разложения опада и подстилки (месяцы, годы) до циклов гумусообразования и накопления гумуса в илловиальном и метаморфическом горизонте почв (от нескольких тысяч до 10 тыс. лет и более) (Глазовская, 2009). Причём каждый из них имеет «характерное время» и «характерное пространство»

выявления (реализации) этих изменений. Образное выражение «*время есть тень пространства*» добавляет историзма в географические исследования, но уводит их от главной миссии — от актуализации и прогноза состояний меняющегося мира и его пространственных составляющих. Пространство в биогеографии выступает ареной любых временных преобразований, причём континуальность самого пространства и его элементов вполне соотносится и с континуальностью временных перестроек.

9. Заключение

Живая природа (биота) меняется, поэтому логично уточнение методологических основ её изучения в рамках биогеографии и сохранения, в т. ч. уточнение статуса и параметров «характерного» времени и пространства.

Необходимость внедрения понятия «антропоцен» в актуальную биогеографию очевидна. Оно позволяет сформулировать и актуализировать ответ на существенный вопрос: какое надо сохранять биоразнообразие? С нашей точки зрения в этом случае следует говорить об «*антропоценовом*» биоразнообразии (Тишков, 2015а,б).

Вся классическая биогеография начинается с локального масштаба, который представляет пространственный анализ актуального «кружева ареалов». Ранее оно было обусловлено ландшафтной неоднородностью, вековой и внутривековой циклической его состояний во времени. Сейчас, в условиях антропоцена, практически все параметры биоразнообразия — состав, структура флористических и фаунистических комплексов, динамика численности отдельных популяций, распространение видов — обусловлены антропогенными

воздействиями. В этом масштабе проявляется рефугиальность, реликтовость и «неореликтовость» биоты, колебания позиций биогеографических рубежей во времени и пространстве, неустойчивость вектора и положения симпатризма и пр. — всё, из чего и «вырастает» актуальная биогеография.

Один из главных выводов и практических результатов актуализации биогеографии связан с возможным их использованием в сохранении биоразнообразия и в оптимизации территориальной охраны природы в целом. Не секрет, что рекомендуемые нормы площадей особо охраняемых природных территорий (площади отдельных заповедников и национальных парков, доля от площади регионов) берутся часто «с потолка», а критерии оценки успешности сохранения популяции редкого вида в лучшем случае касаются локального уровня. Понятно, что ложное представление о состоянии популяций того или иного вида, которое дают карты его «сплошного» распространения — например, в Красной книге Российской Федерации (см. современные ареалы редких хищных птиц и млекопитающих) — не способствует планированию мероприятий по его территориальной охране. Выявляемое «кружево ареала» редких видов поможет при внедрении концепции «характерного пространства» более адресно решать вопросы сохранения биоразнообразия и строить экологическую сеть особо охраняемых территорий таким образом, чтобы охватывать режимом охраны (или щадящего природопользования) участки характерных местообитаний, учитывая все особенности пространственно-временной организации биоразнообразия и условий его существования, которые привносит новая эпоха — антропоцен.

Благодарности

Статья подготовлена в рамках проекта по гранту РГО-РФФИ № 13-05-41392 «Пространственные перестройки биоразнообразия под влиянием «быстрых» изменений климата и социально-экономических условий в староосвоенных регионах Европейской части России» и проекта «Экологический каркас Российской Федерации» программы фундаментальных исследований ОНЗ РАН (2014–2016).

Литература

- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. 1986. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. Москва: Наука. 297 с.
- Белонская Е.А., Кренке А.Н.-мл., Тишков А.А., Царевская Н.Г. 2014. Природная и антропогенная фрагментация растительного покрова Валдайского поозерья. — Известия РАН. Серия географическая, 5: 67–82.
- Верещагин Н.К. 2002. От ондатры до мамонта. Путь зоолога. Санкт-Петербург: Астерион. 336 с.
- Вернадский В.И. 1994. Живое вещество и биосфера. Москва: Наука. С. 315–401.
- Витязева В.А. 1950. Об основных вопросах географической науки. — Вестник Академии наук СССР. 2с. <http://www.ras.ru/FStorage/download.aspx?id=b6d36438-4d2a-4545-8227-7afc71e84441>.
- Геттнер А. 1925. Сущность и методы географии. — Вопросы страноведения. Москва–Ленинград. С. 33–85.
- Глазовская М.А. 2009. Педолитогенез и континентальные циклы углерода. Москва: Книжный дом «Либроком». 336 с.
- Голубчик М.М., Евдокимов С.П., Максимов Г.Н. 1998. История географии. Смоленск: Изд-во Смоленского госуд. универ. 224 с.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. 1986. Зональные закономерности динамики экосистем. Москва: Наука. 148 с.
- Исаченко А.Г. 1971. О единстве географии. — Известия Всероссийск. географического общества, 103 (3): 289–310.
- Исаченко А.Г. 2014. Учение о ландшафте, его интерпретационный и методологический потенциал. — Вопросы географии, 138: 26–35.
- Кафанов А.И. 2005. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. Владивосток: Изд-во Дальневосточного универ. 208 с.
- Кафанов А.И. 2006. Континуальность и дискретность живого покрова: проблема масштаба. — Журнал общей биологии, 67 (4): 311–313.
- Кириков С.В. 1959. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.): Степная зона и лесостепь. Москва: Изд-во АН СССР. 175 с.
- Кириков С.В. 1960. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.): Лесная зона и лесотундра. Москва: Изд-во АН СССР. 157 с.
- Кириков С.В. 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. Москва: Наука. 348 с.
- Кириков С.В. 1979. Человек и природа восточно-европейской лесостепи в X – начале XIX в. Москва: Наука. 183 с.
- Кириков С.В. 1983. Человек и природа степной зоны, конец X – середина XIX в.: Европейская часть СССР. Москва: Наука. 128 с.
- Климанов В.А., Кожаринов А.В., Тишков А.А. 2010. Палеогеоэкологические реконструкции динамики растительности и климата Валдайского поозерья в позднеледниковье в голоцене. — Труды национального парка «Валдайский» (Санкт-Петербург), 1: 254–261.
- Котляков В.М., Тишков А.А. 2008. Векторы прошлого и современного развития академической географии. К 90-летию Института географии РАН. — Вестник Российской академии наук, 9: 810–820.
- Котляков В.М., Тишков А.А. 2009. Стратегия устойчивого развития России в начале 21 века: инновационные векторы и место географического прогноза. — Инновации, 9: 74–81.
- Линдберг Г.У. 1974. Современные организмы как источник информации о закономерностях развития Земли и ее биосферы.

- ры в недавнем прошлом (перспективы развития гипотезы о крупных колебаниях уровня океана). — Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Том 1. Зоология. Ленинград: Наука. С. 52–70.
- Марков К.К. 1986. Проблемы общей физической географии и геоморфологии. Избранные труды. Москва: Наука. 288 с.
- Миркин Б.М. 2005. Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология. — Журнал общей биологии, 66 (1): 522–526.
- Мордкович В.Г. 2005. Основы биогеографии. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 236 с.
- Петров К.М. 2006. Биогеография. Москва: Академический проект. 400 с.
- Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биогеоценозов. Москва: Наука. 231 с.
- Соболев Н.А. 1992. Концепция биологического разнообразия в приложении к развитию сети природных резерватов Подмосковья. — Чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск. С. 19–21.
- Соболев Н.А. 2015. Экологический каркас России. Индикативная схема. Москва: Инст. географии РАН, РГО. 16 с.
- Тишков А.А. 1993. Современные проблемы биогеографии: Конспект лекций. Москва: Российский открытый университет. 60 с.
- Тишков А.А. 1994. Оптимизация агроландшафта Валдая. Структура сельскохозяйственных угодий. — Известия Российской академии наук. Серия географическая, 3: 74–84.
- Тишков А.А. 1998. Смена парадигм в биогеографии. — Известия Российской академии наук. Серия географическая, 5: 83–94.
- Тишков А.А. 2003. Пожары в степях и саваннах. — Вопросы степеведения, 4: 9–22.
- Тишков А.А. 2004. Эколого-географическая оценка последствий вступления России во Всемирную Торговую Организацию (ВТО). — Известия Российской академии наук. Серия географическая, 4: 7–18.
- Тишков А.А. 2005а. Биосферные функции природных экосистем России. Москва: Наука. 309 с.
- Тишков А.А. 2005б. Теория и практика сохранения биоразнообразия (к методологии охраны живой природы в России). — Бюллетень: Использование и охрана природных ресурсов в России, 85 (1): 77–97.
- Тишков А.А. 2010. Биосферные функции и экосистемные услуги ландшафтов степной зоны России. — Аридные экосистемы, 10 (1): 5–15.
- Тишков А.А. 2011. Биогеографические последствия природных и антропогенных изменений климата. — Успехи современной биологии, 131 (4): 356–366.
- Тишков А.А. 2012а. Актуальная биогеография как методологическая основа сохранения биоразнообразия. — Вопросы географии, 134: 15–57.
- Тишков А.А. 2012б. Сукцессии растительности зональных экосистем: сравнительно-географический анализ, значение для сохранения и восстановления биоразнообразия. — Известия Самарского научного центра РАН, 14 (1/5): 1387–1391.
- Тишков А.А. 2015а. Биогеография антропоцена Северной Евразии. — Известия Российской академии наук. Серия географическая, 6: 5–15.
- Тишков А.А. 2015б. Как и какое сохранять биоразнообразие лесов Европейской России? Реплика сторонника актуальной биогеографии. — Лесоведение, 5: 379–387.
- Тишков А.А., Масляков В.Ю., Царевская Н.Г. 1995. Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биогеографические последствия). — Известия Российской академии наук. Серия географическая, 4: 74–85.
- Тишков А.А., Мурзаева В.Э. 2008. Про странство, время и люди — главные герои жизни Э.М. Мурзаева. — Известия Российской академии наук. Серия географическая, 2: 132–137.
- Флеров К.К. 1955. История фауны млекопитающих в четвертичном периоде. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 350 с.
- Флинт В.Е. 2002. Сохранение редких видов в России (теория и практика). — Сохранение и восстановление биоразнообразия. Москва: Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия». С. 11–108.

- Холодова М.В. 2006. Использование современной и древней ДНК для изучения динамики экосистем. — Динамика современных экосистем в Голоцене. Материалы конференции. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 261–266.
- Шупер В.А. 2014. Характерное пространство в теоретической географии. — Известия Российской академии наук. Серия географическая, 4: 5–15.
- Anthony D.W., Brown D. 2000. Eneolithic horse exploitation in the Eurasian steppes: diet, ritual and riding. — *Antiquity*, 74: 75–86.
- Cox C.B., Moore P.D. 1993. *Biogeography an ecological and evolutionary approach*. 5th ed. Oxford: Blackwell. 326 p.
- Crutzen P.J., Stoermer E. F. 2000. The Anthropocene. — *Global Change Newsletter*, 41: 17–18.
- Eckart E. 2010. The anthropocene — new chance for geography? — *Die Erde*, 141 (4): 164–183.
- Editorials. 2011. The human epoch. Official recognition for the Anthropocene would focus minds on the challenges to come. — *Nature*, 473: 254.
- Groombridge B., Jenkins M.D. (eds). 2000. *Global biodiversity. Earth's living resources in the 21st century*. Cambridge: World Conservation Monitoring Center. 247 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton (NY): Princeton Univ. Press. 203 p.
- Schickhoff U., Blumler M.A., Millington A. 2014. Biogeography in the early twenty-first century: a science with increasing significance for Earth's changes and challenges. — *Geographia Polonica*, 87 (2): 221–240.
- Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., McNeill J. 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. A*, 369: 842–867.

РАЗНООБРАЗИЕ НАСЕКОМЫХ В ПАЛЕОЗОЕ И В МЕЛУ

А.П. Расницын

Палеонтологический институт РАН; alex.rasnitsyn@gmail.com

Обобщены результаты анализа разнообразия насекомых в палеозое и членистоногих в меловых смолах по данным динамики состава их семейств в последовательных локальных комплексах ископаемых. Показано плавное обновление состава семейств в палеозое и более хаотичное в мелу, преобладание положительной динамики (роста разнообразия) в карбоне (кроме его конца), в ранней перми и в течение мела, и негативная динамика (преобладание вымирания) в гжельском веке карбона и в средней-поздней перми. События массового вымирания не обнаружены ни близ границы перми и триаса, ни в течение мела. Предложено гипотеза, объясняющая подавление диверсификации насекомых в средней-поздней перми с позиций эпигенетической теории эволюции.

INSECT DIVERSITY IN THE PALAEOZOIC AND CRETACEOUS

A.P. Rasnitsyn

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences; alex.rasnitsyn@gmail.com

Taxonomic diversity of insect families in the Palaeozoic and arthropod families in the Cretaceous ambers is analyzed based on materials and methods provided by Rasnitsyn (2012), Aristov et al. (2013), Rasnitsyn et al. (2013, 2015, and submitted), Aristov, Rasnitsyn (2015). Considered was the family composition of local (sometimes regional) fossil assemblages and not total family lists of either succeeding time intervals nor sum of families crossing boundaries between succeeding stratigraphic intervals, as usual. This method presents more detailed and reliable basic data and so secures better results. Calculated for each assemblage were a number of indices, more useful of which were the ratio of cohorts of 'young' and 'old' families (meaning of the terms is explained), and normalized or specific number of the first and last appearances of families. The calculations reveal, firstly, a gradual decrease of proportion of the old families through the Palaeozoic and more chaotic changes of this ratio in the Cretaceous. Secondly, no mass extinction events (to be revealed by steep growth of normalized/

specific number of the last appearances) is recorded through all the intervals considered: neither in vicinity of the Perm-Triassic transition, nor near the middle, nor at the end of the Cretaceous. Oscillations of normalized/specific number of the last appearances were found not directional and usually low in contrast to those of the first appearances. In fact, during the Palaeozoic, the resulting dynamics is positive (first appearances prevail) during the Carboniferous except for its last interval (Gzhelian Age) and again during all the Early Permian, as well as during all Cretaceous time examined. In contrast, in the Gzhelian time and during all the Middle and Late Permian (some 20 myr) the last appearances prevailed resulted in considerable impoverishing of insect assemblages. Noteworthy is that an indication of recovery occurred at the very P/T transition, in assemblages from Siberian intertrapp deposits. As a result, dynamics of the taxonomic diversity of insects and arthropods appears to be driven by tempo of their evolutionary diversification rather than by that of extinction. In other words, the biodiversity, and by inference the evolution in general, is hypothesized to depend primarily on internal (strictly biological) and not external (environmental) agents. Crucial in that respect appears the phenomenon of depressed diversification particularly apparent during the Middle and Late Permian. A hypothesis to explain this phenomenon is proposed based on the epigenetic theory of evolution (cf. Rasnitsyn, 2006, 2015). Particularly, a hypothesis of the “Perfection Trap” is proposed (Rasnitsyn, 2002, 2012), which relies on the inference that an organism is a tense trade-off between contradictory needs of perfection of all its adaptive functions. Once achieved, a trade-off is difficult to be modified, and the more so the better and the deeper it is. The more is a share of such perfectly constructed organisms in a particular biota, the slower the latter is able to evolve. Even under ordinary extinction rate, such biota is destined to loss its diversity. When the diversity of a biota decreases enough to lower sufficiently the selective control on adaptations of component organisms, borders of the “Perfection Trap” become subject of erosion, and the biota gets free to evolve. New evolutionary explosion occurs, the higher one the deeper and the longer the trap was. The Meso-Cenozoic evolutionary explosion is supposed to be explainable in this way.

Биоразнообразие и его динамика сейчас поразительно популярны. Однако я не могу отделаться от ощущения, что, как несколько десятилетий назад выхолощенная экология была поднята на щит, чтобы уйти от скучного и трудоёмкого изучения реального живого материала и при этом обрести славу учёного на острие прогресса, так и сейчас математизированная филогенетика (кладистика и молекулярная филогения) вкупе с биоразнообразием, сведённым к расчё-

там его динамики, бурно развиваются на волне служения тому же божеству. Я совсем не хочу этим сказать, что филогенией и биоразнообразием заниматься не надо. Филогению не удалось вполне выхолостить: в основном получилось изгнать её смысловой анализ, но картинка (кладограмма) осталась. Изучение биоразнообразия тоже в основном сведено к математике, но там ещё горы непечатого. Я сам потратил жизнь на всё это и теперь попробую показать, какие смыслы могут

возникать, в частности, при изучении динамики разнообразия.

Насекомые, как известно, составляют не менее половины всего разнообразия жизни на Земле, если считать по числу видов (Zhang, 2011). Стратегии (Расницын, 2015a) и история их успеха (Rasnitsyn, Quicke, 2002) интересны и весьма назидательны. В том числе и динамика их разнообразия в прошлом, особенно в окрестностях переломных моментов биологической истории Земли, которые принято именовать глобальными катастрофами (правильно или нет, будет видно из дальнейшего).

Палеонтология насекомых возникла сравнительно поздно, но уже почти сто лет она составляет гордость отечественной науки, а в нынешнем столетии происходит уже мировой бум палеоэнтомологии (Жерихин и др., 2008). Собраны и в значительной мере обработаны большие коллекции ископаемых насекомых из самых разных регионов и возрастов в России. Зарубежные коллекции также стали нам гораздо больше доступны, чем прежде, и непосредственно, и по литературе. Изменение общего умунастроения в науке перераспределило доступное финансирование и заставило нас очень серьёзно заняться динамикой таксономического разнообразия, хотя и раньше мы им отнюдь не брезговали (Дмитриев, Жерихин, 1988; Расницын, 1988; Дмитриев и др., 1994, 1995; Алексеев и др., 2001). Основные результаты этих усилий по насекомым палеозоя уже опубликованы (Расницын, 2012; Расницын и др., 2013; Aristov et al., 2013; Аристов, Расницын, 2015; Rasnitsyn et al., 2015) или сданы в печать (Rasnitsyn et al., in press). Здесь я хотел бы представить самые важные выводы и следствия.

1. Материал

Материал и методы исследований подробно рассмотрены в упомянутых работах, повторю самое главное. Единицей анализа низшего уровня принято семейство насекомых для палеозоя и членистоногих для меловых янтарей. Уровень семейства традиционен для расчётов динамики разнообразия насекомых (кроме цитированных выше публикаций, см. Labandeira, Sepkoski, 1993; Jarzembowski, Ross, 1996; Ross et al., 2000; Nicholson et al., 2015) и доказал свою эффективность. Выбор палеозойских насекомых и меловых янтарных членистоногих обусловлен наличием подходящего материала и успехом соответствующих заявок на финансирование. В частности, по пермским насекомым последние годы удалось целенаправленно собрать и определить обширный материал, в том числе по принципиально важному интервалу вблизи пермотриасовой границы, в дополнение к уже имевшимся коллекциям по другим интервалам перми. Удалось использовать также данные по карбону, важные для понимания предыстории пермского этапа, хотя они гораздо менее подробны и надёжны, поскольку в большой мере извлечены из старой литературы.

Фауна меловых янтарей выбрана для анализа в связи с существованием гипотез о среднемеловом и мел-палеогеновом кризисах биоты и благодаря наличию материала, обширного, но не такого неподъёмно гигантского, как по янтарям кайнозоя. Важной представлялась и тафономическая однородность янтарных материалов, их формирование в сравнительно узком спектре условий обитания и захоронения, что позволяло рассчитывать на более надёжное выявление именно временного аспекта динамики. Расшире-

ние охвата янтарной фауны до всех членистоногих обусловлено большим участием в ней пауков и клещей, что не характерно для ископаемых комплексов из осадочных отложений.

В целом материал охватывает все основные интервалы карбона (с момента устойчивого появления насекомых в палеонтологической летописи в самом начале башкирского века), перми и мела (кроме самого его начала, откуда янтарных насекомых практически нет). Однако материал из современных низких широт и Южного полушария везде ожидаемо беден по сравнению со средними и высокими широтами Северного полушария, где исторически концентрировались исследователи и области их интересов. Всего в расчётах учтено 328 семейств насекомых в 40 палеозойских комплексах, из которых в окончательные расчёты вошли 30 наиболее представительных, и 486 семейств членистоногих в 18 меловых янтарных комплексах, из которых в окончательных расчётах удалось использовать девять.

2. Методы

Рабочей единицей анализа у нас выступает список семейств в конкретном ископаемом комплексе, охватывающий в оптимальном случае фауну конкретного местонахождения или нескольких близко расположенных и существенно одновозрастных местонахождений (обычно относящихся к одной свите или формации). Однако при недостаточной изученности приходилось объединять в один комплекс региональную, а не локальную фауну, порой даже охватывающую два соседних яруса стратиграфической шкалы. К счастью, таких случаев было немного.

Для каждого комплекса фиксировали: 1) общее число семейств; 2) число семейств, найденных в первый и 3) в

последний раз в их истории; 4) число условно древних семейств (зарегистрированных до начала соответствующего интервала и в его пределах, но не позже); 5) число условно молодых семейств (найденных на данном интервале и после его конца, но не до его начала); 6) число проходящих семейств (известных на самом интервале, до него и после его завершения); 7) число условных эндемиков (семейств, не известных за пределами исследуемого интервала). Там, где возможно, учитывался объём коллекций (число собранных ископаемых), используемый для нормировки перечисленных выше значений делением их на логарифм объёма соответствующей коллекции: в ряде случаев это позволило сгладить влияние неравномерной изученности комплексов.

В анализе динамики разнообразия использовался целый ряд показателей. 1) Нормированное (либо усреднённое по числу семейств в комплексе) число первых и последних находок семейств косвенно указывает на число возникших и вымерших семейств. Дело в том, что точный момент возникновения и вымирания группы никогда не известен: её появление и исчезновение в палеонтологической летописи определяется, помимо случайностей, обилием и приобретением или потерей свойств, способствующих захоронению (например, полёта и водного образа жизни). 2) Соотношение числа условно молодых и условно древних семейств отражает эволюционный облик фауны: чем больше молодых семейств, тем моложе облик фауны. 3) Отношение суммы первых и последних находок к общему числу семейств в комплексе (индекс оборота фауны) характеризует скорость изменений (темп обновления фауны) относительно к их направлению.

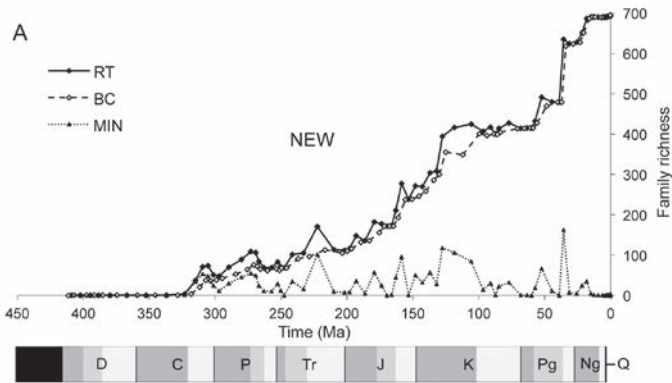


Fig 3. Family richness of insects through time. Richness time series derived from (A) NEW data, presented here ...
 RT = range through, i.e. all taxa ranging anywhere into an interval, with maximum (+) and minimum (–) assumptions for FR2, plotted at stage-midpoints. BC = boundary crossers, i.e. taxa crossing interval boundaries, plotted at stage boundaries. MIN = minimum richness, representing firm occurrences within stages (i.e. first, last and single-interval taxa records).

Рис. 1. Динамика числа семейств насекомых за время их существования (Nicholson et al., 2015, fig. 3A): RT — число семейств, зафиксированных в пределах соответствующих стратиграфических интервалов, BC — число семейств, пересекающих границы между этими интервалами, MIN — число событий на тех же интервалах, включая число эндемиков интервала и число других семейств, впервые здесь появляющихся или вымирающих.

По оси абсцисс геологическое время (млн лет), по оси ординат число семейств; геологические периоды: D – девон, C – карбон, P – пермь, T – триас, J – юра, K – мел, Pg – палеоген, Ng – неоген, Q – четвертичный период.

Fig 1. Family richness of insects through time (Nicholson et al., 2015, fig. 3A). RT — range through, i. e. all taxa ranging anywhere into respective stratigraphic intervals, BC — boundary crossers, i.e. taxa crossing interval boundaries, plotted at stage boundaries, MIN — minimum richness, representing firm occurrences within stages (i.e. first, last and single-interval taxa records).

On abscissa, geological time (myr), on ordinate, the number of families; geological periods: D – Devonian, C – Carbonian, P – Permian, T – Triassic, J – Jurassic, K – Cretaceous, Pg – Paleogene, Ng – Neogene, Q – Quaternary.

Эволюционный облик фауны оказался полезным инструментом для проверки корректности стратиграфической последовательности палеозойских комплексов, поскольку датировки континентальных отложений, откуда они по большей части происходят, далеко не всегда убедительны. Ситуация с янтарными комплексами в этом плане оказалась иной, но об этом подробнее в результатах анализа.

3. Результаты

Проведённый анализ показал, что вопреки всем ожиданиям никакого массового вымирания — ни насекомых в палеозое, ни членистоногих в янтарных комплексах мела — не было. Последние данные, полученные традиционными методами (изменения суммарного поинтервального числа семейств и числа семейств на границах интервалов) также не

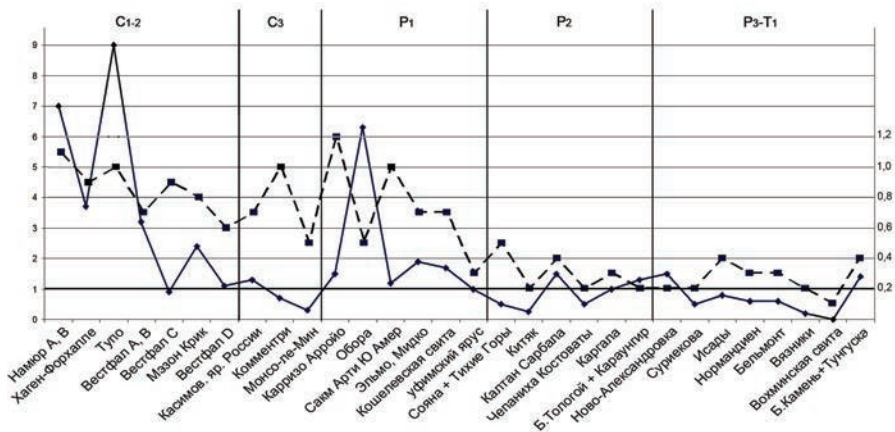


Рис. 2. Динамика состава семейств насекомых в последовательных комплексах ископаемых в течение палеозоя. Сплошная линия и левая ордината — отношение числа первых и последних находок семейств как показатель направления изменений разнообразия: его роста (точки выше толстой горизонтальной линии) или падения (точки ниже единичной горизонтали). Пунктир и правая ордината — показатель интенсивности изменений безотносительно к их направленности (сумма первых и последних находок семейств, отнесенная к общему числу семейств в соответствующем комплексе). Подробнее см.: Aristov et al. (2013), Rasnitsyn et al. (2015).

Геологическое время: C_{1-2} — конец раннего (ранний намюр) и средний карбон; C_3 — поздний карбон; P_1 — ранняя пермь; P_2 — средняя пермь; P_3-T_1 — поздняя пермь и переход к триасу (включая ранний триас). Абсцисса — последовательность комплексов насекомых.

Fig. 2. Dynamics of family composition in succeeding insect assemblages through Paleozoic. Continuous line and left ordinate display ration of the first to last appearances of families indicative of direction of the dynamics, that is, increasing when the line runs above the thick horizontal line, or decreasing when it runs below the line. Dashed line and right ordinate shows a turnover index (intensity of changes irrespective of their direction), that is, sum of the first and last appearances divided by number of all families recorded in the assemblage. For details, see Aristov et al. (2013), Rasnitsyn et al. (2015).

Geological time: C_{1-2} — late Early Carboniferous (early Namurian); C_3 — Late Carboniferous; P_1 — Cisuralian; P_2 — Guadalupian; P_3-T_1 — Lopingian and Early Triassic. Abscissa: succeeding insect assemblages.

показывают массовых вымираний. Выявляется только долговременное снижение или просто стабилизация разнообразия в окрестностях предполагаемых кризисов (рис. 1). Однако наши данные позволяют значительно уточнить и детализировать наблюдаемые процессы и приблизиться к пониманию их природы.

Если оставить в стороне неизбежную «зубчатость» кривых, построенных на палеонтологическом материале, то на графике оборота фауны (рис. 2, пунктир) мы увидим ожидаемое, но неожиданно слабое снижение интенсивности эволюционной динамики с момента устойчивого появления насекомых в летописи и до

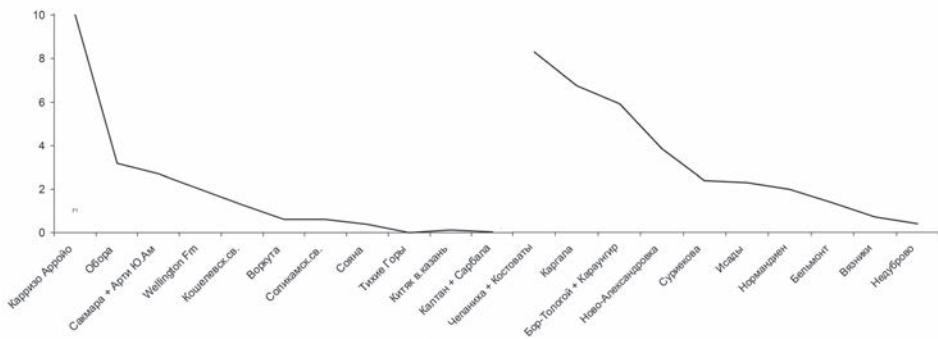


Рис. 3. Динамика изменения эволюционного облика (отношения числа условно древних и условно молодых семейств, ордината) в пермских комплексах насекомых (абсцисса; по данным Aristov et al., 2013; Rasnitsyn et al., 2015). Для левой кривой «древние» и «молодые» семейства — те, которые появились, соответственно, до или после начала перми, для правой кривой, соответственно, появившиеся до или после начала уржумского века средней перми (проходящие семейства и эндемики исключены, подробнее см. текст).

Fig. 3. Dynamics of evolutionary appearance of succeeding Permian insect assemblages (abscissa), as reflected by ratio of their “ancient” to “young” families (ordinate) (based on data by Aristov et al., 2013; Rasnitsyn et al., 2015). Left curve: “ancient” and “young” families are those with the first and last appearance before vs. after beginning of Permian, respectively; right curve: the same for Urzhumian Age (transitive and endemic families excluded; see text for details).

конца карбона. Оно продолжалось и в течение перми после заметного обновления фауны (появления большого числа новых отрядов насекомых) в окрестностях пермокарбонového рубежа. Направленность динамики более разнообразна: в карбоне она по большей части положительна (первых находок больше, чем последних, т. е. появление семейств превышает их вымирание), за исключением последнего, гжельского века, когда доминирует вымирание. В перми также позитивные процессы вначале (в раннепермское время) преобладают, а затем сменяются доминированием вымираний, которое продолжается в течение всей средней и поздней перми. Лишь на самом рубеже перми и триаса отчётливо намечается преобладание «позитива», а одновременно и оживление темпа обновления фаун. Парадоксально, что этот подъём фиксируется

в кратких перерывах между гигантскими сибирскими лавовыми излияниями, которые как раз и считаются первопричиной пермотрисасовой глобальной катастрофы, которую насекомые как будто совсем не заметили.

Изменение эволюционного облика комплексов происходит плавно в течение всего палеозойского этапа истории насекомых. На рис. 3 показан лишь пермский отрезок, причём двумя отдельными кривыми: это связано со спецификой метода оценки. Показатель эволюционного облика, как уже говорилось, есть отношение числа условно молодых и условно древних семейств, но в карбоне условно древних семейств просто нет (карбонные насекомые — самые древние) и показатель не работает. А в течение перми число условно древних (карбонных) семейств к концу средней перми падает настолько,

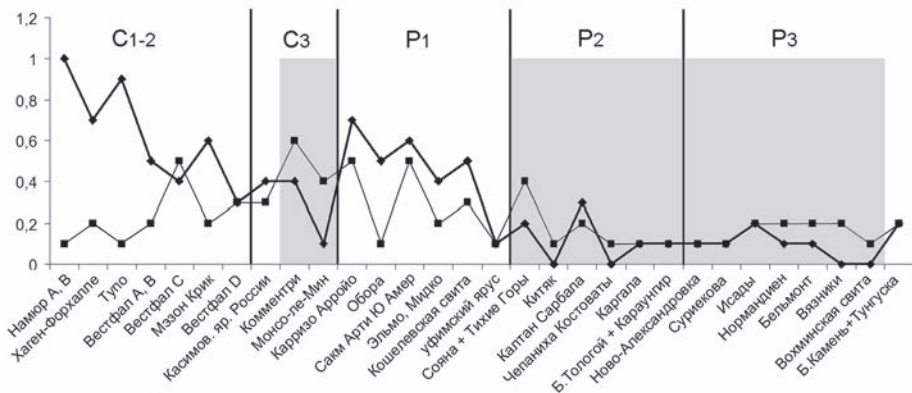


Рис. 4. Динамика появления и вымирания семейств насекомых в палеозое. Толстая линия — доля первых находок семейств в составе последовательных комплексов, тонкая линия — доля последних находок. Заливкой выделены этапы преимущественно негативной динамики, когда доля последних находок была выше доли первых. Геологическое время как на рис. 2.

Fig. 4. Dynamics of origination and extinction of insect families in Paleozoic. Thick line denotes share of the first appearances in succeeding insect assemblages, and thin line the same for the last appearances. Shaded are intervals with extinction prevailed (last appearances more common). Geological time as in Fig. 2.

что показатель перестаёт что-либо показывать. Поэтому кривую пришлось поделить, чтобы для второй половины перми можно было взять новую точку отсчёта. Здесь в качестве условно древних приняты семейства, возникшие до уржумского века средней перми и вымершие до начала триаса.

Наиболее интересные результаты показывает раздельное рассмотрение динамики первых и последних находок, которые, как уже говорилось, отражают темпы возникновения и вымирания таксонов (рис. 4). Удивительным образом темпы вымирания (тонкая линия) всё время колеблются хаотически в определённых пределах, весьма узких в течение средней и поздней перми (низкий уровень вымирания в начале карбонового интервала может быть тоже значимым, но эти данные ненадёжны из-за ограниченности материала). А все колебания баланса воз-

никновения и вымирания определяются практически только динамикой возникновения новых таксонов (толстая линия). Это принципиально важно, потому что именно баланс возникновения и вымирания определяет, растёт ли биоразнообразие или падает. Получается, что вымирание мало влияет на этот важнейший показатель, решающим здесь оказывается темп возникновения новых семейств.

Динамика разнообразия комплексов членистоногих в меловых янтарях (рис. 5) гораздо беднее деталями отчасти из-за того, что число достаточно богатых меловых янтарных комплексов невелико (другие возможные причины рассмотрены в Обсуждении). Тем не менее, важная особенность динамики, замечённая на палеозойском материале, не менее выпукло проявилась и здесь: темпы вымирания (тонкий пунктир) колеблются в гораздо более узких пределах, чем темпы

возникновения (толстый пунктир), так что и здесь суммарная динамика (тонкая сплошная линия) определяются вариациями темпа появления новых семейств. В отличие от палеозоя, все изменения на меловом интервале носят позитивный характер (число первых и последних находок равно только в самом бедном комплексе из представленных на кривой): ни в середине периода, ни в его конце преобладание вымираний не наблюдается. В отличие от палеозоя, какой-либо определённой тенденции в изменениях баланса позитивных и негативных событий на меловом этапе эволюции янтарных членистоногих (толстая линия) заметить не удаётся.

4. Обсуждение

Проведённый нами анализ дал неожиданный и многозначительный результат, один из многих (о других подробнее см. в цитированных во Введении публикациях), но несомненно самый важный. Оказалось, что динамика таксономического разнообразия насекомых и членистоногих в целом на двух достаточно длительных (суммарно около 140 млн лет, четверть всего фанерозоя) и принципиально важных отрезках геологического времени (это время пермотриасового, среднемелового и мел-палеогенового биотических событий) определяется спецификой процесса *возникновения* новых таксонов, а не их вымирания, как мы привыкли думать. Конечно, оставшиеся три четверти фанерозоя и половина биологического разнообразия могут принести достаточно много сюрпризов и неожиданностей, но на сегодняшний день мы должны исходить из известного, тем более что изученное нами разнообразие достаточно представительно: в каком-то, пусть не очень серьёзном смысле это половина от четверти — восьмая часть известно-

го человеку глобального исторического многообразия жизни.

Полученный результат поначалу поставил нас в тупик. Кажется не только привычным, но и разумным объяснять ход изменений таксономического разнообразия организмов динамикой вымирания, которое в свою очередь определяется воздействиями внешних, биотических и абиотических, факторов. И хотя множество деталей действия факторов среды на вымирание обычно остаются недостаточно понятными, сам подход возражений не вызывает. Но как раз вымирание оказалось мало изменчивым, и объяснять динамику биоразнообразия надо вариациями темпа диверсификации биоты. Здесь снова напрашивается объяснение через воздействие средовых факторов, но оно не проходит. Действительно, легко представить себе какие-то внешние воздействия, стимулирующие формообразование, такие как повышения радиационного фона или экологические катастрофы, меняющих среду обитания и тем стимулирующие обновление биоты. Но, во-первых, это все локальные, в лучшем случае региональные и геологически относительно краткосрочные эффекты, а у нас, в случае средней-поздней перми, речь о 20 млн лет негативной динамики. А во-вторых, объяснить нужно регулярное и длительное *подавление* диверсификации, а не её стимуляцию.

Объяснение (мне кажется, это действительно объяснение) удалось найти в моих же старых текстах, посвящённых, во-первых, осмыслению результатов первой нашей (Лаборатории артропод Палеонтологического института РАН/АН СССР) попытки изучения динамики разнообразия насекомых (Расницын, 1989), во-вторых, анализу эволюционного процесса с позиций эпигенетической те-

ории эволюции (Расницын, 2002, 2015б; Жерихин и др., 2008). Эти идеи, за их недостаточной известностью, мне придётся здесь очень кратко изложить.

В первой из этих работ была предложена схема структуры биоценотического кризиса и выделены четыре его фазы — подготовительная, парадоксальная, драматическая и успокоительная. Подготовительной фазе свойственно быстрое снижение доли вымерших семейств (в более общем случае это когорта условно древних семейств плюс условные эндемики). В парадоксальной фазе замедляется появление новых семейств и, соответственно, увеличивается доля вымерших (архаизация фауны). Драматическую фазу отличает ускоренное обновление фауны, успокоительную — снижение темпа обновления фауны до фонового уровня, прежде всего за счёт торможения вымирания. Особо отмечено, что в успокоительной фазе «вымирание быстро прекращается, а появление продолжается, временами даже усиливаясь. Очевидно, в результате кризиса возникли сообщества гораздо более ёмкие, чем прежде» (Расницын, 1989, с. 39). Новые данные подтверждают, хотя и не полностью, эту схему, о чём подробнее см. Расницын (2012). Для нашей сегодняшней темы важно понятие парадоксальной фазы с характерным для неё подавлением диверсификации: именно ей соответствуют выделенные на рис. 4 гжельский (конец позднего карбона) и средне-позднепермский этапы, каждый из которых предшествует событию преобразования фауны — умеренному на рубеже карбона и перми и глубокому на пермотриасовой границе. Отметим также, что упомянутое возникновение в результате кризиса сообществ, гораздо более ёмких и разнообразных, чем прежде, представляет важнейшее из последствий пермотриасо-

вого события (см. рис. 1; подробнее см. Расницын, 2012).

Это означает, среди прочего, что биотическое событие конца перми было ключевым к дальнейшему развитию биосферы Земли, несмотря на то, что оно не сопровождалось массовым вымиранием (по крайней мере в случае насекомых). Однако при всей его важности мы не можем сказать, в чём конкретно это событие состояло и чем оно было вызвано или хотя бы спровоцировано. Для мелпалеогенового события в своё время была предложена гипотеза биоценотического кризиса, вызванного широким распространением покрытосеменных растений, перехвативших ранние стадии мезозойских сукцессий и тем опрокинувших всю систему мезозойских биоценозов (Родендорф, Жерихин, 1994; Zherikhin, 2002). Однако эта гипотеза, получившая достаточно широкую известность (Еськов, 2000), столкнулась с определёнными трудностями.

«Ангиоспермизация мира» (Красилов, 1989; Пономаренко, 1998) реально началась в середине мелового периода (в альбском веке), а меловое событие («меловой биоценотический кризис») — в конце юры (Расницын, 1988, 1989). Не помогает даже, если к объяснению, следуя логике К.Ю. Еськова (2000), привлечь проангиоспермов («предпокрытосеменных» — голосеменных, сходных с покрытосеменными по некоторым, часто по многим признакам; Красилов, 1989). Их развитие идёт весьма постепенно и некоторые функции покрытосеменных (например, энтомофилия) появляются у голосеменных по крайней мере в ранней перми (Krassilov, Rasnitsyn, 1999). С другой стороны, основное событие в море произошло в самом конце мела, т. е. спустя 40 млн лет после начала активной

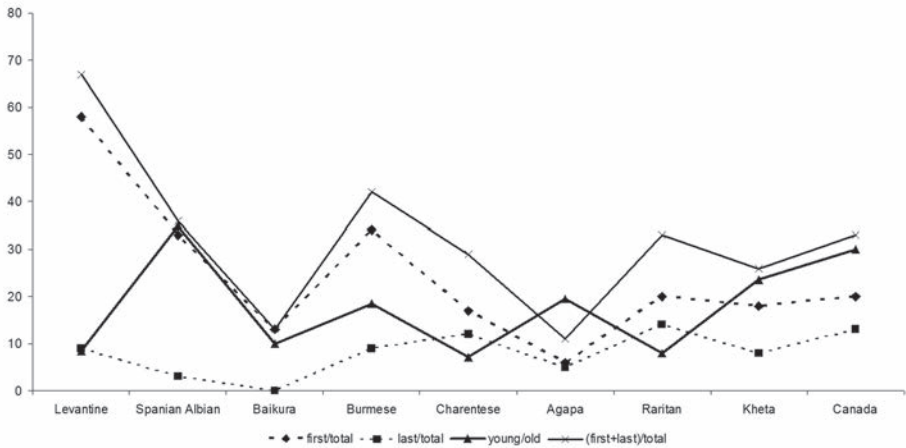


Рис. 5. Динамика разнообразия членистоногих в меловых янтарях (Rasnitsyn et al., in press). Толстая линия — показатель эволюционного облика комплекса (отношение числа условно древних и молодых семейств, подробнее см. в тексте), тонкая — индекс оборота фауны (см. рис. 2), толстый пунктир — удельное число первых находок семейств, тонкий пунктир — то же для последних находок.

Fig. 5. Arthropod diversity in Cretaceous amber (Rasnitsyn et al., in press). Thick line shows the evolutionary appearance of succeeding assemblages (ratio of “ancient” to “young” families, see text for details), thin line denotes changes of turnover index (cf. Fig. 2), thick dashed line, specific number of the first appearances, thin dashed line, same for last appearances.

ангиоспермизации мира, и объяснять его как «афтершок» ангиоспермизации — всё-таки некоторая натяжка.

Причины и суть преобразования биоты на рубеже палеозоя и мезозоя (перми и триаса) не более понятны, поскольку в самом сердце предполагаемой катастрофы, если судить по межтрапповым отложениям Сибири, продолжали существовать достаточно ординарные сообщества, правда, уже с несомненными признаками трансформации (см. рис. 3; для растительных сообществ и водных беспозвоночных см. Садовников, 2015а,б). Единственное, что стало очевидным после исследования динамики разнообразия членистоногих в меловых смолах (Rasnitsyn et al., in press), это то, что в мезозое диверсификация потеряла характерную для перми однородность в

пространстве и во времени. Локальные и региональные комплексы стали меняться с разной скоростью и в разном направлении, делая невозможной их временную ординацию по соотношению молодых и древних групп (рис. 5). Похоже, что после пермотриасового события возникли существенно новые возможности быстрой специализации и дивергенции организмов и их сообществ, что и обеспечило бурный и до сих пор не замедлившийся рост глобального биоразнообразия (рис. 6). Но как эти возможности возникли и в чём состояли, пока неизвестно.

Не менее важны причины обнаруженного подавления эволюции (формирования новых таксонов), тем более что выявленные интервалы такого подавления регулярно предвеляют этапы значитель-

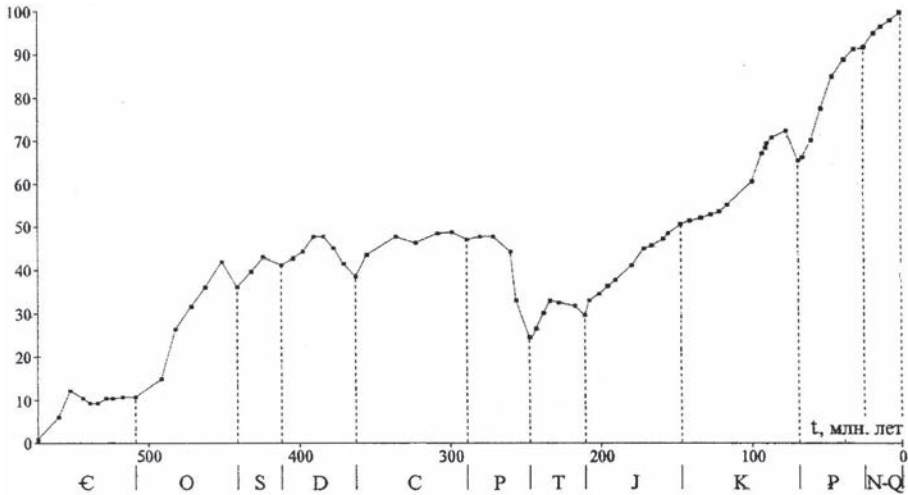


Рис. 6. Динамика разнообразия морских животных: число семейств, зафиксированных на последовательных веках геологической летописи (по: Алексеев и др., 2001, рис. 6, с изменениями).

Fig. 6. Dynamics of diversity of marine animals as recorded within succeeding ages of geochronology (after Alekseev et al., 2001, Fig. 6, modified).

ных эволюционных инноваций. Ответ был предложен (Расницын, 2002) вне всякой связи с поставленным выше вопросом, связь же эта была замечена лишь много позже (Расницын, 2012). Эта связь существует в рамках эпигенетической теории эволюции, популярность которой пока слишком мала, чтобы можно было здесь обойтись без необходимых, хотя бы и максимально кратких объяснений.

Эпигенетическая теория (на самом деле, конечно, гипотеза, но такова привычная терминология) признаёт важнейшим онтогенетический, а не молекулярный уровень организации живых существ (Шишкин, 1987, 2010; Расницын, 2002, 2015б; Rasnitsyn, 2006, 2015). Основу этой организации составляют морфогенетические механизмы, формирующие пути развития (креоды), а молекулярные механизмы выполняют важную функцию переключателей и модераторов, сопрягающих креоды в целостную систему, регулирующих и

тонко настраивающих их деятельность. Эволюционно важный аспект эпигенетики составляет концепция адаптивного компромисса (Расницын, 1987). Согласно этой концепции, тесные связи между структурами организма в онтогенезе и при функционировании ставят их в жёсткую зависимость друг от друга. Любое изменение в любой части системы сказывается на всём организме, и влияние это практически всегда будет негативным. Из-за этого организация живого существа оказывается напряжённым компромиссом между необходимостью одновременной оптимизации каждой из его адаптивных функций. В результате перед лицом отбора живые существа предстают не мягкой глиной в руках гончара, а хрупким и капризным материалом, из-за чего вымирание популяций и видов происходит постоянно и повсеместно, а успешная эволюция оказывается непредсказуемой. Даже в изменчивой среде некоторые виды не меняются

многие миллионы лет (эволюция забуферена), потому что «эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям» (Майр, 1974, с. 353). Однако это блокирование эволюции не может быть фатальным: «Сколь высоко ни поднялась бы устойчивость (забуференность) эпигенотипа даже заметной части обитателей нашей планеты, даже большие катаклизмы вряд ли будут серьезно угрожать разнообразию жизни на Земле, если, конечно, иметь в виду эволюционно значимые отрезки времени. Даже [...] когда заметная часть биоразнообразия, “закосневшая” в совершенстве и, стало быть, жёсткости своих эпигенотипов, окажется существенно “прореженной” очередным субглобальным оледенением, астероидной либо ядерной зимой или подобным апокалипсисом, выжившие виды попадут в ситуацию неполных сообществ с существенно ослабленными конкурентными отношениями. Это будет провоцировать быструю инадаптивную эволюцию, и тем более быструю, чем более обширной была “прополка” [...] Правда, наш оптимизм не распространяется так далеко, чтобы обещать новые сообщества похожими на прежние. Как известно, вымирание даже [морской фауны] в окрестностях границы перми и триаса было хотя и масштабным, но не подавляющим [...] Очевидно, сама структура морских сообществ радикально изменилась, дав место гораздо большему росту биоразнообразия» (Расницын, 2002, с. 20–21).

Цитированный текст, написанный 13 лет назад вне всякой связи с периодизацией этапов кризиса, похоже, предлагает гипотетический механизм подавления эволюции. По-видимому, обновление биоты («подготовительная фаза кризиса»,

на которой вымирают многие семейства древней когорты), предшествовавшее парадоксальной стадии подавленной эволюции, существенно увеличивает в составе биоты долю групп, «закосневших в совершенстве» своей организации (попавших в «ловушку совершенства»). Дальнейшие изменения условий, даже вполне ординарные по своему характеру, продолжают снимать свой урожай вымирания, но диверсификация, заторможенная хорошо сбалансированной структурой эпигенотипа многих групп биоты, не восполняет эти потери. Биота беднеет, её упаковка становится всё более рыхлой и неполной. Это снижает требования к приспособленности её членов, и в частности к сбалансированности их эпигенотипа: происходит эрозия «ловушки совершенства». Когда такое снижение достигает некоторого критического значения, любое событие может оказаться триггером, спусковым крючком, запускающим лавинообразную диверсификацию и — при счастливых обстоятельствах — более или менее глубокое преобразование структуры сообществ.

5. Выводы

1. Динамика разнообразия биоты управляется не извне через массовые вымирания, а изнутри через подавление диверсификации (через торможение возникновения новых групп).

2. Феномен торможения диверсификации объясним в рамках эпигенетической теории эволюции: причиной торможения является накопление в биоте групп с особенно хорошо сбалансированным эпигенотипом (системой тесно взаимозависимых морфогенетических процессов), трудно изменяемым в ходе эволюции («ловушка совершенства»).

3. Обеднение биоты в результате длительного подавления диверсификации

открывает путь взрывной эволюции в результате ослабления адаптивного контроля организации в обеднённых сообществах (эрозии «ловушки совершенства»).

4. Результатом взрывной эволюции может быть преобразование общих свойств биоты: позднепермское событие, по-видимому, открыло таксонам и сообществам мезокайнозоя возможность гораздо более глубокой и независимой специализации, чем в палеозое.

5. Изучение таксономической динамики разнообразия остаётся перспективной и многообещающей областью палеонтологии.

6. Методы и подходы, позволившие развить описанные выше представления, заслуживают внимания.

Литература

- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. 2001. Эволюция таксономического разнообразия. Москва: ГЕОС. 126 с.
- Аристов Д.С., Расницын А.П. 2015. Насекомые в палеозое: этапы большого пути. — Природа, 5: 65–67.
- Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. 1988. Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений. — Пономаренко А.Г. (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. Москва: Наука. С. 208–215.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1994. Динамика таксономического разнообразия неморской биоты. — Экологические перестройки и эволюция биосферы, Том 1. Москва: Недра. С. 167–174.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1995. Динамика таксономического разнообразия пресноводных организмов. — Палеонтологический журнал, 4: 3–9.
- Еськов К.Ю. 2000. История Земли и жизни на ней. Москва: МИРОС-МАИК «Наука/Интерпериодика». 352 с.
- Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 2008. Введение в палеонтоологию. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 371 с.
- Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. Москва: Наука. 264 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Москва: Мир. 460 с.
- Пономаренко А.Г. 1998. Палеобиология ангиоспермизации. — Палеонтологический журнал, 4: 3–10.
- Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса). — Татаринцев Л.П., Расницын А.П. (ред.). Эволюция и биоценологические кризисы. Москва: Наука. С. 46–64.
- Расницын А.П. 1988. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода. — Пономаренко А.Г. (ред.). Меловой биоценологический кризис и эволюция насекомых. Москва: Наука. С. 191–207.
- Расницын А.П. 1989. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценологического кризиса. — Соколов Б.С. (ред.). Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. Москва: Наука. С. 35–40.
- Расницын А.П. 2012. Когда жизнь и не думала умирать. — Природа, 9: 39–48.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики. — Труды Русского энтомологического общества, 73: 1–107.
- Расницын А.П. 2015а. Стратегии эволюционного успеха насекомых. — Природа, 2: 14–20.
- Расницын А.П. 2015б. Эпигенетическая теория эволюции на пальцах. — *Invertebrate Zoology*, 12 (1): 103–108.
- Расницын А.П., Аристов Д.С., Расницын Д.А. 2013. Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский–оленинский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия. — Журнал общей биологии, 74 (1): 43–65.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. 1974. Палеонтология и охрана природы. — Природа, 5: 82–91.
- Садовников Г.Н. 2015а. Палеоэкологическая характеристика траппового плато Средней Сибири в конце его формирования

- (вблизи границы перми и триаса). — Палеонтологический журнал, 1: 86–94.
- Садовников Г.Н. 2015б. Палеоэкологическая характеристика траппового плато Средней Сибири в середине времени его формирования (конец перми). — Палеонтологический журнал, 4: 103–110.
- Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория. — Татаринцов Л.П., Расницын А.П. (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. Москва: Наука. С. 76–124.
- Шишкин М.А. 2010. Эволюционная теория и научное мышление. — Палеонтологический журнал, 6: 3–17.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K., et al. 2013. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. — *Paleontological Journal*, 47 (7): 641–832.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. 2015. Dynamics of insect diversity in the Paleozoic. — XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian. August 11–15, 2015, Kazan, Russia. Abstract volume. Kazan: Kazan Federal University, Institute of Geology and Petroleum Technologies. P. 31.
- Jarzemowski E.A., Ross A.J. 1996. Insect origination and extinction in the Phanerozoic. — *Geological Society of London, Special Publication*, 102: 65–78. doi: 10.1144/GSL.SP.1996.001.01.05.
- Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1999. Plant remains from the guts of fossil insects: evolutionary and paleoecological inferences. — *Proceedings of the First Palaeontological Conference. Moscow, 1998. Bratislava: AMBA Projects International*. P.65–72.
- Labandeira C.C., Sepkoski J.J. 1993. Insect diversity in the fossil record. — *Science*, 261: 310–315. doi: 10.1126/science.11536548.
- Nicholson D.B., Mayhew P.J., Ross A.J. 2015. Changes to the Fossil Record of Insects through Fifteen Years of Discovery. — *PLoS ONE*, 10 (7): e0128554. doi:10.1371/journal.pone.0128554.
- Rasnitsyn A.P. 2006. Ontology of evolution and methodology of taxonomy. — *Paleontological Journal*, 40 (Suppl. 6): S679–S737.
- Rasnitsyn A.P. 2015. Epigenetic theory of evolution in brief. — *Botanica Pacifica*, 4 (2): 5–8.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. 2015. Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian. — *Paleontological Journal*, 49 (12): 1282–1309.
- Rasnitsyn A.P., Bashkuev A.S., Vorontsov D.D. et al. (in press). Sequence and scale of changes in the terrestrial biota during the Cretaceous (based on materials from fossil resins). — *Cretaceous Research*.
- Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds). 2002. *History of insects*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 517 p.
- Ross A.J., Jarzemowski E.A., Brooks S.J. 2000. The Cretaceous and Cenozoic record of insects (Hexapoda) with regard to global change. — Culver S.J., Rawson P.F. (eds.). *Biotic Response to Global Change, the Last 145 Million Years*. Cambridge University Press. P. 288–302. doi: 10.1017/CBO9780511535505.020.
- Zhang Zh.-Q. 2011. Animal biodiversity: An introduction to higher-level classification and taxonomic richness. — *Zootaxa*, 3148: 7–12.
- Zherikhin V.V. 2002. Ecological history of terrestrial insects. — Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds.). *History of Insects*. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. P. 331–388.

ФИТОРАЗНООБРАЗИЕ: ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ, СИНТАКСОНОМИЯ, СИСТЕМА ОХРАНЫ

Б.М. Миркин¹, Л.Г. Наумова²

¹*Уфимский институт биологии РАН*

²*Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы;
leniza.gumerovna@yandex.ru*

Рассматривается феноменологическая модель влияния экологических факторов на видовое богатство растительных сообществ. Подчёркивается ведущая роль экотопа, который может влиять на видовое богатство прямо (в экстремальных условиях среды) или опосредованно (через характер доминантов, биологическую продукцию и режим конкуренции в сообществе). Видовое богатство растительных сообществ формирует многомерный континуум, который может быть разделён на однородные части с использованием синтаксономии. Обсуждаются результаты сравнительного анализа принципов построения синтаксономии и таксономии. Рассмотрена история распространения подхода Браун-Бланке в мире, СССР и России, охарактеризованы основные синтаксономические центры России. Показана роль синтаксономии на основе подхода Браун-Бланке для создания Зелёных книг.

THE PHYTODIVERSITY: FACTORS OF ITS FORMING, SYNTAXONOMY, AND CONSERVATION SYSTEM

B.M. Mirkin¹, L.G. Naumova²

¹*Ufa Institute of Biology RAS*

²*M. Akmulla Bashkirian State Pedagogical University, Ufa;
leniza.gumerovna@yandex.ru*

The problems of phytodiversity (diversity of high plants and their communities) are discussed. A phenomenological model of the factors shaping plant community species richness (PCSR) is proposed proceeded from an assumption of impossibility to create a universal algorithm for predicting results of the interactions between PCSR and environment conditions. The main factor determining PCSR is the ecotope (habitat), i.e. a complex of abiotic environmental factors treated as an “abiotic matrix”. Ecotope may influence PCSR directly (if environmental conditions are extreme)

or indirectly through the nature of domination, biological productivity, and competition mode. PCSR decreases with the growing influence of dominants, the increase in biological productivity, and the strengthening of the competition mode. The effect of dominants may be corrected by impact of phytophages and pathogens. Besides these major factors influencing PCSR, there are many secondary factors, namely species pool of territory, island effect, ecotone effect, successional status (stage of autogenic or allogenic succession), level of disturbance, etc.

PCSR forms a complex continuum that may be divided into parts with similar significance of PCSR, which results in syntaxonomy, i. e. plant community classifications. The best variant of syntaxonomy can be achieved by using the Braun-Blanquet approach. Comparison of syntaxonomy and taxonomy proper shows that the former is more conventional than the latter due to the fact that plant communities are of continuous nature.

The Braun-Blanquet approach, appeared in the 1920s, represents today the most widely acknowledged system of plant community classification in Europe and in Japan. The spread of this approach in the USSR and Russia began only in the 1960s, when the political climate became more favorable for international collaboration of the Soviet and foreign scientists. Three periods in the development of this approach are recognized.

1. A period of palliative approaches (1960 to 1980). At this time the Soviet phytocoenologists tried to unite Russian dominant approach and floristic approach of Braun-Blanquet. The result of this “cocktail” was unsuccessful, but during this period, Soviet scientists realized the need for the use of Braun-Blanquet approach.

2. A period of transition to the strict Braun-Blanquet approach adoption (1981 to 2000). The Sixth all-Union Conference on the vegetation classification in Ufa (1981) played an important role in the shifting of the Soviet phytocoenologists to consistent use of the Braun-Blanquet approach. Resolution of this conference contained recommendation for Soviet phytocoenologists to proceed to the strict adoption of the Braun-Blanquet classification method. Assimilation of this method appeared to be successful, but its development was hampered by the lack of a special reference book for publications of the papers with phytosociological tables.

3. The modern period (since 2000) was initiated by organization of the journal “Vegetation of Russia”. Russian syntaxonomy showed a rapid growth in this period. High syntaxa prodromus of the Russian vegetation (Ermakov, 2012) included 80 classes, 169 orders and 377 alliances, with the number of new units recognized being 22, 71, and 207, respectively. Several productive syntaxonomic centers were formed in the regions of St. Petersburg, Far East and Siberia, Ufa, Bryansk, and Volga (Mirkin, Ermakov, 2010). In addition, a number of syntaxonomists work productively in Moscow, Rostov, Kursk and other cities.

Syntaxonomy is the best scientific base for creating Green books (lists of rare plant communities). The first Green book based on the strict application of the Braun-Blanquet approach was prepared by Bryansk syntaxonomists, who identified about 40 conservation units (Bulokhov, 2012).

Principles of the project “Green book of Bashkortostan Republic vegetation” are discussed herewith.

Биоразнообразие имеет многомерную ценность (Примак, 2002; Тишков, 2005): это многоуровневый феномен, включающий разнообразие особей в популяциях, популяций, видов, сообществ и экосистем разного территориального ранга. Важнейшей составляющей биоразнообразия является фиторазнообразие, т. е. разнообразие автотрофных (в первую очередь высших) растений. Фиторазнообразие имеет не только самостоятельную ценность, но и выступает в роли биологической «матрицы» для существования гетеротрофных организмов и их сообществ. Этим объясняется тот повышенный интерес, который проявляет научное сообщество к проблеме сохранения фиторазнообразия, в первую очередь на уровне растительных сообществ (РС). Для решения этой проблемы необходимо выявить факторы, определяющие видовое богатство РС (ВБРС, альфа-разнообразие) и разработать их классификацию (синтаксономию). Синтаксономия позволяет проводить инвентаризацию РС и выявлять те из них, которые нуждаются в охране.

В настоящей статье рассматриваются следующие вопросы: а) феноменологическая модель ВБРС, б) сравнительный анализ принципов построения синтаксономии и таксономии, в) история и современное состояние классификации РС на основе подхода Браун-Бланке в мире, СССР и России, г) значение синтаксономии для составления Зелёных книг и организации системы особо охраняемых природных территорий.

1. Феноменологическая модель видового богатства растительных сообществ

Выдающийся эколог XX в. Р.Х. Уиттекер (1980) считал, что разработать алго-

ритм, объясняющий ВБРС, невозможно, поскольку факторы, формирующие этот феномен, многочисленны и находятся в сложном и неаддитивном взаимодействии. При этом ВБ разных РС формируется при участии разных факторов. Однако попытки сформулировать гипотезы формирования ВБРС (о теории речь никогда не шла) были достаточно многочисленными. Так, М. Палмер (Palmer, 1994) упоминает более 100 гипотез.

В 2000-е гг. процесс формулирования гипотез формирования ВБРС прекратился. Фитоценологам стало очевидным, что объяснить формирование феномена ВБРС в рамках «универсальной» гипотезы невозможно. В последние годы при изучении ВБРС сформировалась «новая парадигма» (Grime, 2006), которая ориентирует исследователей на изучение ВБРС не в природных условиях, а при экспериментах: воздействие на РС регулированием условий среды (удобрение, полив и др.), реципрокной пересадкой видов из одного РС в другое, удалением доминантов, подсевом новых видов и т. д. (Tilman, 1997; Онипченко, 2013; и мн. др.). Однако, Дж. Грайм подчеркнул (Grime, 2006), что экстраполяция результатов экспериментов на природные сообщества возможна не всегда.

Нами предложена феноменологическая модель (рис.) влияния основных факторов на формирование ВБРС (Миркин, Наумова, 2012). Кратко рассмотрим эти факторы.

Экотоп («абиотическая матрица») является главным фактором, определяющим ВБРС. Он может влиять непосредственно, если условия неблагоприятны, т. е. выступать непосредственно в роли «средового сита» (например, в пустынях, на солончаках, в водной среде), а также опосредованно.

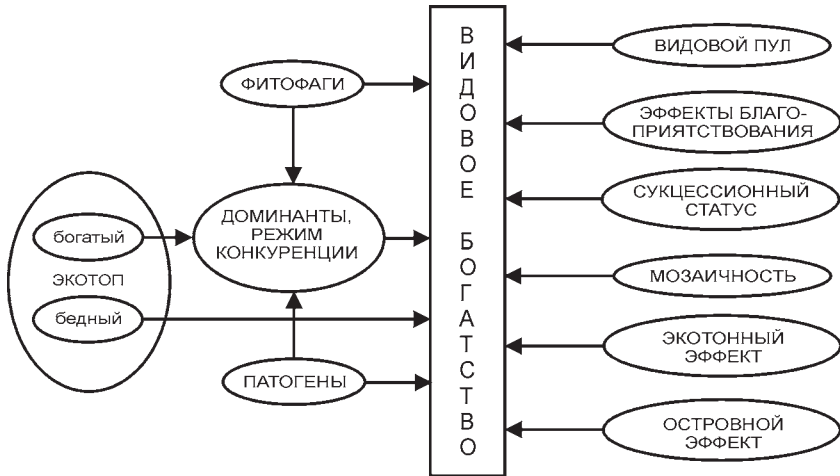


Рис. Основные факторы, которые могут влиять на видовое богатство растительных сообществ

Fig. The main factors that may have an impact on the species richness of the plant communities

Доминанты, биологическая продукция и режим конкуренции. Опосредованное влияние экотопа осуществляется в благоприятных условиях среды через состав доминантов, их биологическую продукцию и общий режим конкуренции. При этом, чем выше уровень конкуренции и биологическая продукция, тем сильнее опосредованное влияние экотопа и ниже ВБРС (Waide et al., 1999; Pausas, Austin, 2001). Впрочем, при низкой биологической продукции улучшение условий среды может повышать одновременно и продуктивность и ВБРС.

Фитофаги. Влияние доминантов может быть снижено под действием фитофагов и патогенов. Особенно велика роль фитофагов в степях и саваннах, где при их отсутствии происходит снижение ВБРС и деградация РС. Например, в Зауралье Башкортостана в 1990–2000-е гг. вследствие снижения поголовья скота на многих участках, удалённых от населённых пунктов, снизилось обилие

ковылей, разрослись степные кустарники и корневищные злаки (особенно *Calamagrostis epigeios*). Это привело к снижению ВБРС.

Патогены. Как и фитофаги, патогены могут влиять на состав доминантов. Так, в тропических лесах доминированию видов деревьев препятствуют специфические виды патогенных грибов (Bell et al., 2006), что является одной из причин высокого видового разнообразия деревьев в этих РС. Такую же роль, как патогены, могут играть растения-паразиты и полупаразиты (Bardgett et al., 2006), которые сдерживают разрастание доминантов и таким образом повышают ВБРС.

На ВБРС оказывают влияние и факторы «второго порядка».

Видовой пул — богатство флоры региона. Роль этого фактора подчеркивал создатель эстонской геоботанической школы Т. Липпмаа (Трасс, 1976). Этот вопрос активно обсуждается и в современной литературе (Biewer, Poschlod, 2005; и др.).

Влияние видового пула на ВБРС во многом зависит от наличия «транспортных средств» доставки диаспор. Отмечается большая роль гидрохории (Жиляев, 2005; Leng et al., 2010; Soomers et al., 2011; и мн. др.). Для ВБРС рудеральной растительности большую роль играет анемохория (Riva, 2011).

Островной эффект — степень изоляции РС, влияющей на обмен диаспорами с другими РС. Снижение ВБ в небольших изолированных РС вследствие различий скорости процессов вытеснения и поступления видов является достаточно изученным феноменом (MacArthur, Wilson, 1967; Акатов, 1999; Акатов и др., 2002; и др.). К примеру, «островами» являются степи на территории Башкирского государственного природного заповедника, которые отдалены от основных массивов степей Зауралья и Предуралья на 60–80 км. ВБРС этих степей на 15–20 видов меньше, чем у «неостровных» степей Зауралья (Жирнова и др., 2007).

Экотонный эффект, т. е. обогащение ВБРС за счёт перекрытия видовых комбинаций разных РС в зоне их контакта. По причине экотонного эффекта формируется высокое ВБРС остепнённых лугов (перекрытие видовых комбинаций лугов и степей). По той же причине ВБРС лесов Южного Урала на 10–20 видов выше, чем у их равнинных аналогов (перекрываются видовые комбинации неморальных, гемибореальных и бореальных лесов; Мартыненко, 2009).

Внутриценотические мозаики, которые превращают РС в калейдоскоп видов разных форм обратимой внутриценотической динамики в гапах и других микрогруппировках (Смирнова, 2004);

Сукцессионный статус. Этим понятием объединяется влияние любых сукцессий — автогенных первичных и вторичных

(восстановительных); аллогенных, антропогенных (выпас, рекреация, загрязнение и др.). Роль режима нарушений для повышения разнообразия видов с разными типами реагирования на влияние этого фактора специально рассмотрел Дж. Грайм (Grime, 2002, 2006). На ВБРС может влиять внедрение заносных инвазивных видов (Виноградова и др., 2010). Кроме того, ВБРС может отражать влияние геологической истории территории: скажем, чередование холодных и теплых периодов в плейстоцене и голоцене, что способствовало формированию «флористических коктейлей» из видов разной экологии.

Вследствие множественности факторов, влияющих на ВБРС, формируется многомерный континуум, разделить который до условно однородных частей можно только при классификации РС и построении синтаксономии. Наиболее эффективным способом классификации РС на сегодняшний день является подход Браун-Бланке (Миркин, Наумова, 2012).

2. Синтаксономия и таксономия

Синтаксономия (как и фитосоциология, Pignatti, 2010) берёт начало с 1910 г., когда на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе было принято определение растительной ассоциации, предложенное К. Флао и К. Шрётером (Ch. Flahault, C. Schrëter). Причём было подчёркнуто, что в синтаксономии растительная ассоциация является полным аналогом вида в таксономии. Таким образом, авторы определения исходили из представлений о сходстве принципов синтаксономии и таксономии. Однако история развития синтаксономии показала, что между ней и таксономией есть глубокие различия.

Классификация, сложная для биологических объектов вообще, в случае РС

оказывается сверхсложной, так как они объединены в многомерный континуум. При таксономическом континууме на уровне организмов в признаковом пространстве имеются области, где растения распадаются на достаточно дискретные биологические виды, которые можно принять в качестве эталонов для разбиения на условные (таксономические) виды тех частей таксономического континуума, где он абсолютен (микровиды, виды-близнецы, виды-двойники, сингамеоны гибридизирующих полувидов и др.). На уровне РС таких эталонов практически нет, масштаб редукции (разбиения континуума на условные типы) задаётся самими исследователями из соображений осознанного (или чаще неосознанного) удобства использования получаемой системы.

Опираясь на богатый опыт таксономии, синтаксономия как наука о единицах растительности должна была искать свои методические подходы к выделению иерархических типов — синтаксонов. Самая развитая система синтаксономии сформировалась на основе классификационного подхода Браун-Бланке. Этот вариант синтаксономии рассмотрен в табл. 1.

Резюмируя содержание таблицы, подчеркнём следующее.

Различались основные направления поиска критериев для установления типов: таксономисты основывали свою систему на устойчивых морфологических и иных признаках, отражающих филогенетические закономерности формирования разнообразия; синтаксономисты — на отражении в растительности свойств экотопов и стадий сукцессии, которые являются главными организующими факторами её формирования. Архетипы синтаксонов, особенно высших рангов, достаточно «рыхлые», и потому далеко не всегда диагностические виды высших единиц

встречаются во всех РС низших единиц (растительных ассоциаций).

Синтаксономия не учитывает эволюцию растительности, но отражает сукцессионный статус РС — стадию аллогенной или автогенной восстановительной сукцессии. Таким образом, по своей природе синтаксономия является эколого-динамической.

3. История развития синтаксономии в мире

Р.Х. Уиттекер (Whittaker, 1962), рассмотрев состояние проблемы классификации РС в первой половине XX в., был поражён разнообразием использованных подходов и сделал вывод о том, что классификация растительности ближе к искусству, чем к науке. При этом он отметил, что из всех предложенных методов классификации наиболее перспективен флористический подход Ж. Браун-Бланке, который может стать основой консолидации усилий фитоценологов разных стран.

Распространение подхода Браун-Бланке в мире. Прогноз Р. Уиттекера подтвердился. Флористический подход при классификации РС («южная традиция», Whittaker, 1962), появившийся в 1920-е гг., оказался «агрессивным» в понимании Х.Х. Трасса (1976) и быстро распространился в большинстве стран Европы, включая и ареал Уппсальской школы, которая вплоть до начала 1930-х гг. использовала принципы классификации по доминантам (представляла «северную традицию», Whittaker, 1962). В 1950-е гг. подход Браун-Бланке распространился в Японии (Miyawaki, 2010).

Что касается американских континентов и Австралии, то в этих регионах подход Браун-Бланке развивался по «очаговому принципу». При этом если исключить

Табл. 1. Сравнение таксономии и синтаксономии.**Table 1.** Comparison of taxonomy and syntaxonomy.

Признак	Таксономия	Синтаксономия
Объект классификации	Реально существующие особи растений или их части у вегетивноподвижных видов	РС — условно ограниченные и условно однородные части континуума
Признаки классификации	<i>Основные:</i> строение генеративных органов, вегетативные признаки (включая габитус растения). <i>Дополнительные:</i> условия местообитания, тип РС, географический район	<i>Основные:</i> флористический состав и физиономия. <i>Дополнительные:</i> условия местообитания, географический район
Соотношение непрерывности и дискретности классифицируемого множества объектов	Единство дискретности и непрерывности при преобладании дискретности	Единство непрерывности и дискретности при преобладании непрерывности
Фактический материал для классификации	Гербарные образцы (фиксированные растения или их части)	Геоботанические описания (списки видов на пробных площадках с указанием количественного участия видов)
Задача установления основной классификационной единицы	<i>Биологические виды</i> — группы репродуктивно изолированных растений с общим генофондом, морфологическим и экологическим сходством в пределах чётко очерченного ареала <i>Таксономические виды</i> — условно однородные и часто интерградирующие группы популяций с морфологическим и экологическим сходством и условно очерченным ареалом	Растительные ассоциации как условно однородные части синтаксономического континуума, представляющие его наиболее устойчивые и экологически контрастные сочетания видов, или стадии сукцессии в условно однородных местообитаниях и в пределах условно очерченного ареала
Охват классификацией разнообразия объектов	Полный. Каждый экземпляр относится к тому или иному таксономическому виду, реже он рассматривается как гибрид между двумя видами	Неполный. Часть РС синтаксономически интерпретируется, т. е. рассматривается как переход между синтаксонами
Принцип построения классификационной иерархии	Генетический и морфологический	Экологический (флористический и физиономический) и синдинамический

Табл. 1. Окончание.

Table 1. Ending.

Выраженность архетипа	Более или менее чёткая. Архетипы низших рангов включают большинство признаков архетипов высших рангов, число различающихся признаков архетипа по этой причине тем больше, чем ниже таксономический ранг	Как правило, нечёткая, особенно у синтаксонов высшего ранга. Включение признаков архетипов высших единиц в архетипы низших рангов неполное, зависимость возрастания числа признаков архетипа при понижении синтаксономического ранга прослеживается не всегда
Жёсткость иерархической системы	Высокая, особенно у рангов вид, семейство и класс, хотя в некоторых группах один и тот же таксон можно с равным успехом отнести к двум вышестоящим таксонам. Таксономическое скольжение отмечается нечасто	Как правило, низкая. Доля синтаксонов, которые с равным основанием можно отнести к двум или даже нескольким вышестоящим единицам, велика. Синтаксономическое скольжение достаточно обычно

работы канадского фитоценолога Дж. Лумана, то «очаги» возникали в результате деятельности европейских ученых (Р. Кнапп, А. Борхиди, Дж.М. Жеу, П. Гутте, Р. Томазелли и др.). Несколько активнее подход Браун-Бланке распространялся в Северной Африке, растительность которой близка к Европейскому Средиземноморью (Миркин, 1989).

Отсутствие интереса к флористической классификации на американских континентах и в Австралии было связано с традиционно прагматическими установками геоботаников этих стран. Они считали, что для организации системы использования и охраны растительности нет необходимости использовать флористический подход, который требует большого числа высококвалифицированных специалистов, полного знания флоры и трудоёмкой обработки геоботанических описаний. Для решения этих задач достаточно более простой

классификации по доминантам и типам местообитаний.

За последние десятилетия мало что изменилось. В юбилейном выпуске ежегодника «Braun-Blanquetia» (Pedrotti, 2010), который был посвящён столетию фитосоциологии, было опубликовано всего две «неевропейских» статьи — уже цитированная работа об истории фитосоциологии в Японии и статья об истории и современном состоянии флористического подхода в России (Mirkin, Ermakov, 2010).

Достоинства подхода Браун-Бланке. «Агрессивность» флористического подхода была связана с рядом его неоспоримых достоинств, которые позволяли преодолевать сложности классификации континуального объекта, каким является растительность. Эти достоинства таковы:

1) развитая методология редукции непрерывности до дискретности, которая проводится на всех этапах классификации

— рекогносцировочном, аналитическом, синтетическом, синтаксономическом;

2) оптимальная система классификационных критериев, которая отражает флористический состав; кроме того, как дополнительные критерии могут использоваться характер доминантов, экотоп и географические особенности синтаксонов;

3) информативность классификации, синтаксоны которой отражают условия среды и сукцессионный статус РС;

4) развитая синтаксономическая иерархия и свод правил наименования синтаксонов;

5) система документации результатов классификации флористическими таблицами.

4. Распространение подхода Браун-Бланке в СССР и России

Подход Браун-Бланке начал распространяться в СССР лишь после 1960 г., тем не менее, он «укоренился» в нашей стране достаточно легко. В этом проявились общие корни российской и европейской науки.

До 1960 г. в СССР было принято разделение науки на «передовую социалистическую» и «отсталую буржуазную», при этом подход Браун-Бланке, понятно, рассматривался как «буржуазный» и подвергался острой критике. А.П. Шенников (1941) назвал этот подход «абсурдным». Резко выступал против флористической классификации растительности Л.Г. Раменский (Миркин, Наумова, 2015). В распространении подхода Браун-Бланке в СССР и России можно различать три периода.

4.1. Период паллиатива (1960–1980 гг.)

После 1960 г. политический климат в стране изменился и подход Браун-Бланке

был признан полезным для советской науки. А.П. Шенников (1962) отметил достоинства подхода и целесообразность использования его в практике советских геоботаников.

Факторы «укоренения» подхода Браун-Бланке. Повышению интереса к подходу Браун-Бланке способствовали два события в советской геоботанике.

1. Лекции словацкого фитосоциолога М. Ружички в БИН АН СССР (1961–1962). Они собирали полную аудиторию и помогли многим геоботаникам понять достоинства флористической классификации. З.В. Карамышева (1967) по методике Браун-Бланке выполнила обработку геоботанических описаний степной растительности Северного Казахстана. К слову, интерес к подходу Браун-Бланке одного из авторов данной статьи (Б.М.М.) возник в результате контактов с М. Ружичкой.

2. Публикация монографии «Классификация растительности» (Александрова, 1969). В этой книге впервые в переводе на русский язык была приведена полная методика обработки геоботанических описаний по Х. Элленбергу в соответствии с установками Ж. Браун-Бланке.

Однако начать последовательно использовать установки флористической классификации советские геоботаники не спешили, так как находились под влиянием инерции традиционной классификации по доминантам и авторитета классиков отечественной геоботаники. Они пытались объединить принципы доминантной и флористической классификаций.

Судьба синтаксона «формация». Склонность к паллиативу наиболее полно проявилась при использовании синтаксона «формация» как объединения РС с общим доминантом.

«Формация» пришла в советскую геоботанику из лесной типологии В.Н. Сука-

чёва. При классификации лесов использование этой единицы было оправданно: деревья-доминанты устойчивы, часто являются эдификаторами и, кроме того, представляют наибольший хозяйственный интерес. При выделении растительных ассоциаций В.Н. Сукачёв использовал «каядер-типы» — объединения лесных РС с разными доминантами, но со сходным напочвенным покровом, индицирующим условия среды. Ассоциации одного «каядер-типа» из разных формаций объединялись в циклы (или серии).

А.П. Шенников экстраполировал принципы классификации лесных РС на луговую растительность (это отражало «еловую догму», т. е. экстраполяцию признаков лесных РС на любые РС; Миркин, Наумова, 2012). Экстраполяция оказалась неудачной: доминанты луговых РС неустойчивы во времени, поэтому одно луговое РС в разные годы и даже в разные сезоны одного года нужно было относить к разным формациям. Кроме того, разные доминанты имеют разные экологические ареалы и среди них есть эвритопы. Так, разные ассоциации щучковой формации (с доминированием *Deschampsia caespitosa*) нужно было относить к разным классам формаций (подтипам) луговой растительности — настоящим, остепнённым и болотистым лугам.

Е.П. Матвеева для экологизации доминантной классификации предлагала сделать основной классификационной единицей «субформацию» — экологически однородную часть формации. Это снимало некоторые экологические противоречия классификации, но противоречило требованиям логики здравого смысла и вызвало критику коллег. Наиболее радикальный вариант экологизации формации использовала лидер сибирских геоботаников А.В. Кумина. Однако вы-

деляемые ею «формации» не имели ничего общего с традиционными монодоминантными синтаксонами и по объёму соответствовали союзам флористической классификации.

III Всесоюзное совещание по классификации растительности. Это совещание, которое организовала В.Д. Александрова в 1971 г. в Ленинграде, сыграло важную роль в развитии паллиативных вариантов классификации РС. В его решениях было предложено отказаться от синтаксона «формация», ассоциации предлагалось выделять не только по доминантам, но и с учётом «ядра сопряжённых видов» (на практике выдержать это условие крайне сложно, тем более что метода установления таких ассоциаций не было предложено). Однако о последовательном использовании подхода Браун-Бланке речь на этом совещании не шла. Тем не менее, был утверждён Совет из пяти редакторов для курирования издания серии монографий о растительности с включением таблиц полных геоботанических описаний. Решения этого Совещания не были выполнены, а поиск паллиативных решений привёл лишь к ещё большему разнобою в классификации растительности.

И всё-таки большинство советских геоботаников постепенно осознавало, что пора от «изобретения деревянного велосипеда» перейти к последовательному использованию подхода Браун-Бланке. Период паллиатива завершался.

Запоздалый паллиатив. Впрочем, и по сей день некоторые геоботаники продолжают следовать паллиативным вариантам классификации, которые они называют «русским подходом».

Убеждённым сторонником «русского подхода» является В.Ю. Нешатаев, который даже в противовес международному

«Кодексу фитосоциологической номенклатуры» (Weber et al., 2000) предложил «Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры» (Нешатаев, 2001). В этом «Проекте» удачно использованы некоторые положения «Кодекса»: о необходимости публикации таблиц полных геоботанических описаний и установления номенклатурных типов. Однако предложенная синтаксономическая иерархия опирается на традиционные принципы и включает в качестве основного синтаксона «формацию», о недостатках которого мы уже писали.

Примером использования «русского подхода» является монография о растительности Камчатки (Нешатаева, 2014). Полная синтаксономическая иерархия включает 8 рангов, главным из которых является формация, полная же иерархия выглядит так: тип растительности, подтип растительности, класс формаций, группа формаций, формация, класс ассоциаций, группа ассоциаций, ассоциация. В соответствии с рекомендациями В.Ю. Нешатаева (2001), использована оригинальная (и трудно воспринимаемая) номенклатура синтаксонов. Столь большое число синтаксономических рангов очевидно избыточно, потому в этой синтаксономии много «не работающих» монотипических синтаксонов. (Напомним, что в системе Браун-Бланке количество основных синтаксономических рангов ограничено всего четырьмя: класс, порядок, союз, ассоциация.)

Несмотря на обещание авторов устанавливать ассоциации в соответствии с решениями III Всесоюзного совещания по классификации растительности, т. е. использовать доминанты и «ядро сопряжённых видов», многие ассоциации установлены только по доминантам и не различаются по флористическому составу.

Такие ассоциации вполне можно было объединить. Таким образом, очевидно, что «русский подход» не пошел на пользу этой монографии.

4.2. Период перехода к «строгой» синтаксономии (1981–2000 гг.)

В период 1981–2000-е гг. в СССР, а затем в России отмечалось дальнейшее повышение интереса к методу Браун-Бланке и его освоение.

Шестая Всесоюзная конференция по классификации растительности (1981 г., Уфа). Эта конференция сыграла большую роль в переходе к последовательному использованию подхода Браун-Бланке в СССР. В конференции приняли участие более 150 человек из большинства республик СССР (исключая среднеазиатские), широко были представлены республики Прибалтики и Украина. В резолюцию была включена рекомендация о переходе советской геоботаники на последовательное использование подхода Браун-Бланке.

По итогам конференции была опубликована коллективная монография «Классификации растительности СССР» (Миркин, 1986), содержащая статьи с результатами классификации РС в соответствии с методом Браун-Бланке (т. е. с приведением фитосоциологических таблиц).

Роль депонирования рукописей с результатами классификации по Браун-Бланке. Однако эта монография оказалась «разовым» изданием, которое не решило проблемы обнародования классификаций. Советские журналы не брали статей с приведением полных фитосоциологических таблиц, единственной возможностью стало депонирование рукописей в ВИНТИ. В эти годы работы на депонирование принимались бесплатно, а стоимость их ксерокопий была неболь-

шой. Рефераты всех депонированных рукописей публиковались в «Реферативном журнале», и потому любая работа быстро «набирала тираж» за счёт тех, кто ею заинтересовался.

В 1986–1991 гг. было депонировано более 150 рукописей, которые содержали не менее 15 тысяч полных геоботанических описаний (Solometch et al., 1994). Авторами этих рукописей были практически все геоботаники, которые использовали подход Браун-Бланке, в них приводились данные о лесной, степной, луговой, болотной, рудеральной и сегетальной растительности разных районов СССР, включая Дальний Восток, Западную и Восточную Сибирь. С началом экономических реформ ВИНТИ установил непомерно высокую плату за депонирование рукописей и ещё более высокую — за их ксерокопии. Это «подрезало крылья» эффективной форме обмена синтаксономической информацией. В 1992 г. депонирование синтаксономических работ прекратилось.

Выход на страницы зарубежных журналов. В эти годы советские синтаксономисты публиковали статьи на страницах центральных зарубежных журналов. Наибольшую активность проявил В.Б. Голуб (Golub, Mirkin, 1986; Golub et al., 1991; Golub, 1994; и др.). Однако остро ощущалась необходимость в отечественном периодическом издании для публикации синтаксономических работ.

4.3. Современный период (с 2000 г.)

Современный период распространения подхода Браун-Бланке в России датируется началом 2000-х гг. В это время увеличилось число фитоценологов, использующих подход Браун-Бланке, повысился научный уровень публикуемых ими работ.

Журнал «Растительность России» (Санкт-Петербург, редакторы Б.К. Ганнибал и Н.В. Матвеева). Это периодическое издание, в котором российские синтаксономисты могли валидно (в соответствии с требованиями подхода Браун-Бланке) публиковать свои статьи, начало выходить в 2001 г. К настоящему времени опубликовано 27 выпусков журнала. Благодаря профессиональной редколлегии, которая подобрала коллектив компетентных рецензентов, журнал поддерживает высокий уровень публикаций. Для молодых исследователей он стал «постоянно действующим семинаром».

Продромус высших единиц растительности России. Показателем уровня развития синтаксономии является продромус (список синтаксонов) растительности страны или региона. Первый продромус высших единиц растительности России и сопредельных стран был составлен А.И. Соломещем (1998). Тем самым был подведён итог развития советской и российской синтаксономии в 1980–1990-е гг. Н.Б. Ермаковым (2012) составлен новый продромус, который подытожил результаты синтаксономического изучения растительности за весь период истории синтаксономии в России. Очевидно, что за прошедшие 14 лет синтаксономия «пошла в рост»: увеличилось число классов, порядков и союзов (табл. 2).

Динамика установления новых синтаксонов. Для синтаксономии по Браун-Бланке характерна преемственность и открытость. По возможности используются уже установленные синтаксоны, но если в классификацию вовлекаются геоботанические описания растительности, которая ещё синтаксономически не изучена, то устанавливаются новые единицы. При этом новые синтаксоны встраиваются в

Табл. 2. Динамика общего числа высших единиц растительности России.**Table 2.** Dynamics of number of higher units of vegetation in Russia.

Синтаксономический ранг	Годы	
	1998	2012
Класс	72	80
Порядок	148	169
Союз	309	377
Подсоюз	73	46

Табл. 3. Динамика установления новых синтаксонов за период 1980–2012 гг.**Table 3.** Dynamics of recognition of new syntaxa during 1980–2012 years.

Синтаксон	Десятилетия		
	до 1990 г.	1990–1999 гг.	после 2000 г.
Класс	4	7	11
Порядок	16	14	41
Союз	39	62	106
Подсоюз	10	9	27

уже созданную синтаксономию. Основу синтаксономии растительности России составила система высших единиц, установленных в Центральной Европе. Однако в силу гигантской территории страны и наличия в составе её растительности многих РС, которые нельзя было отнести к центральноевропейским синтаксонам, в ходе разработки синтаксономии устанавливались новые синтаксоны (табл. 3).

Из таблицы очевидно, что число высших единиц, установленных после 2000 г., значительно выше, чем за предыдущие 20 лет. Рост числа описанных новых единиц в значительной мере был связан с публикациями в журнале «Растительность России». При этом чем ниже ранг синтаксона, тем выделялось больше новых единиц. Так, число новых союзов составило 206, порядков — 71, классов — 22. Мы не располагаем данными о динамике установления новых растительных ассоциаций, но очевидно, что их счёт идёт на многие сотни.

Синтаксономические центры России. К настоящему времени сформировалось несколько научных центров, где проводятся исследования по синтаксономии (Mirkin, Ermakov, 2010).

Санкт-Петербургский центр. Пионерами использования подхода Браун-Бланке были З.В. Карамышева (1967) и М.С. Боч (Боч, Смагин, 1993). В 2000-е гг. в БИНе расширились синтаксономические исследования растительности Арктики (Матвеева, 2006; Холод, 2007; Матвеева, Лавриненко, 2011). Исследуются болота (Смагин, 2003). Вкладом в синтаксономию синантропной растительности, образовавшейся в результате техногенных нарушений в районах Крайнего Севера (от Европы до Дальнего Востока) являются работы О.И. Суминой (2013; и др.).

Дальневосточно-Сибирский центр. Этот центр объединил учёных из разных научных учреждений и вузов: Новосибирска (Н.Б. Ермаков, А.Ю. Королук, Г.Д. Дымина, Н.И. Макунина, Т.В. Маль-

цева, Г.С. Таран, Н.Н. Лашинский, М.Ю. Телятников и др.), Владивостока (П.В. Крестов), Магадана (Н.В. Синельникова), Якутска (П.А. Гоголева, Н.П. Слепцова, М.М. Черосов), Улан-Удэ (О.А. Аненхоннов, Б.Б. Намзалов).

Главные достижения были связаны с классификацией лесов Сибири (Ермаков, 2003; и др.), которая была адаптирована для растительности Северо-Востока России (Синельникова, 2009). Большой вклад в синтаксономию лесов Дальнего Востока внёс П.В. Крестов (Krestov, Nakamura, 2002; Крестов, 2006; Krestov et al., 2009), который выполнил уникальное ботанико-географическое сравнение синтаксономии лесов Дальнего Востока и тихоокеанского побережья Северной Америки.

Развивается синтаксономия степной растительности (Королюк, 2007, 2014; Макунина, 2015). Опубликовано монография о болотах юго-востока Западной Сибири (Лапшина, 2010). Исследуется растительность лугов (Лашинский, 2009) и высокогорий (Синельникова, 2009). Вклад в изучение растительности Сибири вносит сотрудничество сибирских ботаников с коллегами из Чехии (Chytrý et al., 1993, 1995).

Уфимский центр (Уфимский институт биологии РАН, Уфимский ботанический сад-институт РАН, Башкирский государственный университет, Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы). Синтаксономисты этого центра исследуют растительность Южного Урала (Жирнова и др., 2007; Мартыненко, 2009; Баишева, 2010; Ямалов, 2011; Ямалов и др., 2012). Опубликовано серия из пяти монографий о растительности особо охраняемых природных территорий Башкортостана. Изучается растительность городов Башкортостана.

Брянский центр. Фитосоциологи этого центра исследуют растительность Брянской области (Булохов, 2001; Булохов, Соломещ, 2003; Булохов, Харин, 2008; Семенищенков, 2009; Аверинова, 2010). Они первыми в России составили на основе синтаксономии «Зелёную книгу Брянской области» (Булохов, 2012), которая будет рассмотрена в следующем разделе статьи.

Поволжский центр. Изучена растительность поймы Нижней Волги (Golub, Mirkin, 1986, Golub et al., 1991; Golub, 1994), выполнено синтаксономическое обобщение растительности внутриконтинентальных РС засоленных почв (Голуб и др., 2001а,б) и исследована растительность побережий Балтийского, Белого, Азовского и Черного морей.

Другие центры. Вклад в синтаксономию внесли фитосоциологи Москвы (Коротков, 1991; Onipchenko, 2002), Полярного ботанического сада (Н.В. Королёва), Института биологии внутренних вод, г. Борок (А.А. Бобров, Е.В. Чемерис), Республики Коми (Б.Ю. Тетерюк, Г.С. Шушпанникова), Ростова (Дёмина, 2011), Курска (Полюянов, 2013), Ялты (В.В. Корженевский, Н.А. Багрикова).

5. Вклад синтаксономии в создание Зелёных книг

Синтаксономия позволяет проводить инвентаризацию биологических ресурсов и разрабатывать систему их рационального использования. Поскольку синтаксоны являются маркерами экосистем, это позволяет оптимизировать использование не только растительных ресурсов, но и ресурсов почв и животного мира.

Параллелизм развития синтаксономии и таксономии проявился и в том, что наряду с Красными книгами, которые являются кадастрами редких видов, появились Зелёные книги как кадастры редких типов

РС. Теоретические основы создания их заложил Е.М. Лавренко (1971). К сегодняшнему дню составлены Зелёные книги Украины, Сибири, Самарской области, Брянской области (Булохов, 2012). При этом только в Зелёной книге Брянской области в качестве основы составления кадастра редких РС использован подход Браун-Бланке (по этой причине рассмотрим её содержание более подробно). В остальных Зелёных книгах в основу выбора объектов охраны положена доминантная классификация РС, о недостатках которой мы уже говорили. Кроме того, будут рассмотрены методические установки, которые используются при составлении Зелёной книги Республики Башкортостан (работа над этим кадастром ещё не завершена).

Зелёная книга Брянской области. Использование подхода Браун-Бланке позволило формализовать выбор охраняемых объектов. Как уже отмечалось, исследования фитоценологов Брянского синтаксономического центра отличаются полнотой, что позволило обеспечить высокий научный уровень этой книги. В качестве единиц охраны в кадастр включено 33 типа редких РС, 7 типов эталонных (зональных, климаксовых) РС и 5 редких РС мохообразных. Основной единицей охраны являются РС одной ассоциации (реже субассоциации, изредка — «безранговые сообщества»). В тех случаях, когда в РС нескольких близких ассоциаций доминантом является один и тот же охраняемый вид, эти РС рассматриваются как единый объект охраны.

Использовано 17 экспертных показателей, которые оцениваются числом градаций от трёх (0, 1, 2) до пяти (0, 1, 2, 3, 4). Они объединены в четыре блока:

«R — редкость» (6 экспертных показателей),

«G — специальные характеристики сообществ» (4 экспертных показателя),

«V — значение сообществ в природе и хозяйственной деятельности человека» (4 экспертных показателя),

«P — обеспеченность охраной» (три градации).

Оценки по трём блокам — R, G, V — суммируются и на основе полученных сумм определяется категория охраны РС: высшая (I: 25–35 баллов), высокая (II: 15–24 балла), средняя (III: 9–14 баллов), низкая (IV: 0–8 баллов). Блок «P» в интегральную оценку не включается.

В целом избранная система экспертных показателей оказалась эффективной и позволила выявить редкие РС во всех типах естественной и полуестественной растительности и обосновать их природоохранный статус. Выявлены редкие РС водных макрофитов (*Spirodela-Salvinietum natans*, *Trapa natans*, *Nymphaeoidium peltatae* и др.), прибрежно-водной растительности (*Nasturtium officinale*, *Scirpium maritimi* и др.), влажных лугов (*Filipendula ulmariae-Menthetum longifoliae* и др.), остепнённых лугов (*Polygala comosae-Arrhenatheretum elatioris*, *Thymovati-Poetum compressae*), псаммофитной растительности (*Agrostio vinealis-Corynephorretum canescentis*, *Astragalo arenarii-Armerietum elongatae*), растительности луговых степей (*Poa compressae-Onobrychidetum arenariae*), термофильных (*Adonido vernalis-Anthericetum ramosae* и др.) и нитрофильных (*Dipsacetum pilosi*) опушек, кустарниковой растительности (*Swida sanguinea-Ulmetum laevis*, широколиственных лесов (*Ulmolaevis-Fraxinetum excelsioris*, *Aceri campestris-Quercetum roboris* и др.), хвойных бореальных лесов (*Dicrano-Pinetum* вар. *Daphne cneorum*), растительности болот — мезотрофных (*Caricetum limosae*), верховых

(*Ledo-Sphagnetum magellanici*), низинных (*Betuletum humilis*).

Эталонные сообщества представляют наиболее характерные зональные типы широколиственных (*Quercus-Fagetum*) и хвойных (*Vaccinio-Piceetum*) лесов.

Все редкие и эталонные сообщества тщательно описаны по строгой схеме, обеспечившей единообразие характеристики, и проиллюстрированы прекрасными фотографиями. Заметим лишь, что использованная система экспертных показателей чрезмерно дробная. Ряд показателей было бы целесообразно объединить, а некоторые (отражающие хозяйственную ценность — блок «V») — исключить как не имеющие значения при выборе объектов охраны (Наумова и др., 2013).

Проект Зелёной книги Республики Башкортостан. В настоящее время подготовлен проект Зелёной книги Республики Башкортостан (Мартыненко и др., 2015). При его составлении была использована система критериев, разработанная в лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского института биологии РАН, результаты классификации растительности республики (Ямалов и др., 2012; а также уже цитированные монографии о растительности особо охраняемых природных территорий РБ). Как и в Зелёной книге Брянской области, в основу выбора охраняемых РС положен подход Браун-Бланке. Из опыта украинских фитоценологов заимствовано использование системы весовых (поправочных) коэффициентов, но с числом градаций не более четырёх. Весовые коэффициенты позволяют оценивать роль разных критериев для определения природоохранной ценности РС. Система критериев следующая.

Флористическая значимость (F). Показатель отражает наличие редких видов

(виды Красных книг, эндемики, реликты, виды на границе ареала). Четыре градации. Весовой коэффициент — 3.

Фитосоциологическая ценность (B). Отражает уникальность флористического состава синтаксона (сочетание видов разных классов растительности и разных типов ареалов) и связь синтаксона с ареалом высшей единицы (порядок, класс), к которой он относится. Четыре градации. Весовой коэффициент — 3.

Распространение (S). Отражает площадь РС и характер их распределения в пространстве. Пять градаций. Весовой коэффициент — 2.

Естественность (N). Характеризует степень сохранности РС. Четыре градации. Весовой коэффициент — 1.

Сокращение площади (D). Показатель современного состояния РС синтаксона и тенденции дальнейшего уменьшения занимаемой ими площади за период 50–100 лет. Четыре градации. Весовой коэффициент — 2.

Восстанавливаемость (V). Показатель восстановительного потенциала РС, которым измеряется продолжительность периода, необходимого для восстановления. Четыре градации. Весовой коэффициент — 1.

Категория охраны (C). Отражает общую ценность РС как объекта охраны. Определяется по сумме баллов всех показателей (с учётом весовых коэффициентов). Максимально возможная сумма баллов — 39, минимально возможная — 1 балл (для РС с участием инвазивных видов). Четыре градации: наивысшая — 4 (31–39 баллов), высокая — 3 (24–30 баллов), средняя — 2 (17–23 балла), низкая (менее 17 баллов).

Обеспеченность охраной (P). Отражает долю РС синтаксона, которые охвачены охраной. Пять градаций.

Табл. 4. Природоохранная ценность некоторых ассоциаций растительности Южно-Уральского региона (по: Мартыненко и др., 2015).

Table 4. The nature conservation value of some plant associations of South Ural region (after Marynenko et al., 2015).

Ассоциации	Критерии оценки							
	F	B	S	N	D	V	C	P
Лесные сообщества								
<i>Equiseto scirpoidis–Piceetum obovatae</i>	9	9	8	4	4	3	4	4
<i>Lasero trilobi–Quercetum roboris</i>	6	6	8	3	6	2	4	4
<i>Linnaeo borealis–Piceetum abietis</i>	6	6	2	4	6	2	3	1
Степные сообщества								
<i>Astragalo austriacae–Stipetum pulcherrimae</i>	9	9	8	4	6	1	4	3
<i>Leucanthemo vulgaris–Stipetum pennatae</i>	6	9	8	4	6	1	4	4
<i>Amorio montanae–Stipetum zalesskii</i>	9	6	4	4	6	1	3	4

Обозначения. F – флористическая значимость, B – фитоценотическая ценность, S – распространение, N – естественность, D – сокращение площади, V – восстанавливаемость, C – категория охраны, P – обеспеченность охраной.

Abbreviations. F – floristic significance, B – phytoceanotic value, S – distribution, N – naturalness, D – area reductions, V – recoverability, C – conservation category, P – protection supply.

Решение о включении той или иной ассоциации в Зелёную книгу региона принимается на основе учёта двух показателей — категория охраны и обеспеченность охраной. Претендентами в Зелёную книгу являются РС высшей категории охраны и имеющие низкие показатели обеспеченности охраной.

Приведём характерный пример оценки природоохранной ценности шести ассоциаций — трёх лесных и трёх степных (табл. 4).

Equiseto scirpoidis–Piceetum obovatae. Уникальные реликтовые елово-пихтовые травяно-зеленомошные леса Уфимского плато, в почвенном профиле которых обнаружена многолетняя мерзлота. В этих РС встречено большое число видов, занесённых в Красную книгу Республики

Башкортостан, поэтому они имеют максимальную оценку по критерию флористической значимости. Кроме того, бореальные леса в Южно-Уральском регионе находятся на южной границе своего распространения в Уральском секторе и контактируют с гемибореальными светлохвойными лесами сибирского типа и неморальными широколиственными лесами европейского типа. Это приводит к взаимопроникновению флористических комбинаций, в связи с чем бореальные леса обогащены видами лесов других типов, поэтому РС этой ассоциации богатовидовые (до 74 видов на 400 м²) и получили максимальный бал по критерию фитосоциологической ценности.

Lasero trilobi–Quercetum roboris. Ассоциация представляет РС остепнённых

дубняков Предуралья. В Башкирском Предуралье РС данной ассоциации подвергались сильным вырубкам, в результате чего их площадь значительно сократилась. В них наблюдаются некоторые нарушения, потому флористическая и фитосоциологическая ценность несколько снижена по сравнению с травяно-зеленомошными лесами предыдущей ассоциации. Тем не менее, эти РС получают высокий балл категории охраны (31 балл).

Linnaeo borealis–Piceetum abietis. Ассоциация представляет РС тёмнохвойных зеленомошных лесов, которые имеют широкий ареал в таёжной зоне европейской части (от Скандинавии до Урала), поэтому по критерию распространения она получила всего 2 балла. В составе этой ассоциации, по сравнению с предыдущей, меньше редких и нуждающихся в охране видов. По общему количеству баллов ассоциация получает высокую категорию охраны (26 баллов), но её РС уже достаточно надёжно охраняются на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника.

Astragalo austriacae–Stipetum pulcherrimae. Ассоциация объединяет РС богаторазнотравных красивейшековельных степей Предуралья. РС отличаются высоким видовым богатством (60 видов на 100 кв. м.), в них встречается много видов (35), занесённых в Красные книги РФ и Республики Башкортостан. Высокая оценка дана РС этой ассоциации и по критериям «фитосоциологическая значимость», «естественность» и «сокращение площади». Среди степных РС эта ассоциация получила наивысшее значение по показателю «категория охраны» (37).

Leucanthemo vulgaris–Stipetum pennatae. Ассоциация представляет РС луговых степей северной части лесостепной зоны

Предуралья. В этих РС немного видов, нуждающихся в охране, но они, как и РС предыдущей ассоциации, имеют высокую фитосоциологическую ценность, так как представляют редкий и эндемичный вариант степной растительности Южного Урала. По показателю «категория охраны» ассоциация получила наивысшую категорию (34 балла).

Amorio montanae–Stipetum zaleskii.

Ассоциация представляет РС богаторазнотравных залесскоковельных степей Зауралья. Эти РС имеют высокие показатели флористической значимости и довольно низкие — по показателю «фитосоциологическая ценность», т. к. имеют широкий ареал и распространены в лесостепной и степной зонах Башкортостана, а также встречаются за пределами Южного Урала. По показателю «категория охраны» ассоциация получила высокую категорию (30 баллов).

6. Заключение

Многомерный феномен альфа-разнообразия (видового богатства) РС невозможно прогнозировать по роли определяющих его экологических факторов. Однако его можно разделить на условно однородные части, отличающиеся количественным и качественным составом видов. Такая редукция многомерного континуума альфа-разнообразия наиболее эффективно достигается при использовании синтаксономии, построенной на основе подхода Браун-Бланке. Этот подход стал «синтаксономическим эсперанто», который объединил фитоценологов многих стран и сегодня является основным классификационным подходом у фитоценологов России. При этом они достигли в этом направлении больших успехов и за последние 30 лет создали развитую синтаксономию для большинства типов рас-

тельности и регионов этой гигантской территории.

Практическое значение синтаксономии заключается в том, что она позволяет составлять экологические кадастры РС (и маркируемых ими типов экосистем), на основе которых разрабатываются системы рационального использования биологических ресурсов. Важнейшая задача, которую решают на основе синтаксономии — разработка репрезентативной сети особо охраняемых природных территорий в целях сохранения фиторазнообразия. Синтаксономия позволяет выявлять редкие типы РС и составлять Зелёные книги, играющие первостепенную роль в их сохранении.

Литература

- Аверинова Е.А. 2010. Травяная растительность бассейна реки Сейм (в пределах Курской области). Брянск: Редакционно-издательский отдел Брянского госуд. универ. 351 с.
- Акатов В.В. 1999. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп. 114 с.
- Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. 2002. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента. — Журнал общей биологии, 63 (2): 112–121.
- Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Ленинград: Наука. 275 с.
- Баишева Э.З. 2010. Эколого-фитоценотическая структура бриокомпонента лесной растительности Республики Башкортостан. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Уфа: Башкирск. госуд. универ. 32 с.
- Боч М.С., Смагин В.А. 1993. Флора и растительность болот Северо-Западной России и принципы их охраны. Санкт-Петербург: Наука. 223 с.
- Булохов А.Д. 2001. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск. 296 с.
- Булохов А.Д. (ред.). 2012. Зелёная книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране). Брянск: ГУП «Брянское областное полиграфическое объединение». 144 с.
- Булохов А.Д., Соломещ А.И. 2003. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: Изд-во Брянского госуд. универ. 359 с.
- Булохов А.Д., Харин А.В. 2008. Растительный покров города Брянска и его пригородной зоны. Брянск: Изд-во Брянского госуд. универ. 310 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. Москва: ГЕОС. 494 с.
- Голуб В.Б., Лысенко Т.М., Рухленко И.А., Карпов Д.Н. 2001а. Внутриконтинентальное галофитное сообщество с преобладанием гемикриптофитов в СНГ и Монголии. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 106 (1): 69–75.
- Голуб В.Б., Рухленко И.А., Соколов Д.Д. 2001б. Обзор сообществ класса *Salicornietea fruticosae*. — Растительность России, 2: 7–98.
- Дёмина О.Н. 2011. Закономерности распределения и развития растительного покрова степей бассейна Дона (в границах Ростовской области). Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Москва: Московский госуд. универ. им. М.В. Ломоносова. 50 с.
- Ермаков Н.Б. 2003. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения РАН. 232 с.
- Ермаков Н.Б. 2012. Продромус высших единиц растительности России. — Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова (ред.). Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ Гилем. С. 377–483.
- Жиляев Г.Г. 2005. Жизнеспособность популяций. Львов: ЛПМ НАНУ. 304 с.

- Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. 2007. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол., 112 (5): 36–45.
- Карамышева З.В. 1967. Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. — Ботанический журнал, 52 (8): 1132–1135.
- Королюк А.Ю. 2007. Степная растительность (*Festuca-Brometea*) предгорий Западного Алтая. — Растительность России, 10: 38–60.
- Королюк А.Ю. 2014. Сообщества класса *Festuco-Brometea* на территории Западно-Сибирской равнины. — Растительность России. Санкт-Петербург, 25: 45–70.
- Коротков К.О. 1991. Леса Валдая. Москва: Наука. 160 с.
- Крестов П.В. 2006. Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Владивосток: Биолого-почвенный инст. ДВО РАН. 42 с.
- Лавренко Е.М. 1971. Об охране биологических объектов в СССР. — Вопросы охраны ботанических объектов. Ленинград: Наука. С. 106–113.
- Лапшина Е.Д. 2010. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: издат. центр НГУ. 186 с.
- Лашинский Н.Н. 2009. Растительность Салаирского кряжа. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео». 263 с.
- Макунина Н.И. 2015. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области: классификация, структура и ботанико-географические закономерности. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Новосибирск: Центральный сибирск. ботанический сад СО РАН. 32 с.
- Мартыненко В.Б. 2009. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Уфа: Башкирский госуд. универ. 32 с.
- Матвеева Н.В. 2006. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля). — Растительность России, 8: 3–87.
- Матвеева Н.В., Лавриненко О.В. 2011. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры. — Растительность России, 17–18: 45–69.
- Мартыненко В.Б., Миркин Б.М., Баишева Э.З. и др. 2015. Зелёные книги: концепции, опыт, перспективы. — Успехи современной биологии, 135 (1): 40–51.
- Миркин Б.М. (ред.). 1986. Классификация растительности СССР. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 206 с.
- Миркин Б.М. 1989. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке. — Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 9. Москва: ВИНТИ. 126 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ Гилем. 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2015. Вклад теоретического наследия Л.Г. Раменского в современную науку о растительности (к 130-летию со дня рождения ученого). — Журнал общей биологии, 76 (3): 244–256.
- Наумова Л.Г., Баишева Э.З., Мартыненко В.Б. 2013. Зелёная книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране) Под ред. А.Д. Булохова. Брянск: ГУП «Брянское областное полиграфическое объединение». 2012. 144 с. — Растительность России, 23: 133–135.
- Нешатаев В.Ю. 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры. — Растительность России. Санкт-Петербург, 1: 62-70.
- Нешатаева В.Ю. (ред.). 2014. Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки (Ключевская группа вулканов). Москва: Т-во науч. изд. КМК. 461 с.
- Онипченко В.Г. 2013. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. Москва: КРАСАНД. 576 с.
- Полюянов А.В. 2013. Синтаксономия растительности и состав флоры Юго-Запада

- Центрального Черноземья как основа ботанико-географического районирования. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Брянск: Брянский госуд. универ. 48 с.
- Примак Р.Б. 2002. Основы сохранения биоразнообразия. Москва: Изд-во научного и учебно-методического центра. 256 с.
- Семеновиченков Ю.А. 2009. Фитоценоотическое разнообразие Судость-Деснянского муждуречья. Брянск: Брянский госуд. универ. 400 с.
- Синельникова Н.В. 2009. Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы. Магадан: Северо-Восточный научный центр ДВО РАН. 214 с.
- Смагин В.А. 2003. Растительность болот в бассейне реки Мураянун (Сургутское Полесье, Западная Сибирь). — Растительность России, 4: 62–77.
- Смирнова О.В. (ред.). 2004. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Москва: Наука. Кн. 1. 479 с., Кн. 2. 575 с.
- Соломещ А.И. 1998. Продромус и диагностические виды высших единиц растительности территории бывшего СССР. — Миркин Б.М., Наумова Л.Г. (ред.). Наука о растительности. Уфа: АН РБ Гилем. С. 335–406.
- Сумина О.И. 2013. Формирование растительности на техногенных местообитаниях крайнего севера России. Санкт-Петербург: Информ-Навигатор. 340 с.
- Тишков А.А. 2005. Биосферные функции природных экосистем России. Москва: Наука. 309 с.
- Трасс Х.Х. 1976. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Ленинград: Наука. 257 с.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. Москва: Прогресс. 328 с.
- Холод С.С. 2007. Классификация растительности острова Врангеля. — Растительность России, 11: 3–135.
- Шенников А.П. 1941. Луговедение. Ленинград.: Изд-во Ленинградск. госуд. университета. 510 с.
- Шенников А.П. 1962. К созданию единой естественной классификации растительности. — Проблемы ботаники, вып. 6. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 124–132.
- Ямалов С.М. 2011. Синтаксономия и динамика травяной растительности Южно-Уральского региона. Автореферат диссертации... доктора биологических наук. Уфа: Башкирский госуд. универ. 32 с.
- Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М. и др. 2012. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: АН РБ, Гилем. 100 с.
- Bardgett R.D., Smith R.S., Shiel R.S. et al. 2006. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. — *Nature*, 439: 969–972.
- Bell T., Freckleton R.P., Lewis O.T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. — *Ecological Letters*, 9: 569–574.
- Biewer H., Poschlod P. 2005. Diaspore and gap availability limiting species richness in wet meadows. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 40 (1): 13–34.
- Chytrý M., Pesout P., Anenchonov O.A. 1993. Syntaxonomy of vegetation of Svjatoj Nos Peninsula, Lake Baikal. 1. Non forest communities. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 28 (3): 337–383.
- Chytrý M., Anenchonov O.A., Danihelka J. 1995. Plant communities of the Bolshoj Chivyrkuy River Valley, Barguzinskij Range, East Siberia. — *Phytocoenologia*, 25: 399–434.
- Golub V.B. 1994. Class Asteretea tripolium on the territory of former USSR and Mongolia. — *Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29 (1): 15–54.
- Golub V.B., Mirkin B.M. 1986. Grasslands of the Lower Volga valley. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 21 (3): 225–336.
- Golub V.B., Losev G.A., Mirkin B.M. 1991. Aquatic and hydrophytic vegetation of the Lower Volga valley. — *Phytocoenologia*, 20 (1): 1–63.
- Grime J.P. 2002. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? — *Journal of Vegetational Science*, 13 (4): 457–460.

- Grime J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequence. — *Journal of Vegetational Science*, 17 (3): 255–260.
- Krestov P.V., Nakamura Y. 2002. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 37 (4): 441–473.
- Krestov P.V., Ermakov N.B., Osipov S.V., Nakamura Y. 2009. Classification and phytogeography of larch forests of Northeast Asia. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 44 (3): 323–363.
- Leng X., Musters C.J.M., de Snoo G.R. 2010. Spatial variation in ditch bank plant species composition at the regional level: the role of environment and dispersal. — *Journal of Vegetational Science*, 21 (5): 868–875.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory on island biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press. 203 p.
- Mirkin B.M., Ermakov N.B. 2010. The history of Braun-Blanquet approach application and the modern state of syntaxonomy in Russia. — *Braun-Blanquetia*, 46: 47–54.
- Miyawaki A. 2010. Phytosociology in Japan. The past, present and future from the footsteps of one phytosociologist. — *Braun-Blanquetia*, 46: 55–58.
- Onipchenko V.G. 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. English edition by K. Thompson. Zurich: Geobotanisches Institut ETH. 168 s.
- Palmer M. W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. — *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29 (4): 511–530.
- Pausas J.G., Austin M.P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. — *Journal of Vegetational Science*, 12 (2): 153–166.
- Pedrotti F. (ed.). 2010. Centenaire de la phytosociologie. — *Braun-Blanquetia*, 46. 423 p.
- Pignatti S. 2010. Cento anni di Fitosociologia (con un contributo di Vittorio Ingegnoli) — *Braun-Blanquetia*, 46: 9–26.
- Riva de la E.G., Casado M.A., Jiménez M.D. et al. 2011. Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain. — *Journal of Vegetational Science*, 22 (2): 292–302.
- Solometch A., Saitov M., Mirkin B. 1994. *Bibliographia phytosociologica former USSR*. — *Exerpta botanica. Sectio B*, 31 (1): 39–80, (2): 83–90.
- Soomers H., Sarneel J.M., Patberg W. et al. 2011. Factors influencing the seed source and sink functions of a floodplain nature reserve in the Netherlands — *Journal of Vegetational Science*, 22 (3): 445–456.
- Tilman D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. — *Ecology*, 78 (1): 81–92.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F. et al. 1999. The relationship between productivity and species richness. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 257–300.
- Weber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition. — *Journal of Vegetational Science*, 11 (5): 739–768.
- Whittaker R.H. 1962. Classification of natural communities. — *Botanical Review*, 28. 239 p.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ. МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Н.А. Щипанов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН; shchipa@mail.ru

Классификация видов согласно *гипотезе функционального структурирования* (ГФС) видовых популяций рассмотрена в связи с зависимостью видового разнообразия от нарушенности/возмущённости среды. Функциональная структура предполагает оценку способности вида сформировать группировку с одной из двух альтернативных функций: 1) «репарация», т. е. обеспечение быстрой реколонизации; 2) «контроль», т. е. обеспечение локального самоограничения популяционной плотности. Функция репарации включает создание «запаса» особей, обеспечивающих быстрое заполнение депопулированного пространства. Такой запас возникает за счёт избыточного (независимого от плотности) размножения в локальной группировке. Функции «репарация» и «контроль» пространственно несовместимы и рассмотрены как альтернативные. Основным критерием реализации функции является относительное время восстановления населения на локально депопулированном участке. В качестве индикаторов функции предлагаются следующие демографические характеристики: паттерн нерезидентного населения, текучесть осёдлого состава, доля нерезидентного населения. По способности формировать демографические единицы с обозначенными функций выделены три группы видов: 1-я группа — способные обеспечить обе функции, 2-я группа — способные только к репарации, 3-я группа — способные только к локальному контролю. Группа 1 разделяется на подгруппу 1a (немедленное изменение функции в ответ на воздействие) и подгруппу 1b (изменение функции, отложенное за счёт изменения баланса генотипов). Рассмотрен гипотетический сценарий эволюции типов функциональной структуры, согласно которому виды групп 1a и 1b образуют отдельные эволюционные циклы. Обсуждается возможность использования классификации видов по типу ГФС для объяснения/прогноза формы зависимости разнообразия от уровня нарушенности/возмущённости среды. Сочетание видов из разных групп в составе сообщества влияет на форму кривой «разнообразие-нарушенность» так же, как сила r - и

K -отбора в стохастической модели. ГФС предлагает строгий критерий дискриминации функций и позволяет объяснить различное соотношение r - и K -отбора, определяющего форму кривой, присутствием в сообществе видов из разных функциональных групп. Кроме того, специфика миграционных процессов у видов из разных групп позволяет ожидать различное внутривидовое разнообразие и разное иерархическое структурирование вида.

FUNCTIONAL STRUCTURE OF POPULATION AND SPECIES DIVERSITY. SMALL MAMMALS

Nikolay A. Shchipanov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences; shchipa@mail.ru

A classification of species according to the *hypothesis of functional structuring* (HFS) of their populations with respect to dependence of the species diversity on the environment diversity-disturbance relationship is considered. Functional structure presumes an estimation of ability of a species to produce demographic units with one of two alternative functions: 1) “reparation”, i. e. assurance of recolonization by immigration, 2) “control”, i. e. self-limitation of local population density. The reparation function implies production of a “population reserve” providing high rate recovery. Such a reserve results from a redundant density-independent population reproduction. Since the functions of “reparation” and “control” are mutually incompatible spatially, they should be considered as alternatives. Relative recovery time serves as a principal criterion for the function achievement. The following demographic patterns are suggested as function indicators: pattern of nonresident inhabitants, variability of personal composition of local groups, and proportion of non-resident individuals in local populations. Three species groups are distinguished according to their ability to produce demographic units with the above functions: 1) species able to produce subunits with both functions, 2) species able solely to the “reparation”, 3) species able solely to the “control”. Group 1 is divided into two subgroups: 1a) characterized by reparation as an immediate reaction to any disturbance, and 1b) in which reparation is delayed and mediated by dynamic balance of the genotypes. An evolutionary scenario for different types of functional structure is hypothesized according to which species of 1a and 1b subgroups could produce distinct evolutionary cycles. A possibility of application of the species classification according to their HFS to an explanation of the shape of the diversity-disturbance relationship is discussed. A combination of species of different HFS groups in a community impacts on the shape of diversity-disturbance relationship curve similarly to differences in the strength of r - and K -selection in the stochastic model. The HFS suggests a strong criterion of discrimination between those functions and allows to explain different relation of r - and

K-selection impacting the curve shapes in question by differences in proportion of the species of different groups in a local community. Besides, specifics of the dispersal rates and demographic patterns in the species belonging to different HFS groups presumes different within-species diversity and various hierarchical population structuring.

1. Введение

Формирование и поддержание биологического разнообразия является результатом экологических процессов, протекающих на всех уровнях интеграции живой материи. Разнообразие связано и со стационарными характеристиками среды, и с динамическими процессами (Chesson, 2000). При этом уровень нарушений стационарного состояния системы рассматривается как ключевой фактор, определяющий и обилие, и разнообразие (Mackey, Currie, 2001; Roxburgh et al., 2004; Bohn et al., 2014). Наибольшее биологическое разнообразие, часто наблюдаемое в сообществах растений, подвергающихся умеренному нарушению, позволило сформулировать гипотезу IDH (Intermediate Disturbance Hypothesis) (Grime, 1973; Cornell, 1978; Mackey, Currie, 2001; Johst, Nuth, 2005). Гипотеза IDH предполагает, что максимальное разнообразие всегда будет достигаться при среднем уровне возмущений. Кривая зависимости разнообразия от нарушенности имеет один пик и всегда будет колоколообразной (Roxburgh et al., 2004). Большие уровни нарушения системы требуют быстрой реколонизации и исключают медленно восстанавливающиеся виды. При слабом возмущении конкурентоспособные виды, хорошо адаптированные к локальным условиям, вытесняют менее приспособленные виды (Shea et al., 2004). Однако ряд эмпирических исследований показывает, что ожидаемая унимодальная кривая образуется не всегда (Mackey, Currie, 2001).

Уровни разнообразия зависят от скорости, типа и взаимного расположения разных сукцессионных стадий в пространстве — от «эффекта соседства» (Johst, Nuth, 2005). Зависимость динамичности/нарушенности среды и разнообразия может быть положительной, отрицательной, двугорбой, или достоверная связь не наблюдается. Такие отклонения объясняют компромиссом (trade-off) между конкуренцией и колонизацией (Cadotte, 2007). Форма зависимости может быть связана с уровнем продуктивности. Унимодальная кривая образуется при среднем её уровне продуктивности, при высокой продуктивности уровень разнообразия с увеличением возмущенности системы растёт, а при низкой падает (Rosenzweig, Abramsky, 1993; Kadmon, Benjamini, 2006).

Разнообразие и продуктивность не являются независимыми переменными, они связаны со стационарными и динамическими характеристиками среды, а также с собственными характеристиками видов, составляющих сообщество. Поэтому, по мнению Фокса, они не могут быть проанализированы как переменные, влияющие на форму кривой, и от тестирования IDH следовало бы отказаться (Fox, 2012). Типы зависимости разнообразия от динамики среды могут быть рассмотрены в стохастических моделях, в которых различные варианты динамичности среды и характеристики видов независимы. В частности, показано, что соотношение силы r - и K -отбора может формировать кривые различной формы (Bohn et al., 2014). Предполагается, что сильное давление

r - отбора способствует выживанию «колонизаторов», а сильное давление K -отбора — выживанию «хороших конкурентов» (Bohn et al., 2014).

Хотелось бы подчеркнуть, что во всех случаях, когда речь идёт о связи разнообразия и уровня возмущения системы, авторы явно или скрыто анализируют способности видов к колонизации свободного/освободившегося пространства. Именно способностью вида к реколонизации депопулированного пространства определяется возможность выживания в динамичной среде. Однако сила r - или K -отбора сама по себе не определяет склонность вида к колонизации. Замечу, что интерес к этой теоретической платформе в значительной степени утратился в связи с трудностью строгой оценки динамичности среды, определяющей действие r - или K -отбора, а также в связи с излишне упрощённым пониманием действия отбора: реакция может зависеть не только от внешних факторов, но и от специфики популяционной регуляции (Stearns, 1976, 1992). Невозможно объяснить эволюцию специфики жизненной стратегии вида простым действием плотностно-зависимого отбора (Wilbur et al., 1974). Хотя основные принципы r - K -анализа сохраняют свою ценность как инструмент изучения плотностно-зависимых популяционных процессов (Reznik et al., 2002), их понимание в значительной степени отличается от понимания эволюционных стратегий в интерпретации Пианки (Pianka, 1970, 1978).

Оценка способности вида к реколонизации депопулированного пространства важна для понимания связи уровня биологического разнообразия с динамичностью/нарушенностью среды. Как и другие черты жизненной стратегии вида, эффективность колонизации в значительной

степени определяется сочетанием многих черт биологии. Каждая из черт может значительно варьировать, а их комбинированное действие слабо предсказуемо. Поэтому способность к реколонизации удобнее рассматривать как функцию, являющуюся результатом компромисса различных особенностей биологии вида (Щипанов, 1995).

Ранее, анализируя темпы восстановления численности после истребительных мероприятий, я предложил *гипотезу функционального структурирования* (ГФС) популяции (Щипанов, 1995). ГФС подразумевает типизацию вариантов популяционных ответов, основанную на способности видов обеспечить быстрое восстановление на депопулированных участках и/или самоограничение локальной плотности. Способность вида к формированию демографических единиц, обеспечивающих реализацию одной из этих функций, дало возможность объединить виды мелких млекопитающих в несколько групп, различающихся по особенностям популяционной реакции. Эти исследования имели прикладную направленность. В частности, принадлежность вида к определённой функциональной группе позволяет ожидать отсутствие продолжительного эффекта дератизации и парадоксальный эффект при «профилактической дератизации», связанный с изменением демографического паттерна вследствие воздействия (Щипанов, 2001, 2002а). Поскольку типизация по принципу функционирования популяции в условиях экстремальных воздействий прогнозирует способность видов к быстрой реколонизации, она может оказаться полезной для понимания связи разнообразия с уровнями нарушения/возмущённости среды. Другой точкой соприкосновения ГФС с анализом биологического

разнообразия является возможная связь внутривидового структурирования с типами функционального ответа видов, так как типизация связана с оценкой миграционных процессов. Это побудило меня обратиться к ГФС с точки зрения формирования биологического разнообразия.

В настоящей публикации я предполагаю вкратце рассмотреть концепции, базовые для классифицирования видов по типам функциональной структуры популяций. Дать обоснование группирования видов по типу функциональной структуры популяций. Определить строгие критерии динамичности среды используемые в ГФС. На примере мелких млекопитающих рассмотреть виды в среде с различной динамикой. Попытаться представить возможный сценарий эволюции типов функциональной структуры. Рассмотреть предполагаемые скорости эволюции и ожидаемое иерархическое (популяционное) структурирование видов с разными типами функциональной структуры.

Прежде чем перейти к дальнейшему изложению, следует остановиться на ограничениях, в рамках которых делаются построения. Богатство локальной фауны прежде всего определяется возможностью сосуществования сходных по требованиям к среде видов. Этот аспект давно и успешно анализируют в рамках теории плотностно-зависимого выбора местообитаний (Reisenzweig, 1981). Сосуществование видов может быть следствием особенностей использования пространства, биотических и абиотических свойств местообитаний (Reisenzweig, 1991). ГФС сфокусирована лишь на внутривидовых процессах и не рассматривает всех перечисленных аспектов. Возмущение системы проанализировано с точки зрения краткосрочной популяционной реакции и не затрагивает варианты долгосрочных

изменений ёмкости среды. В качестве возмущающих факторов рассматриваются воздействия, прямо снижающие численность видов, но не изменяющие свойства местообитаний. Говоря о депопуляции территории, я подразумеваю, что плотность локального населения понизилась настолько, что восстановление за счёт размножения выживших особей не может быть обеспечено. Восстановление понимается как процесс возврата популяции к её состоянию до воздействия. ГФС не предполагает построения изодар как способа анализа изменения плотности в градиенте ёмкости и качества среды (см. Morris, 1988) и рассматривает лишь принципиальную способность вида выживать в среде с различной динамикой. Взаимодействие видов с разной функциональной структурой в сообществе, в зависимости от характеристик среды, представляет самостоятельную проблему, которая выходит за рамки настоящей публикации. Гетерогенность среды, влияющая на плотностно-зависимый выбор местообитаний (см. Shenbrot, 2014), в настоящем исследовании также не рассматривается. Для ГФС принципиально лишь насыщение локальной группировки до допустимой ёмкости местообитания независимо от уровня ёмкости: в этом смысле условия среды можно рассматривать как «выровненные». В своём анализе я допускаю, что среда достаточно однородна, если дистанции расселения позволяют преодолевать расстояния между потенциально пригодными участками и не требуют возникновения промежуточных поселений. Примеры, приводимые в тексте, преследуют цель показать, что предполагаемые популяционные реакции определённого типа могут осуществляться в принципе, но не служат для подтверждения или опровержения гипотезы.

2. Базовые концепции

ГФС является результатом обобщения ряда теоретических положений, без предварительного рассмотрения которых невозможны дальнейшие рассуждения.

r- и K-отбор. Типы отбора получили название в соответствии с коэффициентами логистического уравнения, описывающего скорость роста популяции в зависимости от уровня плотности. При приближении к порогу насыщения K коэффициент прироста r уменьшается на величину $(1 - N/K)$, где N — достигнутая к этому моменту численность. При достижении порога прирост становится нулевым. Если на популяцию постоянно действуют факторы, понижающие её численность, прирост определяется только коэффициентом r , т. к. численность постоянно находится далеко от предела K (Pianka, 1970, 1978). Ближе к порогу K популяция начинает испытывать влияние собственной плотности, которая действует как фактор отбора. Таким образом, K -отбор является плотностно-зависимым, в отличие от плотностно-независимого r -отбора (Boyce, 1984; Mueller, 1997; Reznick et al., 2002).

Следует заметить, что интерпретация Пианки (Pianka, 1970, 1978) отличается от исходной идеи МакАртура и Вильсона (MacArthur, Wilson, 1967), которые предполагали, что приспособленность вида связана с различными особенностями биологии, формирующимися под действием отбора, зависимо от собственной плотности вида. Пианка предлагает рассматривать относительную склонность вида, находящегося под действием r - или K -отбора, к одной из одноимённых (r или K) эволюционных стратегий. Исходя из предполагаемой альтернативности отбираемых биологических характери-

стик, r - и K -отбор представляет полярные состояния одного континуума. При этом противопоставляются быстрое и медленное развитие, раннее и позднее созревание, размеры тела, однократное и многократное размножение (Pianka, 1970). Наиболее распространено взаимное r - vs. K - сопоставление сравниваемых видов по массе тела. Предположительно, большая масса тела связана с большей предсказуемостью условий, меньшей чувствительностью к средовым аномалиям, большей продолжительностью развития и, соответственно, с меньшим репродуктивным потенциалом. Это считается признаками K -стратегии (Pianka, 1970).

Критика теории r - K отбора связана с упрощённым представлением о возможности выявления эволюционной стратегии видов. Один и тот же вид может подвергаться различному действию отбора в различных местообитаниях. У серых полёвок (*Microtus*), например, действие r - или K -отбора зависит от условий, в которых обитает конкретная популяция (Tamarin, 1978). У колумбийских земляных белок (*Urocitellus columbianus*) также обнаружено различие в стратегиях, связанное с обитанием на разных территориях (Dobson, Murie, 1987). В результате накопившихся противоречий, теория r - K -отбора, доминировавшая в экологии на протяжении 1970-х – 1990-х гг., к 2000-м гг. в значительной степени утратила свою популярность. В настоящее время «попытки тестировать r - K -стратегии [видов] или использовать [эту] теорию для интерпретации результатов эмпирических исследований будут восприниматься как архаичные и наивные» (Reznick et al., 2002, с. 1509). «Противоречивость ряда положений r - K -парадигмы на время затмило потенциальную важность влияния собственной плотности, ограниченности

ресурса и динамичности среды как факторов отбора» (Reznik et al., 2002, с. 1518).

Однако несмотря на то, что акцент исследований эволюции специфических черт биологии вида сместился, плотностно-зависимая регуляция, опосредованная доступностью ресурса и флуктуациями среды, по-прежнему остаётся важной составляющей эколого-эволюционных исследований. Включение в модели фактора зависимости от собственной популяционной плотности, анализируемой в терминах *r*- и *K*-отбора, позволяет предсказывать и объяснять эффекты, которые не вытекают из моделей, учитывающих лишь внешнее воздействие (Reznik et al., 2002).

Физиологическая реакция на плотность. Гипотеза «популяционного гомеостаза» (Шилов, 1967, 1977), широко обсуждавшаяся в отечественной литературе в конце 1970-х – 1990-х гг. и почти неизвестная для зарубежной аудитории, в последнее время незаслуженно ускользает от внимания исследователей. По мнению И.А. Шилова, поддержание оптимальной численности так же важно для популяции, как гомеостаз внутренней среды для организма. Избыток или недостаток особей могут привести к краху популяции: избыток опасен потенциальным подрывом жизненно важного ресурса, недостаток может привести к катастрофе вследствие случайных колебаний условий среды.

Реальность вымирания вследствие недостаточной численности показана в исследованиях, посвящённых минимальной жизнеспособной популяции (Gilpin, Soule, 1986). С другой стороны, можно привести примеры, когда переэксплуатация ресурса также приводит к краху популяции. Так, землеройки-бурозубки (*Sorex*) переживают зиму, используя продукцию (беспозвоночных), накопленную в среде летом. Если в зимовку уйдёт из-

быточная по плотности популяция, кормов не хватит всем, т. к. специфическое территориальное поведение у зверьков отсутствует (Олейниченко, 2007). В этом случае крах популяции будет, как представляется, неизбежным. По-видимому, похожие ситуации можно представить и у мелких грызунов, запасы кормов у которых возобновляются сезонно.

Поддержание оптимальной плотности популяции, как биологической системы, подразумевает наличие обратной связи темпов размножения от достигнутого уровня плотности. В качестве такой обратной связи Шилов (1967) предлагает гипофизо-адреналовую регуляцию репродукции. В серии исследований на домовых мышах (*Mus musculus*) и крысах (*Rattus*) было показано, что гипофизо-адреналовая реакция опосредует снижение темпов размножения при росте численности населения (Christian, 1950, 1955, 1970; Christian, Davis, 1964; Шилов, 1984). Было показано, что размножение домовых мышей блокируется при насыщении изолированной колонии (Crowcroft 1953; Crowcroft, Rowe, 1957). Шилов (1967) предположил, что высокая частота взаимодействия со знакомыми особями в привычной части пространства является сигналом насыщения популяции и приводит к запуску механизма гипофизо-адреналовой регуляции размножения. Эта идея подтверждается ссылкой на работы Петрусевича (Petrusiewicz, 1960a,b, 1963), который обнаружил, что репродукция у домовых мышей возобновляется после любых, в том числе и не связанных со снижением плотности, нарушений пространственной структуры группировок.

Очевидно, что различные виды имеют различную пространственную структуру. Так, для домовых мышей в идеальных условиях характерна территориально-ие-

рархическая структура (Кроукрофт, 1970), а для лесных мышей (*Sylvaemus uralensis*) — групповая защита территории (Смирин, 1977); но и у лесных мышей в стабильной колонии возникает блок размножения (Щипанов и др., 1997). И.А. Шилов считал, что у видов эволюционно формируется специфическая система пространственных и поведенческих взаимоотношений — «пространственно-этологическая структура». Стабилизация специфической для вида пространственно-этологической структуры является неперенным условием восприятия собственной плотности и, следовательно, необходима для реализации балансировки численности по принципу популяционного гомеостаза. Ключевым для реализации обратной связи по гипофизо-адреналовому механизму является стабилизация пространственных взаимоотношений в группе (Шилов, 1977).

Плотностно-зависимая селекция. Гипотеза Д. Читти (Chitty, 1958, 1960, 1967) предложена для объяснения циклических изменений популяционной плотности. Согласно Читти, популяция представляет пул генотипов, которые адаптированы к разной плотности: есть «попкорные» (*docile*) особи с высоким репродуктивным потенциалом и «агрессоры» с низким репродуктивным потенциалом. Количество «агрессоров» возрастает при подъеме численности, они препятствуют выживанию и репродукции «попкорных» генотипов. Увеличение числа «агрессоров» с пониженным репродуктивным потенциалом постепенно ведет к демографическому провалу, спаду темпов возобновления и повышенной смертности агрессоров на всем популяционном пространстве. Вслед за популяционным крахом единичные выжившие «попкорные» особи получают временное преимущество и благодаря большому репродуктивному потенциалу

заполняют пространство. При дальнейшем подъеме численности «агрессоры» вновь вытесняют «попкорных» и цикл повторяется. В результате численность популяции регулируется в колебательном режиме соотношением альтернативных генотипов. Периодические изменения частоты наследуемых генетических маркеров (альбуминов и трансферринов) действительно были найдены у полёвок р. *Microtus* (Krebs, Myers, 1974). Однако проверка гипотезы сложна и её всеобъемлющее тестирование в «поле» проведено не было (Krebs, 1978).

Гипотеза Читти опирается на результаты наблюдений за серыми полёвками (*Microtus*) (Chitty, 1960) и вряд ли в «чистом виде» может быть применена к широкому кругу видов. Но независимо от того, реализуется ли гипотеза Читти в природных популяциях или нет, идеи Читти существенным образом повлияли на представление о плотностно-зависимом отборе генетически наследуемых особенностей биологии индивидов (Stenseth, 1981). Можно привести примеры различных наследуемых черт жизненной стратегии вида. Так, например, у домового мыши из природных популяций селективированы высоко и низко агрессивные линии (Geert et al., 1994). При этом различия в агрессивности связаны с псевдоаутосомальным (YPAK) и непсевдоаутосомальными (YN-PAR) участками Y-хромосомы (Sluyter et al., 1996). Поведение мышей этих линий различно: в тестах они проявляют разный уровень настороженности (Hogg et al., 2000). Показано, что у человека наследование ряда особенностей социального поведения связано с репродуктивным потенциалом (Goldsmith, 1983; Rushton 1985; Rushton et al., 1986).

Идея плотностно-зависимого отбора различных генотипов в том или ином виде

рассматривается разными исследователями. В моделях, основанных на плотностно-зависимой приспособленности особей, сила колебаний со временем затухает при отсутствии внешних воздействий, но даже при достаточно редких воздействиях динамическое соотношение генотипов способно порождать популяционные циклы (Schaffer, Tamarin, 1973; Stenseth, 1978; Gaines et al., 1979). Стёрнс (Stearns, 1977) предполагал возможность селекции особей с ранним созреванием и ранним расселением при увеличении смертности взрослых особей («bet-hedging hypothesis»). Моделирование плотностно-зависимого отбора генотипов, основанное на разновозрастной дисперсии, показывает, что циклический отбор альтернативных генотипов производит эффект, соответствующий тому, что мы называем популяционными циклами (Morris, 1984). Моррис рассматривает гипотезу Читти как частный случай и предполагает, что «эволюция особенностей биологии видов, в ответ на демографическую ситуацию, может выполнять функцию авторегуляции популяционной численности у широкого круга видов» (Morris, 1984, p. 8).

Хорошей иллюстрацией к сказанному является водяная полёвка (*Arvicola amphibius*). Цвет меха у неё связан с наследуемой стресс-реактивностью, агрессивностью и скоростью созревания самок. Чёрные и коричневые особи гомозиготны, бурые гетерозиготны. Бурые особи взрослеют раньше, чем коричневые, раньше расселяются и раньше начинают размножаться. Частота особей разного цвета меняется в ходе цикла, причём частота коричневых особей максимальна в пиковые годы, в то время как чёрные и бурые преобладают на фазах спада и депрессии (Евсиков, Мошкин, 1995).

3. Гипотеза функционального структурирования популяции

Скорость восстановления как компромисс специфических черт жизненной стратегии вида. Скорость восстановления — основная характеристика способности населения реагировать на внешние негативные воздействия, связанные с депопуляцией территории. Восстановление может занимать от нескольких недель до нескольких месяцев и даже лет независимо от того, был ли это контроль численности или природная катастрофа (Шилова, 1993; Щипанов, 2000; Shilova, Thchabovskii, 2009; Hein, Jacob, 2014). Исследования способности видов к реколонизации депопулированного пространства в естественной среде в значительной степени осложняются скудостью имеющихся данных. Наблюдения катастрофических явлений, приводящих к депопуляции, в природе довольно редки, лишь в уникальных случаях на таких участках проводили предварительные наблюдения. Вместе с тем, довольно большой и хорошо документированный материал, описывающий способности вида к реколонизации, был получен в результате мероприятий по контролю мелких млекопитающих (Шилова, 1993; Shilova, Thchabovsky, 2009; Hein, Jacob, 2014). Эксперименты по контролю численности позволяют увидеть «механизмы компенсации и устойчивого функционирования популяции при острых непредсказуемых воздействиях» (Shilova, Thchabovsky, 2009, p. 88).

В качестве основных факторов, влияющих на продолжительность восстановления, рассматривают масштаб воздействия, репродуктивный потенциал, социальные взаимодействия и особенности использования пространства (Shilova, Thchabovskii, 2009; Hein, Jacob, 2014). Каждый из пере-

численных факторов может быть связан с темпами восстановления, однако зависимость имеет различный характер, при этом во всех случаях различия в характере и силе связи опосредованы биологическими особенностями вида. Так, масштаб воздействий, вызывающих длительное снижение численности, зависит и от распределения воздействия в пространстве, и от специфики биологии вида. На выборочно обработанной фосфидом цинка территории луговые собачки (*Synotus ludovicianus*) восстанавливались в течение одного года, но после сплошной обработки на восстановление уходило до пяти лет (Knowles, 1986). Восстановление во всех случаях происходило за счёт вселения, однако если локальная популяция вымирала полностью, на восстановление требовалось дополнительно не менее одного года (Knowles, 1986). Обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis*) восстанавливала свою численность после масштабного наводнения в течение двух лет (Jacob, 2003), но локальные истребительные мероприятия вызвали снижение численности лишь на несколько недель (Namar, Tuta, 1971).

В.Н. Беклемишев (1960) обращал внимание на то, что контрольные мероприятия против насекомых эффективны, если они охватывают всю совокупность взаимодействующих локальных групп населения — «функциональную единицу вида»: в этом случае можно получить долгосрочный эффект. Таковую общность взаимодействующих групп населения (субпопуляций) Беклемишев назвал «независимой популяцией», полагая, что численность в ней определяется соотношением рождаемости и смертности, в то время как в субпопуляциях в основном балансом иммиграции-эмиграции. Если равное по силе воздействие охватывает части разных «функциональных единиц», а не «незави-

симумую популяцию» целиком, восстановление будет происходить быстро. Эффект зависит не только от размеров, но и от расположения обрабатываемого участка относительно «независимой» популяции. Таким образом, при равном масштабе обработок предсказать продолжительность эффекта можно только, зная топографию взаимосвязей локальных группировок.

По-видимому, это справедливо и для мелких млекопитающих. По нашим данным, при обработке фосфидом цинка на зерновой приманке обширного участка (около 10 га) внутри большой колонии общественных полёвок (*Microtus socialis*) восстановление численности заняло около месяца. После обработки отдельного поселения площадью менее 1 га восстановление продолжалось более года (Щипанов и др., 1989; Щипанов, Касаткин, 1996).

Значимые масштабы воздействия невозможно определить априори, исходя из возможностей локомоции и репродуктивного потенциала вида. Так, монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus*), после истребительных мероприятий на площади около 10 га, заселила освободившееся пространство в течение двух недель и восстановила численность уже через месяц (Орленев, Переладов, 1981). Сходная с ней по размерам и продуктивности полуденная песчанка при депопуляции участка площадью 1 га восстанавливалась в течение 4-х, а менее 0.1 га — в течение 8 месяцев (Попов и др., 1989). Таким образом, линейная зависимость времени восстановления от пространственного масштаба нарушений не прослеживается. Значимость масштаба воздействия для вида опосредована особенностями использования пространства резидентами, характером социальных взаимодействий, особенностями нерезидентной активно-

сти, способностью и мотивированностью зверьков к дальним перемещениям.

Особенности пространственного распределения сами по себе также не могут являться критерием для прогноза скорости восстановления. Полуденная песчанка (*Meriones meridianus*) на заросших бурьянистой растительностью прикошарных валах образует поселения с налегающими один на другой участками самок, однако восстановление депопулированного пространства в таких поселениях и в поселениях с изолированными участками не различается (Попов и др., 1989). Дело в том, что у полуденной песчанки использование территории на валах основано на тех же социальных отношениях, что и в закреплённых песках: самки привязаны к участку, но избегают прямых контактов (Шилова и др., 1983). В целом этот вид рассматривается как слабо социальный по сравнению с социально зависимой монгольской песчанкой (Попов, Чабовский, 1995). Это позволило предполагать положительную связь скорости восстановления с социальной зависимостью видов (Попов, Чабовский, 1995; Tchabovski, 2009).

Действительно, восприятие социального окружения представляется важным условием для начала восстановления: значимость нарушения больше для социально-зависимого вида. Однако существуют исключения. Так, ведущий одиночный образ жизни серый хомячок (*Cricetulus migratorius*) восстанавливается быстро (Щипанов, 2000, 2001). В отличие от полуденной песчанки этот вид не сохраняет верности участку, который используется лишь кратковременно, часто оседлы лишь самки в период выкармливания (Щипанов и др., 1989). Малая бурозубка (*Sorex minutus*) — социально индифферентный вид (Калинин, Щипанов, 2003) и поддер-

живает постоянную заселённость территории за счёт случайного рассеивания на большом пространстве (Shchirpanov et al., 2005). Напротив, колониальный серый сурок (*Marmota baibacina*), известный как социальный вид, восстанавливает численность после обработок в течение нескольких лет, причём маленькая скорость восстановления определяется именно его социальной зависимостью. После обработок сурки перераспределяются в пространстве, образуют новые колонии и лишь во вновь устоявшемся социальном окружении начинают размножаться (Поле и др., 1991). Таким образом, скорость восстановления не обнаруживает прямой связи с социальным поведением: ход восстановления может быть модифицирован различиями в мотивации вида к переселению.

Хайн и Джекоб (Hein, Jacob, 2014) полагают, что скорость восстановления может коррелировать с положением вида в континууме *r-K*-стратегии, априори предполагая, что *r*-стратеги производят больше потенциальных иммигрантов. В цитируемой работе авторы (Hein, Jacob, 2014) со ссылкой на Пианку (Pianka, 1978) в качестве критерия используют массу тела, но обнаруживают лишь тенденцию к корреляции. Отсутствие достоверной связи определяется значительными различиями темпов восстановления у видов со сходной массой тела. Так, примерно равные по массе полуденная и монгольская песчанки показывают принципиально разные скорости восстановления.

У ряда видов скорость восстановления зависит от фазы популяционного цикла, на которой происходило воздействие. Полёвка-экономка (*Microtus oeconomus*) на Чукотке в некоторые годы, при относительно низкой плотности, практически моментально замещала изъятых особей,

поэтому в ходе долгосрочного отлова с изъятием не удавалось заметно понизить её численность. На других фазах цикла участки, с которых полёвки были изъятые, оставались незаселёнными в течение всего лета (около двух месяцев) несмотря на высокую плотность полёвок в примыкающих поселениях (Щипанов, Касаткин, 1992; Щипанов, 2001). Поскольку свойства среды, где проводилось изъятие, не изменялись, этот эффект не соответствует ожиданию, следующему из теории плотностно-зависимого выбора местообитаний: согласно последней, следовало бы ожидать заполнения местообитания, в котором численность была высока до изъятия (Reisenzweig, 1981). Однако наблюдавшееся отсутствие заселения освобождённых участков, при высокой плотности примыкающих группировок, хорошо согласуется с гипотезой флуктуации наследуемой толерантности к конспецификам и склонности к расселению (Chitty, 1967). С другой стороны, по нашим наблюдениям на западной Чукотке, полёвка-экономка, красная полёвка (*Myodes rutilus*) и сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*) в годы более равномерного рассеивания (возрастание численности) снижали плотность в благоприятных для этих видов местообитаниях (Щипанов и др., 1990; Щипанов, 2000). Такое распределение вполне соответствует теории плотностно-зависимого выбора местообитаний.

Таким образом, прогноз скорости восстановления при локальных воздействиях, не связанных с изменением свойств местообитания, требует знания разнообразных особенностей биологии, причём именно того вида, на которого это воздействие направлено. Различная комбинация одних и тех же черт биологии может кардинально изменить скорость и силу реакции популяции. Очевидно, что

универсальный механизм популяционной реакции на внешнее повреждающее воздействие не может быть обнаружен на основе анализа отдельных специфических черт жизненной стратегии. Одна и та же отдельно взятая черта может наблюдаться у видов и с быстрой, и с медленной реколонизацией территории.

Контроль локальной плотности и обеспечение реколонизации как альтернативные функции. Критерий и индикаторы функций. Классификация явления удобна, если она основана на альтернативных признаках. Можно представить себе две альтернативные функции, связанные с реакцией популяции на динамичность среды. По сути, эти функции следуют из идеи МакАртура и Вильсона (MacArthur, Wilson, 1967): при насыщении жизненного пространства собственная плотность начинает действовать как фактор отбора. В этих условиях становится выгодным ограничение темпов прироста при плотности, близкой к насыщению, — самоограничение темпов прироста. Такое самоограничение можно рассматривать как функцию населения; в дальнейшем я буду называть эту функцию «контроль». Если же вид находится под постоянной угрозой локального истребления, он должен продуцировать некоторый избыток особей — «популяционный резерв» для заполнения депопулированного пространства. Продуцирование «популяционного резерва» предполагает сохранения темпов размножения после насыщения локальных группировок, т. е. пространственно несовместимо с функцией «контроль». Я рассматриваю такое плотностно-независимое размножение как функцию «репарации» — альтернативу функции «контроля».

Проявление функции «репарация» можно ожидать в экспериментах по ис-

кусственному снижению численности. Поскольку репарация происходит за счёт заполнения опустевшего пространства иммигрантами, может показаться, что репарирующие структуры довольно легко обнаружить. На самом деле практически во всех случаях реколонизация так или иначе связана с иммиграцией (Hein, Jacob, 2014). Однако можно ожидать, что если заполнение пустот основано на наличии популяционного резерва, реколонизация пройдёт быстрее, чем за счёт размножения и последующего расселения. Если восстановление занимает годы, как например у луговых собачек (Knowles, 1986), очевидно, что в действительности темпы реколонизации определяются размножением. Для анализа функциональной структуры вида необходимо установить строгие критерии выделения «контролирующих» и «репарирующих» субъединиц. Таким критерием может быть скорость заполнения пространства, если строго разграничить «быстрое» и «медленное» восстановление

Я использовал в качестве строгого критерия относительное время, считая восстановления «быстрым», если его время, отнесённое к суммарной продолжительности беременности и выкармливания выводка, было меньше единицы. Если это время было больше единицы, восстановление рассматривалось как «медленное». «Быстрое» восстановление обеспечивают демографические единицы с функцией «репарация», а «медленное» — с функцией «контроль». Вместе с тем, критерий относительного времени реколонизации ограничен в практическом применении. Выявление относительного времени восстановления требует проведения экспериментов, связанных с изъятием особей, что неприемлемо для многих видов. Это побудило меня рассмотреть некоторые

демографические характеристики, которые совпадают с одной из альтернативных функций, для тех случаев, когда функция определена по критерию скорости восстановления в эксперименте или, по счастливой случайности, в природе. Всего удалось использовать данные по 14 видам (50 наблюдений). Эти случаи были рассмотрены ранее в ряде публикаций (Щипанов, 1995, 2000, 2002б). Объём и разнородность материала не позволяют провести статистический анализ соответствия функции и демографии. Выбор демографических индикаторов основан на предположениях, вытекающих из рассмотренных выше гипотез. Ниже я постараюсь обосновать выбор этих демографических характеристик, проиллюстрировав рассуждения несколькими примерами.

С точки зрения скорости реколонизации важен демографический паттерн иммигрантов. Иммигранты не только заполняют образовавшиеся пустоты, но и способны ускорить реабилитацию локальной популяции за счёт интенсивной репродукции взрослых особей (Getz et al., 2005). Действительно, во всех случаях, когда наблюдалось быстрое восстановление, среди вселенцев присутствовали взрослые самки, из которых часть находилась на последних стадиях беременности (Щипанов, 1995, 2000). Присутствие взрослых, тем более беременных самок среди нерезидентного населения выглядит по меньшей мере бессмысленным, если не вредным с точки зрения индивидуальной приспособленности. Наиболее «расселяющимся» (dispersive) полом являются самцы (Greenwood, 1983), а гипотеза приспособленности резидентов (Resident Fitness Hypothesis, RFH) предполагает, что индивидуальным отбором поддерживается оседлость самок (Anderson, 1989). Однако RFH допускает

ситуации, когда взрослым самкам выгоднее покинуть свой участок — например, в поисках ограниченно доступного по времени ресурса. Согласно RFH, переселение определяется конфликтом мотиваций: одни и те же черты биологии могут мотивировать животное в одной ситуации занять, а другой — покинуть свой участок. У мелких млекопитающих несмещённое расселение, т. е. случаи, когда выборка нерезидентов по демографическому составу не отличается от выборки из оседлого населения, не является исключительным событием (Lidicker, 1975, 1985). Как минимум, у четырёх видов серых полёвок среди иммигрантов при колонизации территории отмечены беременные самки (Lidicker, 1985). С использованием бипарентальных генетических маркеров смещение пропорции «расселенцев» в сторону самок было обнаружено у обыкновенной бурозубки (Goudet et al., 2002; Fivaz et al., 2003).

Появление мотивации к перемещению трудно предсказуемо, т. к. она может порождаться множеством проксимальных механизмов (Dobson, Jones, 1985). Мне кажется, яркую иллюстрацию к сказанному может дать малая белозубка (*Crocodylus suaveolens*). В целом землеройки обладают самым высоким среди наземных млекопитающих уровнем обмена (Taylor, 1999). Но в отличие от бурозубок (*Sorex*), белозубки обладают способностью к временному понижению обмена — торпору. Бурозубки, которые не обладают торпором, вынуждены постоянно кормиться и активны круглосуточно (Churchfield, 1990). Торпор позволяет белозубкам ограничивать свою активность утренним и вечерним пиками. Самое жаркое дневное и самое холодное ночное время суток зверьки проводят в общем гнезде (Щипанов, 1986). Агрессия у малых белозубок

проявляется только во время ловли подвижных жертв, в остальное время зверьки толерантны к конспецификам (Щипанов и др., 1987). В условиях неволи в период сбора в общее гнездо в группу можно было внедрить практически неограниченное количество особей. Белозубки становились агрессивны, когда просыпались и начинали охотиться. Приходящие на «охотничий участок» новые зверьки ещё не начали охотиться. В этот период они ещё не агрессивны и изгоняются охотящимися особями. В природе участки нескольких зверьков (в среднем 6) перекрываются центральными частями и изолированы на периферии, что соответствует распределению, ожидаемому исходя из наблюдений в условиях неволи (Щипанов и др., 1987). На площадку мечения постоянно приходят новые зверьки. Зверьки, пришедшие в конце периода активности, могут внедриться в группу. После начала охоты особи, которые проснулись позже, оказываются лишёнными «охотничьих» территорий. Таким образом, состав нерезидентного населения у этого вида определяется случайной последовательностью просыпания зверьков. Такой механизм, с одной стороны, позволяет поддерживать высокий процент нерезидентного населения, с другой — состав потенциальных иммигрантов соответствует случайной выборке из оседлого населения. Способность к колонизации новых территорий у этого вида может быть проиллюстрирована на примере калмыцких «сенобаз». Гигантские стога длиной до 25 м и высотой около 3 м после постановки полностью заселялись (26–30 особей на стог пресованного сена) за 12–20 дней. Уже через месяц после постановки стога в нём появлялись детеныши белозубок (в отличие от бурозубок, молодняк белозубок легко отличается по непропорционально боль-

шой голове и ногам). Это свидетельствовало о вселении в объект самок на поздних стадиях беременности (Щипанов, 1985).

Демографический паттерн нерезидентного населения не всегда является постоянной характеристикой вида. У некоторых видов паттерн может изменяться периодически или зависеть от ситуации, в которой находится популяция. Выше, касаясь гипотезы Читти, я уже обсуждал межгодовые изменения характеристик нерезидентной составляющей как возможное следствие динамического баланса генотипов в популяции. На Чукотке в те годы, когда наблюдалось интенсивное расселение полёвки-экономки и красной полёвки, локальные группировки характеризовались пониженной плотностью, состав населения на площадке мечения был изменчив. За месяц обновлялось более 10% взрослого населения, в том числе отмечено вселение беременных самок, которые вскоре приносили выводки. В эти годы восстановление на депопулированных участках проходило быстро (Щипанов, 1995).

Связь стабильности состава, размножения и дисперсии известно у прерийной полёвки (*Microtus ochrogaster*). У этого вида возможно формирование группировок с разной социальной организацией (Getz et al., 2005). Коммунальные группы характеризуются определённой структурой и стабильностью состава. Размножение в «коммунальных группах» ограничено за счёт исключения из размножения части взрослых особей. Формирование таких групп основано на высоком уровне филопатрии, в том числе и молодых особей. Иной тип социальных групп у этого вида представлен одиночными парами. Около 24% взрослых самок нерезидентны и оседают после неопределённых по направлению и дистанции перемещений. В

этих группировках и взрослые, и молодые особи менее филопатричны, а состав населения непостоянен. Предположительно заселение депопулированных участков территории происходит за счёт группировок, состоящих из одиночных пар (reproductive units) (Getz et al., 1993, 1994).

Изменение демографических характеристик в связи с условиями формирования группировок удобно проиллюстрировать на примере хорошо и разносторонне изученной домовой мыши. Известно, что расселение в «диких» популяциях домашних мышей происходит на существенно более высоком уровне, чем это наблюдается в комменсальных популяциях (Pocock et al., 2005). В комменсальных популяциях мыши строго территориальны и защищают свой участок даже при экстремальных уровнях плотности (Gray et al., 2000). Свободно живущие в природе мыши не территориальны (Fitzgerald et al., 1981) и их участки в разной степени перекрываются, иногда почти полностью (Triggs, 1991). В Австралии благополучие свободно живущих домашних мышей обеспечивается постоянной колонизацией и быстрой реколонизацией пригодных для вида местообитаний, окраин полей, бурьянов и суходольных тростников (Newsome, 1969; Singleton, 1989). Похожая картина описана у домашних мышей, обитающих в Калмыцкой степи: распределение «диких» мышей в пространстве варьирует, участки могут быть одиночными, перекрываться частично или полностью (Краснов, Хохлова, 1994). Как и в Австралии, выживание «дикой» популяции домашних мышей основано на постоянной реколонизации местообитаний, временно пригодных для выживания, — окраин суходольных тростников вокруг озёр и островков бурьянистой растительности, которые обычно формируются на забро-

шенных кошарах. В любом из этих местобитаний существует непредсказуемый риск гибели: случайные пожары обычны в сухой период, кратковременные наводнения во время сезонных ливней, после которых кайма тростников оказывается залитой. Пятна бурьянистой растительности возникают лишь в летне-осенний период. В результате домовая мышь попадает в ситуацию, когда «станции переживания» в привычном смысле отсутствуют.

В начале 1980-х гг., когда проводились эти наблюдения, заселение пятен бурьяна начиналось сразу после начала бурной весенней вегетации в апреле, а в середине мая мыши уже достигали здесь своей предельной плотности (Щипанов, 1985). Несмотря на то, что колония достигала насыщения вскоре после начала формирования, размножение шло с равной интенсивностью на протяжении всего репродуктивного периода, до октября. Постоянное количество взрослых мышей на наблюдаемых участках поддерживалось за счёт баланса иммиграции-эмиграции. В результате персональный состав взрослой части населения не стабилизировался и в течение месяца обновлялся почти на треть. Только кормящих самок можно было считать связанными с определённым пространством, но и они после выкармливания выводков покинули свои участки. Некоторые из них были зарегистрированы на расстоянии более километра от места мечения. Среди нерезидентных домовых мышей наблюдалось некоторое количество самок, у которых при внешнем осмотре можно было обнаружить беременность. Наблюдения за эстральным циклом позволили установить, что: 1) самки могут эмигрировать с участка сразу после спаривания в начале беременности; 2) доли эстральных самок среди резидентной и нерезидентной части не

различались, таким образом, нерезидентные самки имели такую же возможность спариваться, как и оседлые; 3) некоторые самки покинули участок перед родами и были обнаружены на расстоянии около километра от места первоначальной регистрации (Щипанов, 1985).

Таким образом, репродуктивный потенциал нерезидентного населения в «природе» был достаточно высок для того, чтобы в любом, даже краткосрочно пригодном для оседлого обитания месте формировались демографические единицы с функцией «репарация». Но те же самые мыши, обитая в домах, формировали типичную для вида территориально-иерархическую структуру. Состав колоний был стабилен, а размножение подавлено (Краснов, Хохлова, 1994).

Различия в использовании пространства и структурированности колоний в «природе» и в домах, по-видимому, связаны с различиями в условиях их формирования. Домовые мыши охраняют только освоенную территорию. Для её освоения зверьку необходимо около недели. В открытых стациях поселение формировалось при постоянной иммиграции и зверьки просто не успевали освоить свои участки. Особи, живущие в домах, могли освоить территорию зимой, когда иммиграция практически отсутствует. В результате мыши, живущие в круглогодично благоприятных условиях помещений, могут образовать структурированную группу, которая охраняет свою территорию и минимизирует размножение. Группировки в домах достигают высокой плотности, однако не являются источником нерезидентных мышей, поддерживающих реколонизацию, т. е. реализует лишь функцию «контроль». Таким образом, в Калмыкии существовали группировки с функцией «контроль»

Табл. 1. Некоторые демографические характеристики, соответствующие функциям «контроля» и «репарации».

Table 1. Some demographic features corresponding to the functions of “control” and “reparation”.

Функция Function	Относительное время восстановления <i>Relative time of recovery</i>	Восстановление <i>Assigned recovery rate</i>	Нерезидентов в суточном улове (%) <i>Nonresidents in daily capture (%)</i>	Изменения состава группы за месяц (%) <i>Changes of composition of a group (%)</i>	Демографический паттерн нерезидентов <i>Demographic pattern of nonresident population</i>
Репарация <i>Reparation</i>	< 0.3	Быстрое <i>Fast</i>	> 10	> 10	Пропорцио- нальный <i>Unbiased</i>
Контроль <i>Control</i>	> 1.6	Медлен- ное <i>Slow</i>	< 5	< 3	Преобладание молодняка и взрослых сам- цов <i>Predominance of adult males and young individuals</i>

(в домах) и с функцией «репарация» (в открытых стациях). В соответствии с ГФС можно ожидать, что восстановление после разрушения локальных групп будет происходить не за счёт более плотных группировок с функцией «контроль» (в домах), а за счёт более разреженного населения с функцией «репарация» (в «природе»). Действительно, вслед за разрушением группировки в постройки вселялись мыши не из соседних «домашних» групп, а из открытых стаций (Хохлова, Князева, 1983).

В рассмотренных примерах функция «репарация» сопровождалась текучестью состава группировок. Закономерность связи текучести состава с выполнением

этой функции хорошо согласуется с общими положениями концепции популяционного гомеостаза. Авторегуляторные механизмы могут действовать лишь в пространственно и социально упорядоченной группировке (Шилов, 1977). Можно ожидать, что если по каким-либо причинам структурирование группировки не произошло, размножение не будет блокировано, несмотря на локальное насыщение. В нестабилизированной по пространственно-этологической структуре группировке выселение будет определяться случайными факторами, а паттерн эмигрантов будет соответствовать демографическому паттерну резидентной популяции. Это послужило основанием для того, чтобы

посмотреть, насколько характеристики текучести оседлого состава будут совпадать со скоростью восстановления на локально депопулированных пространствах.

Ещё одним возможным индикатором функции «репарация» может служить доля нерезидентов, в норме присутствующих в оседлой группировке. Если «популяционный запас» достаточен, чтобы обеспечить быстрое восстановление, то и количество нерезидентов, которое обнаруживается в популяции в норме, должно быть довольно велико.

Табл. 1 даёт представление о пороговых значениях доли нерезидентов в улове, текучести состава и демографическом паттерне нерезидентов при разном относительном времени восстановления. Следует оговорить, что значения, приведенные в таблице, являются пороговыми лишь для рассмотренных мной 50 случаев, когда исходное состояние популяции было известно и можно было корректно оценить скорость восстановления популяции до её состояния перед воздействием. Вполне возможно, что расширение исследований может изменить пороговые значения или выявить несоответствие между индикаторами. Такое сопоставление до сих пор не проводили. Однако, по моим данным, пороговые значения демографических характеристик не перекрываются и могут служить индикаторами альтернативных функций. Вероятно, можно было бы ограничиться одной демографической характеристикой. Но, во-первых, хотелось бы проверить надёжность такой индикации, убедившись, что все использованные характеристики коррелируют. Во-вторых, получение некоторых характеристик представляет методическую сложность, и в случае, если характеристики окажутся эквивалентны, можно будет выбрать более удобную для получения в полевых условиях.

Типы функциональной структуры. Толерантность видов с разными типами функциональной структуры в различной среде. Ряд видов способны изменить демографические характеристики группировок в ответ на внешнее воздействие (например, монгольская песчанка) и/или в местообитаниях с повышенным риском проявления негативных факторов (домовая мышь). У некоторых видов демографические параметры изменяются в ходе популяционного цикла (полёвка-экономка, красная полёвка, сибирский лемминг). Существуют виды, у которых во всех случаях наблюдаются лишь индикаторы функции «репарация». Это, например, серый хомячок и малая белозубка, которые даже в местах концентрации сохраняли текучесть состава, несмещённый демографический паттерн и высокую долю нерезидентов (Щипанов, 2001). И наоборот, есть виды, которые в течение многолетних наблюдений, независимо от воздействия (в данном случае экспериментального), демонстрируют только функцию «контроль» (полуденная песчанка).

Если рассматривать локальные группировки как функциональные единицы популяции, можно предложить следующую типизацию видов (табл. 2):

- *группа 1*: вид способен сформировать субъединицы с обеими функциями;
- *группа 2*: вид способен сформировать субъединицы только с функцией «репарация»;
- *группа 3*: вид способен сформировать субъединицы только с функцией «контроль».

Виды группы 1 неоднородны. В ответ на воздействие может наблюдаться немедленная реакция: это *подгруппа 1а*. Если скорость восстановления опосредована соотношением генотипов, это *подгруппа*

Табл. 2. Классификация видов по функциональной структуре популяций.
Table 2. Classification of species by functional structure of their populations.

Функция <i>Function</i>	Группы ГФС <i>HFS groups</i>			
	1		2	3
	a	b		
Репарация <i>Reparation</i>	+/-	±	+	0
Контроль <i>Control</i>	+/-	±	0	+

Обозначения. + – функциональные единицы присутствуют облигатно; ± – наблюдаются в отдельные годы; +/- – формируются в зависимости от ситуации (могут быть обнаружены в разных типах местообитаний); 0 – недопустимые.

Abbreviations. + – functional units are presented obligatory; ± – observed in different years; +/- – dependent on situation (could be found in different habitats); 0 – unacceptable.

Ib. Относящиеся сюда виды могут проявлять отложенную реакцию.

Необходимость и достаточность реализации одной из альтернативных функций определяется лишь силой воздействия. Неважно, что именно вызвало коллапс популяции, — пожар, наводнение, специализированный хищник, эпизоотия или истребительные мероприятия. Если популяция не успела восстановиться до следующего воздействия, то она будет истреблена. Поэтому силу внешнего воздействия удобно оценивать в популяционных потерях. Если потери настолько велики, что восстановление за счёт размножения уцелевших особей невозможно и требуется восстановление за счёт «популяционного резерва», становится необходимой «репарация». Если же воздействие было относительно слабым, и восстановление может происходить за счёт размножения в остаточной популяции, для реабилитации достаточен «контроль».

Таким образом, силы воздействия могут быть строго разделены на: а) *пороговое* воздействие, при котором восстановление за счёт размножения остаточной популяции невозможно, и б) *подпороговое* воздействие, при котором размножение остаточной популяции достаточно, чтобы покрыть популяционные потери. Очевидно, что часто повторяющиеся подпороговые воздействия могут так же, как и пороговое воздействие, вызвать необходимость восстановления за счёт популяционного резерва. Однако этот случай, с точки зрения необходимости реализации функции «репарация», не отличается от однократного порогового воздействия.

Среда, к которой особи настолько хорошо адаптированы, что популяция не подвергается пороговым воздействиям, допускает только функцию «контроль». Это среда, в которой преимущество имеют виды группы 3 («хорошие конкуренты»). Напротив, если особи не имеют

специфических адаптаций ни к одному типу местообитаний на своём ареале, их выживание целиком основано на реализации функции «репарация». Эти виды представляют группу 2: они «хорошие колонизаторы», но плохие конкуренты, и получают преимущество только в среде, где не могут удержаться виды группы 3.

Адаптации большинства видов не совершенны, и хотя многие колебания среды для них не являются катастрофическими, всё же вероятность пороговых воздействий сохраняется. С учётом стохастичности большинства природных явлений можно ожидать, что интервалы между пороговыми воздействиями могут иногда быть достаточно велики для того, чтобы группировка достигла перенасыщения. Если в этот период функция «репарация» не заменена функцией «контроль», популяция может потерпеть крах вследствие переэксплуатации ресурса. В то же время, если «контроль» не замещается функцией «репарация», популяция потерпит крах вследствие последовательной элиминации локальных популяций в те периоды, когда пороговые воздействия повторяются часто. Виды группы 1 способны формировать группировки, выполняющие обе эти функции: 1а способны переключать режим функционирования в ответ на воздействие, 1б изменяют режим функционирования независимо, и средовые аномалии могут лишь синхронизировать и/или усилить популяционную циклику. Таблица 3 иллюстрирует возможные комбинации воздействий и допустимые пределы выживания видов с различной функциональной структурой.

4. Эволюция структуры. Гипотетический сценарий.

Повторяющиеся средовые колебания могут действовать так же, как и любой

другой фактор индивидуального отбора. Вследствие селекции отбираются индивидуальные адаптации, выводящие особь из-под действия средового фактора. Так, например, торпор или зимняя спячка позволяют избежать влияния погодных аномалий и сложных сезонных условий; способность к плаванию позволяет избежать последствий наводнения в околородных местообитаниях, способность устраивать глубокие норы в сочетании с адаптацией к пониженному содержанию кислорода — переживать пожары, и т. п.

В зависимости от адаптированности к конкретным условиям, одни и те же средовые аномалии воспринимаются видом в ряду амплитуд от лёгкого беспокойства до катастрофы. Чем больше приспособлены особи вида к условиям определённого местообитания, тем ближе к порогу насыщения поднимается численность популяции. В результате эволюционное взаимодействие вида со средой характеризуется двумя разнонаправленными процессами. С одной стороны, под действием среды постепенно возрастает адаптированность особей. С другой стороны, возрастание численности хорошо адаптированных особей изменяет местообитание, поскольку обуславливает изменения в сети взаимосвязанных видов (объектов питания, хищников, паразитов, инфекций и т. д.). Таким образом, благодаря собственной эволюции вид изменяет условия среды, к которым он адаптируется. Оба процесса имеют временной лаг. Виду требуется время для адаптации, а последующие изменения в экосистеме, вслед за изменившимся статусом вида (увеличением плотности популяции), требуют времени для изменения связанных с ним видов. В результате в своей эволюционной истории группа периодически может попадать в среду, которая характеризуется (для неё) разной

Табл. 3. Динамические условия среды, определяющие необходимость и достаточность выживания видов, относящихся к определенной ГФС группе.

Table 3. Environmental dynamics specifying necessity and sufficiency for survival of species belonging to certain HFS group.

Воздействия <i>Impacts</i>		Условия восстановления <i>Conditions for recovery</i>	Функция <i>Function</i>		ГФС группа (по табл. 2) <i>HFS group (as in table 2)</i>		
Сила <i>Rate</i>	Максимальные интервалы по отношению к времени насыщения <i>Maximal intervals with respect to time of saturation</i>		Контроль <i>Control</i>	Репарация <i>Reparation</i>	1	2	3
Пороговое <i>Significant</i>	>	Иммиграция <i>Immigration</i>	Н	Н	Н	0	0
	<		0	Н	Д	Н	0
Подпороговое <i>Insignificant</i>	>	Размножение остаточной популяции <i>Reproduction in residual population</i>	Н	0	Д	0	Н
	<		Д	Д	Д	Д	Д

Обозначения / Abbreviations. Н – необходима/necessary, Д – допустима/sufficient, 0 – недопустима/insufficient.

динамичностью — разной силой и периодичностью повреждающих воздействий. В зависимости от доли более или менее адаптированных к среде особей популяция может достигать большей или меньшей плотности и, соответственно, испытывает большее давление r - или K -отбора. Поэтому эволюцию функциональной структуры уместно рассматривать в терминах баланса этих типов отбора.

Цикл видов 1а. Как показано в табл. 3, существование видов группы 1 возможно при любой динамике среды. Особенностью видов подгруппы 1а является «неспецифическая популяционная адаптация» — способность полностью сместить функционирование популяции в сторону «контроля» в стабильной среде или в сторону «репарации» в динамичной среде (Щипанов, 2000, 2002б). В результате в благоприятных местообитаниях виды могут оказаться представлены только субъединицами с функцией «контроль», а в пессимальных местообитаниях только с функцией «репарация», как это показано на временном срезе «В» (рис. 1). Популяции, реализующие функцию контроля, подпадают под действие K -отбора, т. е. вынуждены адаптироваться к собственной плотности (MacArthur, Wilson, 1967). Такая адаптация требует не только минимизации размножения (этого виды 1а могут достичь за счёт авторегуляторных механизмов), но и ограничения иммиграции. Неконтролируемая иммиграция может привести к переэксплуатации ресурса так же, как и избыточное размножение. В то же время, популяции с функцией «репарация» подпадают под действие r -отбора. Особи имеют большие шансы сохранить свои гены в потоке поколений, если они размножаются с максимальной интенсивностью независимо от локальной плотности, а их потомки

расселяются по возможно большему пространству. В демографических единицах с функцией «контроль» самки имеют больше шансов вырастить потомков, если они постоянно находятся на своём участке, а с функцией «репарация» — если они на время выкармливания попали на участок, обеспеченный ресурсами. В последнем случае отбор не поддерживает постоянной связи самки с территорией: условия, допустимые для выкармливания выводка, ограничены во времени и непредсказуемо (для конкретных особей) распределены в пространстве. Соответственно, в оптимальных местообитаниях отбор препятствует нерезидентности репродуктивно-активных самок, а в пессимальных этому не препятствует, так что паттерн нерезидентного населения остаётся несмещённым. Поскольку популяции с функцией «контроль» вынуждены охранять свою территорию от избыточной иммиграции, приток генов из демографических единиц с функцией «репарация» ограничен. Таким образом, возникают ограничения потока генов между группировками с альтернативными функциями. Это создаёт условия для образования самостоятельных видов групп 2 и 3.

Следует заметить, что демографические единицы с контролирующей функцией разобщены, т. к. эта функция предполагает минимизацию иммиграции. Поэтому можно ожидать образование сразу нескольких видов группы 3, разбросанных на бывшем ареале вида 1а. Демографические единицы с репарационной функцией, напротив, связаны между собой интенсивной миграцией и, скорее всего, останутся одним видом.

У вновь возникших видов группы 3 первоначально сохраняется возможность изменения темпов размножения в зависимости от уровня численности. Это

оставляет потенциальную возможность возвращения в состояние 1а. Примером такого состояния вида может служить уже обсуждаемый выше серый сурок. Его успешное размножение происходит в структурированных группах. После истребительных работ сурки перераспределяются в пространстве, формируют новые колонии из 5–50 особей и лишь затем приступают к размножению. На это уходит около 2 лет. При этом у серого сурка сохраняется способность к авторегуляции: в зависимости от численности колонии изменяется число эмбрионов на самку и количество самок, участвующих в размножении (Поле и др., 1991).

По-видимому, эволюционная судьба вида группы 3 зависит от скорости адаптации к локальным условиям. Если приспособленность особей отстаёт от изменений среды, вид имеет шанс вернуться в состояние 1а: я буду называть такой вид 3а. Для этого достаточно увеличения смертности в оптимуме, т. к. уменьшится интенсивность отбора против самок, размножающихся в разреженной неструктурированной группе. Замечу, что успех размножения вида группы 3 связан с формированием жёсткой пространственно-этологической структуры, т. к. действие К-отбора направлено против особей, размножающихся в неструктурирован-

ных группировках. Однако поскольку сохраняется способность к авторегуляции, вид 3а сможет в будущем формировать оба типа функциональных субъединиц. Можно ожидать, что функция «контроль» в группах, обеспечивающих авторегуляцию, будет связана со стабилизацией пространственно-этологической структуры, а функция «репарация» — с отсутствием упорядоченности групп. В результате возникает новый вид 1а, который может значительно расширить свой ареал и возобновить цикл (см. рис 1). Следует заметить, что виды группы 3 ограничены в притоке особей из удалённых популяций и, соответственно, в притоке локально неадаптивных генов. Все это должно способствовать усилению действия отбора особей, адаптированных к локальным условиям. У этих видов можно ожидать появление ряда фенотипически различных, но генетически близких форм.

Если скорость адаптации вида группы 3 была высока и он оказался хорошо приспособленным к локальным местообитаниям, никакие внешние воздействия не будут действовать на него с пороговой силой. Компенсация популяционных потерь за счёт минимальной репродукции позволяет насыщать среду своими потомками и препятствует внедрению чужих генов. В этом случае можно ожидать генетически



Рис. 1. Трансформация вида 1а. Образование видов 2-й и 3-й групп.

Fig. 1. Transformations of 1a species. Emergence species of the 2nd and 3rd groups.

Обозначения. Ct – группировки с функцией контроля, сохраняющие обратную связь размножения и плотность, Cg – группировки с функцией контроля и генетически фиксированным уровнем размножения, Rt – группировки с функцией репарации сохраняющие возможность обратной связи размножения и плотности, Rg – группировки с функцией репарации и генетически фиксированным уровнем размножения плотности.

Abbreviations. Ct – demographic units with control function, rate of reproduction is attributed to population density, Cg – demographic units with control function, rate of reproduction is genetically controlled, Rt – demographic units with reparation function, rate of reproduction is attributed to population density, Rg – demographic units with reparation function, rate of reproduction is genetically controlled.

Сверхадаптация/Overadaptation

Сверхузкая экологическая ниша. Высокий риск случайного вымирания
Extremely narrow ecological niche, high risk of random extinction

Высокая приспособленность/High individual fitness

Иммиграция не требуется / Immigration is not required
Высокий репродуктивный потенциал не нужен/
High reproductive capacity is not required

Средняя приспособленность/Medium individual fitness

Иммиграция не требуется / Immigration is not required

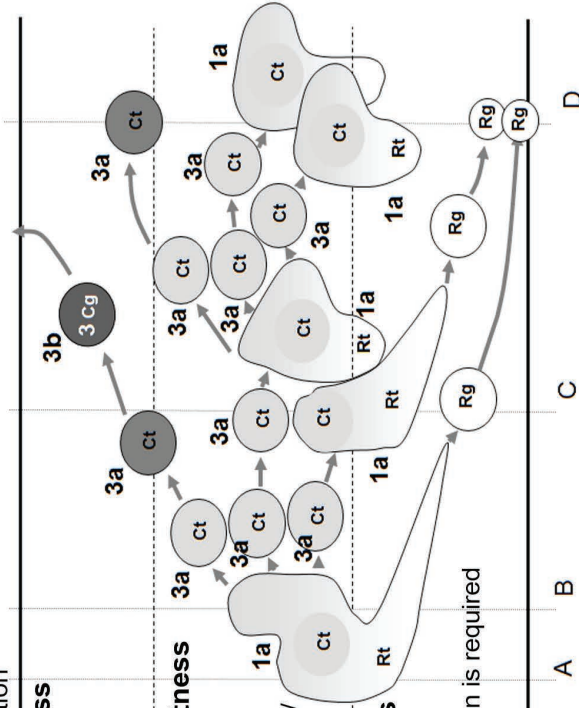
Высокий репродуктивный потенциал нужен эпизодически /
High reproductive capacity is required occasionally

Низкая приспособленность / Low individual fitness

Иммиграция необходима для выживания вида / Immigration is required

Неприспособленность / Unfitness

Среда не позволяет поддерживать минимальную плотность популяции /
Environment does not permit minimal population density



закреплённое снижение плодовитости: нет смысла платить высокую физиологическую цену за лишние репродуктивные усилия. Поскольку риск перенаселения уже предотвращён генетическим контролем воспроизводства, нет необходимости и в оценке своей численности, а, соответственно, и в формировании устойчивых социальных связей. Связь с территорией важна больше, чем знание соседей. Такой вид в период процветания становится доминантом в местообитаниях, к которым он адаптирован. Скорее всего, такие виды (назову их *виды 3b*) представляют тупиковые ветви. Их адаптацию можно назвать «сверхадаптацией». Значимое изменение среды катастрофично для вида 3b. Однако у вида 3b возможно и другое развитие событий, если он обитает на пространстве, общем с близкородственным видом группы 2. Этот вариант характерен для циклической динамики видов 1b.

Такой сценарий позволяет ожидать одновременное существование родственных видов, относящихся к разным функциональным группам (временной срез D на рис 1).

Цикл видов 1b. Как показано на рис. 1, виды группы 1a могут разделиться на виды групп 2 и 3, которые подпадают под действие разнонаправленного (r - или K -) отбора. Виды группы 2 находятся под действием r -отбора. Вероятность гибели потомков высока и непредсказуемо распределена в пространстве, поэтому

чем больше потомков и чем больше пространство, на котором они распределяются, тем больше шансов, что гены родителей сохранятся в популяции. Таким образом, можно представить себе селекцию генотипов, адаптированных к низкой плотности. Селекция генотипов, адаптированных к высокой плотности, обсуждалась выше у видов группы 3b.

Виды группы 2 характеризуются высоким уровнем и дальними дистанциями расселения. Они попадают в различные местообитания, и могут оказаться на участках территории, заселённых видами группы 3b. Если разделение видов произошло недавно, или если по каким-то иным причинами у родственных видов групп 2 и 3 не возникло надёжных репродуктивных барьеров, возможно возникновение гибридных популяций. Такая популяция несёт аллели, адаптированные к низкой плотности (высокий потенциал размножения, мотивация и дистанции дисперсии), и аллели, адаптированные к высокой плотности (потенциал размножения и уровень дисперсии снижены). За счёт баланса генотипов такая популяция может быть довольно устойчивой и в динамичной, и в статичной среде. Поскольку в популяции присутствуют генотипы, адаптированные к низкой плотности, она имеет тенденцию к широкому распространению. Поскольку популяция гетерозиготна (образовалась как гибридная), происходит распространение аллелей, адаптированных и к низкой, и

Рис 2. Трансформация вида 1b. Амплификация родственных парапатричных форм.

Fig. 2. Transformations of 1b species. Amplification of allied parapatric forms.

Обозначения. Cg – группировки с функцией контроля и генетически фиксированным уровнем размножения, Rg – группировки с функцией рекуперации и генетически фиксированным уровнем размножения, H – гибридная популяция.

Abbreviations. Cg – demographic units with control function, rate of reproduction is genetically controlled, Rg – demographic units with reparation function, rate of reproduction is genetically controlled, H – hybrid population.

Сверхадаптация/Overadaptation

Сверхузкая экологическая ниша. Высокий риск случайного вымирания
Extremely narrow ecological niche, high risk of random extinction

Высокая приспособленность/High individual fitness

Иммиграция не требуется / Immigration is not required
Высокий репродуктивный потенциал не нужен/
High reproductive capacity is not required

Средняя приспособленность/Medium individual fitness

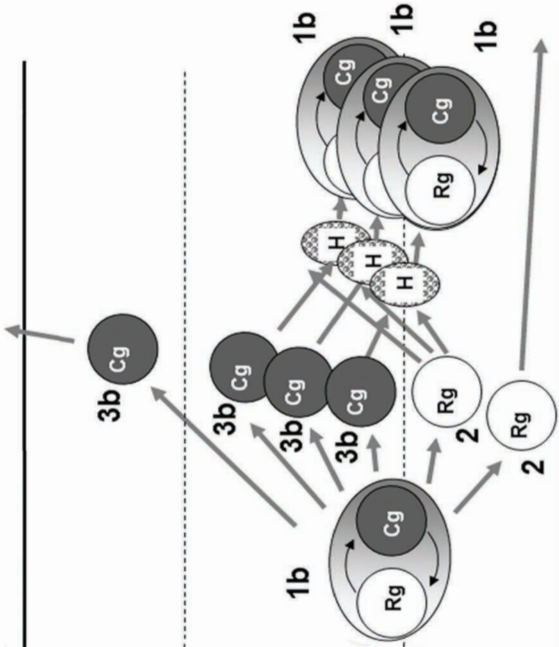
Иммиграция не требуется / Immigration is not required
Высокий репродуктивный потенциал нужен эпизодически /
High reproductive capacity is required occasionally

Низкая приспособленность / Low individual fitness

Иммиграция необходима для выживания вида /
Immigration is required

Неприспособленность / Unfitness

Среда не позволяет поддерживать минимальную плотность популяции /
Environment does not permit minimal population density



к высокой плотности. Это позволяет ожидать заселения обширных территорий с разнообразными условиями обитания. Так может появиться новый вид группы 1b.

Если на ареале вида оказываются благоприятные местообитания, в которых динамичность среды относительно низкая, возможна пространственная сегрегация населения внутри вида. Различная толерантность к разным уровням популяционной плотности может способствовать образованию локальных группировок, состоящих из особей, адаптированных к высокой плотности, и окружённых «аурой» особей, адаптированных к низкой плотности. Такая сегрегация может либо привести к образованию новых видов 3b, либо к созданию хорошо различимых внутривидовых форм, представленных гибридными популяциями. В итоге у видов с наследуемой толерантностью к разной популяционной плотности образуется самостоятельный цикл (рис. 2).

Генетические процессы и дивергенция в связи с различной функциональной структурой. Скорость дивергенции определяется соотношением скорости мутирования, генетического дрейфа, селекции и миграции (Wright, 1931). Первые три процесса способствуют усилению межпопуляционных различий, а миграция препятствует дивергенции. Поскольку именно различия в миграционных процессах определяют принадлежность вида к определённой функциональной группе, можно ожидать связь протекания основных генетических процессов с функциональной структурой вида.

Специфика основных генетических процессов наиболее ожидаема у видов групп 2 и 3. У видов группы 2 миграция генов преобладает над дрейфом и селекцией: идёт постоянный приток иммигрантов из местообитаний различного типа.

В результате у видов группы 2 пул генов представлен аллелями, притекающими из тех местообитаний, в которых отбор действовал в разном направлении. Вероятность взаимопроникновения аллелей уменьшается с расстоянием между популяциями и можно наблюдать постепенное изменение их частот. Эта ситуация соответствует модели изоляции расстоянием (Wright, 1943). Можно ожидать, что удалённые выборки из популяций вида группы 2 будут значимо отличаться, в то время как любая пара соседних выборок не будет иметь значимых различий. Поток генов у видов 2 группы обеспечивается за счёт миграции как самцов, так и самок, поэтому разнообразие ядерных и митохондриальных маркеров будет сходным. По-видимому, отбор изменяет виды группы 2 очень медленно, и они могут дольше, чем виды из других групп, сохранять архаичные признаки. Вместе с тем, несмотря на пониженную приспособленность отдельных особей, вид в целом может существовать длительное время благодаря способности к перманентной репарации, которая, несмотря на постоянные катастрофы, позволяет поддерживать заселённость обширного разнородного пространства.

Основой благополучия видов группы 3 является минимизация миграции. У этих видов можно представить образование относительно независимых локальных популяций. Межпопуляционный поток генов обеспечивается миграцией самцов: можно ожидать выделение материнских линий и меньшую структурированность населения по ядерным маркерам. Благодаря ослабленной миграции различия между локальными популяциями вследствие дрейфа могут возникать относительно быстро. Селекция генотипов, приспособленных к локальным условиям, у видов из

группы 3 ожидается быстрее, чем у видов групп 1 и 2. В этой группе видов наиболее вероятно появление узкоареальных форм, адаптированных к локальным условиям.

Соотношения генетического дрейфа, миграции и селекции у видов группы 1a во многом схоже с процессами в группе 2, однако на обширном ареале вида 1a, скорее всего, найдутся местообитания с мало динамичной для него средой. В таких местообитаниях население реализует функцию «контроль». Соответственно, приток генов извне ослаблен и популяция постепенно накапливает аллели, адаптивные в локальных условиях. Однако периодическое (после пертурбаций) вселение из группировок с функцией «репарация» препятствует окончательному отделению этих популяций. В этом случае можно ожидать возникновения хорошо отличаемых локальных форм, которые выглядят как виды, если не принимать во внимание изменчивость на всём ареале. Однако представить себе окончательное оформление таких популяций в самостоятельный вид, минуя стадию вида 3a, всё же довольно сложно.

У видов группы 1b ситуация может выглядеть сложнее. Наличие особей, адаптированных к разной популяционной плотности, может привести к созданию локальных группировок с преобладанием генотипов, толерантных к высокой плотности и окружённых «аурой» особей, адаптированных к низкой плотности. Такие группировки относительно малы, разобщены и могут накапливать различающие их признаки в результате генетического дрейфа, т. е. относительно быстро. В результате вид 1b может демонстрировать популяционную структурированность в однородном пространстве. Вместе с тем, поддержание жизнестойкости вида 1b осуществляется за счёт

широко перемещающихся нерезидентных самок, поэтому митохондриальные маркеры могут быть непредсказуемо рассеяны по всему ареалу. Поскольку различия между внутривидовыми формами у вида определяются в основном случайными процессами (дрейфом в полуизолированных ядрах локальных популяций), внутривидовые различия между отдельными группировками и формами (как по митохондриальным, так и по ядерным маркерам) не обязательно связаны с дистанцией. Если же внутривидовые формы приобрели признаки, препятствующие гибридизации с другими формами вида, мы, возможно, наблюдаем начальный этап дивергенции. Предположительно такие процессы происходят в настоящее время у обыкновенной бурозубки (Щипанов, Павлова, 2016а, б); этот вид отнесён нами к группе 1b на основании демографических индикаторов (Shchpanov et al., 2005).

5. Обсуждение

Гипотеза функционального структурирования (ГФС) популяции обобщает возможные типы популяционного ответа на возмущения среды и может оказаться полезной при обсуждении некоторых проблем биологического разнообразия. Я вижу по крайней мере две точки соприкосновения. Во-первых, ГФС позволяет объяснить некоторые случаи отклонения зависимости разнообразие/возмущённость от унимодальной формы. Во-вторых, она позволяет ожидать у видов, относящихся к определённой функциональной группе, некоторой типичной для данной группы внутривидовой подразделённости.

ГФС не рассматривает взаимодействие видов в сообществе или выбор местообитаний в зависимости от популяционной плотности и гетерогенности среды. В этом отношении она не связана

с теорией плотностно-зависимого выбора местообитаний (Rosenzweig, 1981). С точки зрения ГФС более интересно обсудить зависимость уровня разнообразия от динамичности (нарушенности) среды с использованием стохастических моделей, включающих в условие разное соотношение сил r - и K -селекции (Bohn et al., 2014). Давление r -отбора, в понимании Бон и др., всегда повышает склонность к колонизации, в то время как K -отбор всегда способствует повышению конкурентоспособности. На самом деле эти допущения прямо не следуют из теории и появляются в литературе как признаки, сопутствующие одной из стратегий (Flemming, 1979).

ГФС близка, но не идентична теории r - K -отбора. В отличие r - K -теории, ГФС допускает существование видов, которые могут обладать субъединицами, продуцирующими — периодически или в зависимости от динамичности среды — и хороших «колонизаторов», и хороших «конкурентов» (в терминах Bohn et al., 2014). Более того, само возникновение разнообразия видов в ГФС является результатом конфликта r - и K -отбора. В этой модели задаётся соотношение силы r - и K -отбора как фактор смещения компромисса (trade-off) в пользу либо хороших конкурентов, либо успешных колонизаторов (Bohn et al., 2014). Но если в модели можно менять силу отбора, то в реальности трудно представить себе действие отбора, независимое от характеристик среды. ГФС позволяет представить себе сообщества, в которых, в зависимости от функциональной структуры популяций входящих в него видов, эффект действия отбора будет сказываться в разной степени.

Так, в модели Бон и др. (Bohn et al., 2014), при отсутствии r - и K -отбора, зависимость разнообразия от нарушенно-

сти становится плоской. По-видимому, в реальности это может наблюдаться в сообществе, образованном видами группы 1b. У этих видов толерантность к действию r - или K -селекции связана с периодическим изменением баланса генотипов, адаптированных к разной плотности, и не зависит непосредственно от внешних воздействий. Если сообщество представлено видами группы 3, уменьшается эффект действия K -, а если видами группы 2, то r -отбора. В результате, в зависимости от присутствия в сообществе видов из разных функциональных групп, могут быть получены разные формы зависимости разнообразия от уровня возмущённости среды.

ГФС хорошо согласуется с выводами (Johst, Nuth, 2005) о связи динамики видов с характером и мозаичностью сукцессионных изменений. Действительно, мелкие млекопитающие с разными типами функциональной структуры популяций будут получать предпочтение на разных сукцессионных стадиях. Так, виды группы 2, скорее всего, получают преимущество на ранних динамичных стадиях сукцессии. Здесь не могут выживать сильные конкуренты из группы 3, а виды группы 1a представлены субъединицами с репарационной функцией, состоящими из особей, не защищающих территорию, и поэтому более слабыми конкурентами, но «хорошими колонизаторами». Длительные зрелые сукцессионные стадии, напротив, благоприятны для существования видов группы 3 и демографических единиц видов 1a с функцией «контроль», т. е. «хороших конкурентов». Таким образом, если установлена принадлежность видов к соответствующим функциональным группам, можно, с одной стороны, прогнозировать изменение разнообразия при изменении/нарушении среды, с другой, — на основа-

нии присутствия в сообществе видов из разных групп можно оценивать уровень дестабилизации среды.

Другая точка соприкосновения ГФС и анализа видового разнообразия связана с внутривидовым структурированием. Так, виды группы 1 с большей вероятностью будут образовывать «популяционные системы» в понимании Алтухова (2003). Особенностью популяционной системы, в частности, является то, что различия между географически разобшёнными выборками могут быть велики и значимы, но сами по себе такие различия не свидетельствуют о прерывании потока генов. Напомню, что «популяционные системы» могут формироваться при довольно высоком уровне межпопуляционной миграции (Алтухов, 2003). Аллель, которая должна была бы исчезнуть в популяции в результате дрейфа, попадает в неё снова из другой локальной популяции, где её частота в результате дрейфа могла увеличиться. Таким образом, в популяционной системе можно ожидать избыток редких аллелей. Формирование популяционных систем у видов 1a может определяться мозаичностью среды, тогда как у видов 1b популяционные системы могут возникать в однородной среде. Кроме того, амплификация форм в цикле видов 1b, как это показано на рис. 2, может приводить к образованию парапатричных внутривидовых группировок, статус которых установить довольно сложно.

По-видимому, такая ситуация наблюдается у *Sorex araneus*. Вид разделяется не менее чем на 74 парапатрично распределённые расы с разной степенью несовместимости кариотипа и уровнями межрасовой гибридизации (Щипанов, Павлова, 2016б). Ширина гибридных зон, как показатель уровня ограничений генного потока, соответствует уровню

различий кариотипов и позволяет предполагать, что наблюдаемые расы «встали на путь видообразования» (Bulatova et al., 2011). Между тем, разделение на расы не прослеживается по молекулярным маркерам и не сопровождается морфологической дифференциацией: генетические и морфометрические дистанции внутри рас равны дистанциям между расами (Horn et al., 2012; Polly, 2007; Shchipanov et al., 2014). На мой взгляд, противоречивость этих оценок во многом объясняется формированием «популяционной системы» у вида, недавно образовавшего хромосомные расы на общей генетической основе. В этом случае различия между частотами аллелей в локальных выборках, независимо от признака «раса», определяются процессами дрейфа. Это значит, что генетическая дистанция между выборками, определяемая по частотам аллелей, возникает «случайно» и не зависит от принадлежности к определённой расе.

Хотелось бы заметить, что далеко не все виды имеют такие же надёжные маркеры рас и так же хорошо изучены, как обыкновенная бурозубка. Приведённый пример показывает, что к присвоению видового статуса на основе только молекулярной, или даже только хромосомной изменчивости, у видов 1b следует относиться с осторожностью. ГФС позволяет ожидать значимые различия также и между выборками внутри видов групп 1a и 2, но, в отличие от видов групп 1b, уровень их различий должен быть связан с географической дистанцией.

Таким образом, систематизация видов, основанная на способности популяционных субъединиц обеспечить скорость реколонизации, соответствующую динамичности системы, может внести свой вклад в изучение закономерностей форми-

рования и поддержания биологического разнообразия.

Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ (12-04-00937 и 15-04-04759) и Программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях (3-е изд.). Москва: Академкнига. 431с.
- Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. — Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отд. биологический. 65 (2): 41–50.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Потапов М.А., и др. 1995. Генетико-эволюционные и экологические аспекты проблемы популяционного гомеостаза млекопитающих. — Экология популяций: Структура и динамика. (1). Москва: Россельхозакад. С. 63–96.
- Калинин А.А., Щипанов Н.А. 2003. Плотностно-зависимое поведение землероек-бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*) в естественных и экспериментальных условиях — Известия Российской академии наук, серия биологическая, 6: 689–697.
- Краснов Б.Р., Хохлова И.С. 1994. Пространственно-этологическая структура группировок. — Соколов В.Е., Карасева Е.В. (ред.). Домовая мышь: Происхождение. Распространение. Систематика. Поведение. Москва: Наука. С. 188–214.
- Кроуcroft П. 1970. Артур, Билл и другие (все о мышах). Москва: Мир. 158 с.
- Олейниченко В.Ю. 2007. Поведение сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*Sorex caecutiens*) и малой (*Sorex minutus*) бурозубок на освоенной и чужой территориях. — Зоологический журнал, 86 (10): 1259–1271.
- Орленев Д.П., Переладов С.В. 1981. Восстановление структуры популяций монгольской песчанки после искусственной депрессии численности. — Экология, 2: 58–66.
- Поле С.Б., Бибииков Д.И., Кузин И.П. 1971. Территориальное размещение и подвижность сурков при нарастании их численности. — Материалы VII научной конференции противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана, Алма-Ата: Министерство Здравоохранения СССР. С. 329–332.
- Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А. 1989. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности. — Фауна и экология грызунов. Москва: Изд-во Московского госуд. универ. С. 5–58.
- Попов С.В., Чабовский А.В. 1995. Плотность популяции, социальная среда и поведение: возможные взаимосвязи. — Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещания. (1). Москва: Россельхозакад. С. 183–202.
- Смирин Ю.М. 1977. Об устойчивости внутривидовых группировок лесных мышей. — Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отд. биологический, 82 (3): 5–11.
- Хохлова И.С., Князева Т.В. 1983. Влияние структуры группировок домовых мышей на особенности паразитирования на них блох. — Профилактика природно-очаговых инфекций. Тезисы докладов Всесоюзной научно-практической конференции, Ставрополь. Ставрополь. С. 165–167.
- Шилов И.А. 1967. О механизмах популяционного гомеостаза у животных. — Успехи современной биологии, 64 (2): 333–351.
- Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. Москва: изд-во Московского госуд. универ. 261 с.
- Шилов И.А. 1984. Стресс как экологическое явление. — Зоологический журнал, 63 (6): 805–812.

- Шилова С.А. 1993. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. Москва: Наука. 201 с.
- Шилова С.А., Дервиз Н.В., Шилов А.И., и др. 1983. Некоторые черты территориального распределения и поведения полуденных песчанок *Meriones meridianus* (Rodentia, Cricetidae) в условиях измененных антропогенным воздействием. — Зоологический журнал, 62 (6): 916–921.
- Щипанов Н.А. 1985. Комплексы мелких млекопитающих в сельскохозяйственном ландшафте (на примере сенобаз Калмыцкой АССР). Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Москва: Московский госуд. универ. 25 с.
- Щипанов Н.А. 1986. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*). — Зоологический журнал, 66 (7): 1051–1060.
- Щипанов Н.А. 1995. Функциональная организация: гипотеза неспецифической адаптации. — Экология популяций: структура и динамика. Материалы совещания. Ч. 1. Москва: Россельхозакад. С. 160–182.
- Щипанов Н.А. 2000. Некоторые аспекты устойчивости мелких млекопитающих. — Успехи современной биологии, 120 (1): 73–87.
- Щипанов Н.А. 2001. Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих. Избранные лекции. Москва: Гриф и К. 182 с.
- Щипанов Н.А. 2002а. Экологические основы управления популяциями мелких млекопитающих, связанных с распространением природноочаговых инфекций. — Деинфекционное дело, 3: С. 37–49.
- Щипанов Н.А. 2002б. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих). — Зоологический журнал, 81 (9): 1048–1077.
- Щипанов Н.А., Касаткин М.В., Олейниченко В.Ю. 1990. Пространственное распределение сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) на участке Чаунской тундры при низкой численности. — Зоологический журнал, 69 (3): 156–159.
- Щипанов Н.А., Касаткин М.В. 1992. Разногодичные изменения пространственной структуры популяции полевки-экономки в зоне тундры. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический, 97 (4): 14–27.
- Щипанов Н.А., Касаткин М.В. Общественная полевка (*Microtus socialis*) в измененном ландшафте Южного Дагестана: популяционный аспект выживания. — Зоологический журнал, 75 (9): 1412–1425.
- Щипанов Н.А., Орленев Д.П., Касаткин М.В. и др. 1989. Мелкие млекопитающие в сельскохозяйственном ландшафте предгорий Дагестана. — Экологические проблемы Ставропольского края и сопредельных территорий: доклады научно-практической конференции, Ставрополь. Ставрополь. С. 335–357.
- Щипанов Н.А., Шилов А.И., Бодяк Н.Д. 1987. Наблюдения за поведением малых белозубок (*Crocidura suaveolens*) в условиях неволи. — Зоологический журнал, 66 (10): 1540–1551.
- Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М. 1997. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*). — Успехи современной биологии, 117 (5): 624–639.
- Anderson P.K. 1989. Dispersal in rodents: A resident fitness hypothesis. — Special publication No. 9, American Society of Mammalogist. 141 p.
- Bohn R, Pavlick R, Reu B., Kleidon A. 2014. The strengths of *r*- and *K*-selection shape diversity-disturbance relationships. — PLoS ONE, 9, e95659.
- Boyce M.S. 1984. Restitution of *r*- and *K*-selection as a model of density-dependent natural selection. — Annual Review of Ecology and Systematics, 15: 427–447.
- Bulatova N., Jones R.M., White T.A. et al. 2011. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in European Russia. — Journal of Evolutionary Biology, 24 (7): 573–586.
- Cadotte M.W. 2007. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. — Ecology, 88 (4): 823–829.

- Chesson P. 2000. Mechanism of maintenance of species diversity. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343–366.
- Chitty D. 1958. Self-regulation of numbers through changes in viability. — *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 227–280.
- Chitty D. 1960. Population processes in the voles and their relevance to general theory. — *Canadian Journal of Zoology*, 38 (1): 99–113.
- Chitty D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. — *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 2: 51–78.
- Christian J.J. 1950. The adrenal-pituitary system population cycles in mammals. — *Journal of Mammalogy*, 31 (3): 241–259.
- Christian J.J. 1955. Effect on population size and reproductive organs of male mice in population of fixed size. — *American Journal of Physiology*, 182 (2): 292–300.
- Christian J.J. 1970. Social subordination, population density and mammalian evolution. — *Science*, 168: 84–90.
- Christian J.J., Davis D.E. 1964. Endocrines, behavior and population. — *Science*, 146: 1550–1560.
- Churchfield S. 1990. *The natural history of shrews*. London: Christopher Helm. 178 p.
- Connell J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. — *Science*, 199: 1302–1310.
- Crowcroft P. 1953. Territoriality in wild house mice *Mus musculus* L. — *Journal of Mammalogy*, 36 (3): 299–301.
- Crowcroft P., Rowe F.P. 1957. The growth of confined colonies of the wild house mouse (*Mus musculus* L.): The effect of dispersal on female fecundity. — *Proceedings of the Zoological Society of London*, 131: 359–370.
- Dobson F.S., Jones W.T. 1985. Multiple causes of dispersal. — *The American Naturalist*, 126 (7): 855–858.
- Dobson F.S., Murie J.O. 1987. Interpretation of intraspecific life history patterns: Evidence from Colombian ground squirrels. — *American Naturalist*, 129 (2): 382–397.
- Fitzgerald B.M., Karl B.J., Moller H. 1981. Spatial organization and ecology of a sparse population of house mice (*Mus musculus*) in New Zealand forest. — *Journal of Animal Ecology*, 50 (2): 489–518.
- Fivaz F., Balloux F., Lugon-Moulin N., Haussler J. 2003. Postglacial recolonization of the Valais (Switzerland) by the shrew *Sorex antinorii*: is dispersal sex-biased? A preliminary study. — *Mammalia*, 67 (2): 253–262.
- Flemming T.H. 1979. Life-history strategies. Ecology of small mammals. — Stoddart D.M. (ed). Chapman & Hall, London. P. 1–62.
- Fox J.W. 2012. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. — *Trends in Ecology and Evolution*, 28 (2): 86–92.
- Gaines M.S., Schaffer W.M., Rose R.K. 1979. Additional comments to reproduction strategies and population fluctuations in Microtine rodents. — *Ecology*, 60 (6): 1284–1284.
- Geert A., van Oortmerssen G.A., Sluyter F. 1994. Studies on wild house mice. v. aggression in lines selected for attack latency and their y-chromosomal congenics. — *Behavior Genetics*, 24 (1): 73–78.
- Getz L.L., McGuire B., Pizzuto T., et al. 1993. Social organization of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. — *Journal of Mammalogy*, 74 (1): 44–58.
- Getz L.L., McGuire B., Hofmann J.E. et al. 1994. Natal dispersal and philopatry in prairie voles *Microtus ochrogaster*: settlement, survival, and potential reproductive success. — *Ethology, Ecology and Evolution*, 6: 267–284.
- Getz L.L., McGuire B., Carter C.S. 2005. Social organization and mating system of free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster*: a review. — *Acta Zoologica Sinica*, 51 (2): 178–186.
- Gilpin M.E., Soule M.E. 1986. Minimal viable populations: process of species extinction. — Soulé M. (ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sunderland (MA): Sinauer Associates. P. 13–34.
- Goldsmith H.H. 1983. Genetic influences on personality from infancy to adulthood. — *Child Development*, 54 (2): 331–355.

- Goudet J., Perrin N., Wasser P. 2002. Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. — *Molecular Ecology*, 11 (6): 1103–1114.
- Gray S., Jensen S.P., Hurst J.L. 2000. Structural complexity of territories: preference, use of space and defence in commensal house mice, *Mus domesticus*. — *Animal Behaviour*, 60 (6): 756–772.
- Greenwood P.J. 1983. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. — *Animal Behaviour*, 28 (4): 1140–1162.
- Grime J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. — *Nature*, 242: 344–347.
- Hamar M., Tuta A. 1971. Rhythm of recovery of *Microtus arvalis* populations and effectiveness of some insecticide treatments. — *Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes Publications, Serie A*, 58: 65–72.
- Hein S., Jacob J. 2014. Recovery of small rodent populations after population collapse. — *Wildlife Research*. <http://dx.doi.org/10.1071/WR14165>.
- Hogg S., Hof M., Wurbel H. et al. 2000. Behavioral profiles of genetically selected aggressive and nonaggressive male wild house mice in two anxiety tests. — *Behavior Genetics*, 30 (6): 439–446.
- Horn A., Basset P., Yannic G. et al. 2012. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*). — *Evolution*, 66 (3): 882–889.
- Jacob J. 2003. The response of small mammal populations to flooding. — *Mammalian Biology*, 68 (2): 102–111.
- Johst K., Huth A. 2005. Testing the intermediate disturbance hypothesis: when will there be two peaks of diversity? — *Diversity and Distributions*, 11 (1): 111–120.
- Kadmon R., Benjamini Y. 2006. Effects of productivity and disturbance on species richness: A neutral model. — *The American Naturalist*, 167 (6): 939–946.
- Knowles C.J. 1986. Population recovery of black-tailed prairie dogs following control with zinc phosphide. — *Journal of Range Management*, 39 (3): 249–251.
- Krebs C.J., Myers J.H. 1974. Population cycles in small mammals. — *Advances in Ecological Research*, 8 (5): 276–399.
- Krebs C.J. 1978. A review of the Chitty Hypothesis of population regulation. — *Canadian Journal of Zoology*, 56 (12): 2463–2480.
- Lidicker W.Z. Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. — *Golley F.B., Petruszewicz K., Ryszkowski L. (eds). Small mammals their production and population dynamics*. London: Cambridge University Press. P. 103–128.
- Lidicker W.Z. Jr. 1985. Dispersal. — *Tamarin R.H. (ed.). Biology of New World *Microtus**. Special publication No. 8. Provo (UT): The American Society of Mammologists. P. 420–454.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press. 203 p.
- Mackey R., Currie D. 2001. The diversity-disturbance relationship: Is it generally strong and peaked? — *Ecology*, 82 (12): 3479–3492.
- Morris D.W. 1984. Rodent population cycles: life history adjustments to age-specific dispersal strategies and intrinsic time lags. — *Oecologia*, 64 (1): 8–13.
- Morris D.W. 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure. — *Evolutionary Ecology*, 2 (2): 253–269.
- Mueller L.D. 1997. Theoretical and empirical examination of density-dependent selection. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 269–288.
- Petrusewicz K. 1960. Some regularities in male and female numerical dynamics in mice population. — *Acta Theriologica*, 4 (8): 103–137.
- Petrusewicz K. 1960. An increase in mice population induced by disturbance of the population. — *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences. Serie des Sciences*, 8 (5): 301–304.
- Petrusewicz K. 1963. Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the population. — *Ekologia Polska*, 11 (3): 87–125.
- Pianka E.R. 1970. On *r*- and *K*-selection. — *The American Naturalist*, 104 (3): 592–597.

- Pianka E.R., 1978. Evolutionary ecology. 3d ed. New York: Harper and Row. 416 p.
- Pocock M.J.O, Hauffe H.C., Searle J.B. 2005. Dispersal in house mice. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 565–583.
- Polly P.D. 2007. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype. — *Russian Journal of Theriology*, 6 (1): 73–84.
- Reznick D., Bryant M.J., Bashey F. 2002. *r*- and *K*-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. — *Ecology*, 83 (6): 1509–1520.
- Rosenzweig M.L., 1981. A theory of habitat selection. — *Ecology*, 62 (2): 327–335.
- Rosenzweig M.L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search of mechanism. — *The American Naturalist*, 137 (1): 5–28.
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? — Ricklefs R.E., Schluter D. (eds). *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. Chicago: University of Chicago Press. P. 52–65.
- Roxburgh S., Shea K., Wilson J. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of coexistence. — *Ecology*, 85 (2): 359–371.
- Rushton J.P. 1985. Differential K theory: the sociobiology of individual and group differences. — *Personality and Individual Differences*, 6 (4): 441–452
- Rushton J. P., Fulker D.W., Neale M.C., et al. 1985. Altruism and aggression: individual differences are substantially heritable. — *Journal of personality and social psychology*, 50 (6): 1192
- Schaffer W.M., Tamarin R.H. 1973. Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles. — *Evolution*, 27 (1): 111–124.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B. et al. 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia. — Merritt J., Curchfield S., Hutterer R., Sheftel B. (eds). *Advances in the biology of shrews, II*. New York: International Society of Shrew Biologists. P. 201–216.
- Shchipanov N.A., Voyta L.L., Bobretsov A.V., Kuprianova I.F. 2014. Intra-species structuring in the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla: Soricidae) in European Russia: morphometric variability could give evidence of limitation of interpopulation migration. — *Russian Journal of Theriology*, 13 (2): 119–140.
- Shea K., Roxburgh S., Rauschert E. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. — *Ecology Letters*, 7 (6): 491–508.
- Shenbrot G. 2014. Population and community dynamics and habitat selection of rodents in complex desert landscapes. — *Mammalia*, 78 (1): 1–10.
- Shilova S.A., Tchabovsky A.V. 2009. Population response of rodents to control with rodenticides. — *Current Zoology*, 55 (2): 81–91.
- Singleton G.R. 1989. Population dynamics of an outbreak of house mice (*Mus domesticus*) in the mallee wheatlands of Australia — hypothesis of plague formation. — *Journal of Zoology*, 219 (3): 495–515.
- Sluyter F., van Oortmerssen G.A., de Ruiter A.J., Koolhaas J.M. 1996. Aggression in wild house mice: current state of affairs. — *Behavior Genetics*, 26 (5): 489–496.
- Stearns S.C. 1976. Life-history tactics: A review of ideas. — *Quarterly Review of Biology*, 51 (1): 3–47.
- Stearns S.C. 1977. The evolution of history traits. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 145–171.
- Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford Univ. Press. 262 p.
- Stenseth N.C. 1981. On Chitty's theory for fluctuating populations: the importance of genetic polymorphism in the generation of regular cycles. — *Journal of Theoretical Biology*, 90 (1): 9–36.
- Stenseth N.C., 1978. Demographic strategies in fluctuated populations of small rodents. — *Oecologia*, 33 (2): 149–172.
- Tamarin R.H. 1978. Dispersal, population regulation, and *K*-selection in field mice. — *The American Naturalist*, 112 (4): 545–555.
- Taylor J.R.E. 1998. Evolution of energetic strategies in shrews. — Wójcik J.M., Wolsan M.

- (eds). Evolution of shrews. Białowieża: Mammal Research Institute. P. 309–346.
- Triggs G.S. 1991. The population ecology of house mice (*Mus musculus*) on the Isle of May, Scotland. — *Journal of Zoology*, 225 (3): 449–468.
- White P.S., Jentsch A. 2012. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. — *Progress in Botany*, 62: 399–450.
- Wilbur, H.M., Tinkle D.W., Collins J.P. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. — *The American Naturalist*, 108 (6): 805–816.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. — *Genetics*, 16 (1): 97–159.
- Wright S. 1943. Isolation by distance. — *Genetics*, 28 (2): 114–138.
- Wright S. 1951. The genetic structure of population. — *Annals of Eugenics*, 15 (1): 323–354.

ECOLOGICAL NICHE EVOLUTION AND ITS RELATION TO PHYLOGENY AND GEOGRAPHY: A CASE STUDY OF ARVICOLINE VOLES (RODENTIA: ARVICOLINI)

Georgy Shenbrot

*Mitrani Department of Desert Ecology, Jacob Blaustein Institutes for Desert Research,
Ben-Gurion University of the Negev; shenbrot@bgu.ac.il*

Relations between ecological niches, genetic distances and geographic ranges were analyzed by pair-wise comparisons of 43 species and 38 intra-specific phylogenetic lineages of arvicoline voles (genera *Alexandromys*, *Chionomys*, *Lasiopodomys*, *Microtus*). The level of niche divergence was found to be positively correlated with the level of genetic divergence and negatively correlated with the level of differences in position of geographic ranges of species and intraspecific forms. Frequency of different types of niche evolution (divergence, convergence, equivalence) was found to depend on genetic and geographic relations of compared forms. Among the latter with allopatric distribution, divergence was less frequent and convergence more frequent between intra-specific genetic lineages than between either closely-related or distant species. Among the forms with parapatric distribution, frequency of divergence gradually increased and frequencies of both convergence and equivalence gradually decreased from intra-specific genetic lineages via closely related to distant species. Among species with allopatric distribution, frequencies of niche divergence, convergence and equivalence in closely related and distant species were similar. The results obtained allowed suggesting that the main direction of the niche evolution was their divergence that gradually increased with time since population split. Some initial level of niche divergence was shown to be a necessary condition providing a possibility of co-occurrence and sympatric distribution of species, whereas moderate interspecific competition of sympatric species could be an effective driver of their further niche divergence.

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ И ЕЁ СВЯЗЬ С ФИЛОГЕНИЕЙ И ГЕОГРАФИЕЙ: ИССЛЕДОВАНИЕ СЕРЫХ ПОЛЁВОК (RODENTIA: ARVICOLINI)

Георгий Шенброт

Взаимоотношения между экологическими нишами, генетическими дистанциями и положением ареалов проанализированы путём

попарных сравнений 43 видов и 38 внутривидовых филетических линий полёвок трибы Arvicolini (роды *Alexandromys*, *Chionomys*, *Lasiopodomys*, *Microtus*). Показано, что уровень дивергенции ниш положительно скоррелирован с уровнем генетической дивергенции и отрицательно — с уровнем различий в географическом положении ареалов видов и внутривидовых форм. Частоты различных типов эволюции ниш (дивергенция, конвергенция, стабильность) варьируют в зависимости от уровней генетических и географических различий сравниваемых форм. Дивергенция ниш отмечена реже среди аллопатрических форм, конвергенция ниш — чаще между внутривидовыми генетическими линиями, чем между как близко-, так и дальнеродственными видами. Среди парапатрических форм частота дивергенции постепенно возрастает, а частоты конвергенции и стабильности постепенно снижаются в ряду от внутривидовых генетических линий через близкородственные виды к дальнеродственным видам. Среди аллопатрических видов частоты дивергенции, конвергенции и стабильности ниш у близкородственных и дальнеродственных видов не различаются. Полученные результаты свидетельствуют о том, что основным направлением эволюции ниш является их дивергенция, уровень которой постепенно увеличивается со временем, прошедшим после разделения популяций. Определённый начальный уровень дивергенции ниш является необходимым предварительным условием, разрешающим сосуществование двух видов; межвидовая конкуренция умеренной интенсивности в условиях симпатрии видов может служить эффективным усилителем дальнейшей дивергенции их ниш.

1. Introduction

Ecological niche is one of the central but at the same time most controversial concepts in current ecology. Originally, the niche was considered as an attribute of the environment but later, after Hutchinson's (1957) introduction of the concept of multidimensional hyperspace of niche variables, the niche definitions progressively shifted to understanding niche as an attribute of population (or species) in relation to its environment (Colwell, 1992). Two aspects of the niche concept are usually distinguished based on the original definitions, Grinnellian and Eltonian niches. The Grinnellian niche (sometime referred to as habitat or ecotope, see Whittaker et al., 1973) is defined by environmental variables on a broad (geographic) scale, relevant to understanding coarse-scale ecological and

geographic properties of species (Grinnell, 1917; Vandermeer, 1972; Whittaker et al., 1973; James et al., 1984; Soberon, 2007). The Eltonian niche is defined by biotic interactions and resource variables at a local (intra-community) scale (Elton, 1927; MacArthur, 1968; Vandermeer, 1972; Leibold, 1995; Soberon, 2007).

Hutchinson (1957) had introduced an idea of recognition of fundamental and realized niches, and this became widely accepted by later authors. Fundamental niche was defined as “pre-interactive” describing potential distribution of a species (population) in multi-dimensional ecological space limited by the species' eco-physiological tolerances. Realized niche was defined as “post-interactive” describing actual distribution of a species (population) in multi-di-

mensional ecological space in the presence of its competitors. Pulliam (2000) expanded the concept of realized niche by including the influences of dispersal limitation and source-sink dynamics (together with inter-specific competition) in it. He demonstrated that the realized niche can be narrower or wider than the fundamental niche, depending on the combination of acting forces. Vandermeer (1972) defined the Grinnellian niche as pre-interactive (fundamental) and the Eltonian niche as post-interactive (realized), but Soberon (2007) insisted on application of the concepts of fundamental and realized niches to both Grinnellian and Eltonian niches.

The ecological niche describes eco-physiological aspects of the phenotypes of a population (Colwell, 1992). Each population contains a variety of ecologically specialized phenotypes, and individuals of each phenotype have maximal fitness within a specific part of a resource axis present in the environment (Roughgarden, 1972). Consequently, the shaping of niche characteristics can be viewed as an evolutionary phenomenon (Knouft et al., 2006). Niche evolution attracted increasing attention in the theoretical literature (Roughgarden, 1972; Holt, Gaines, 1992; Holt, 1996; Proulx, 1999; Ackermann, Doebeli, 2004), especially in relation to the problem of niche conservatism (Peterson et al., 1999; Graham et al., 2004; Knouft et al., 2006; Pearman et al., 2008; Warren et al., 2008). Most publications on this subject are devoted to comparison of niches among species of different phylogenetic relatedness.

It is well-known that analysis of intra-specific geographic variation is a powerful tool in evolutionary studies (Mayr, 1965), however, analyzes of intra-specific geographic variation of niche attributes are rare. At the same time, it was demonstrated that species' ecological niches, both fundamental and realized, can vary geographically

due to intra-specific niche differentiation and geographic changes in environmental conditions (James et al., 1984; Peterson, Holt, 2003; Devictor et al., 2010).

The ecological niche can be characterized by two parameters, the mean (niche position or centroid) and the variance of the resource use (niche breadth or width) (Hutchinson, 1957; Vandermeer, 1972). Theoretical models of niche evolution consider the both, i. e., evolution of niche width and niche shifts (Roughgarden, 1972; Holt, Gaines, 1992; Ackermann, Doebeli, 2004; Kawecki, 2008), whereas most empirical studies of niche evolution concentrate on shifts of niche centroids (Pearman et al., 2008).

The usual method of estimation of niche divergence is measuring niche overlap using values of environmental variables in the points of occurrence of compared species, either directly or through comparison of species distribution models (SDM) (Warren et al., 2008; Broennimann et al., 2012). However, environmental data are usually spatially auto-correlated, and differences in the values of environmental variables between any two sets of points should increase with geographic distance, thus over-estimating the true niche divergence. The tests revealed significant niche differentiation in the cases, in which background conditions were non-overlapping, though such conditions cannot be used as true evidence of niche differentiation (Peterson 2011). To avoid the confounding effect of environmental spatial auto-correlation, it is necessary to compare the observed niche differences with the differences in background environments (McCormack et al., 2009). Another problem of using the niche overlap measure for niche divergence estimation is its inability to distinguish between differences in the level of divergence for non-overlapping niches.

Peterson et al. (1999) hypothesized that ecological niches evolve little at or around the time of speciation events, whereas niche differences accumulate later. Many estimates of niche divergence/conservatism, using comparison of SDM, have been published in recent years. The results of these estimates are quite controversial, and some of them contradict the hypothesis that the level of niche divergence is related to time passed after post-speciation period (for example, Warren et al., 2008; Kalkvik et al., 2012). It should be noted that SDM-based tests demonstrating significant niche similarity/identity can be considered as a true indication of niche conservatism (although without discriminating between niche equivalence and convergence). However, the tests that have demonstrated significant niche differentiation in cases, when background conditions were non-overlapping, cannot be taken as true evidence of niche differentiation (Peterson, 2011). Nevertheless, a review of SDM-based tests of niche conservatism/differentiation published between 1999 and 2008 (Peterson, 2011) demonstrated that niche conservatism was found in more than 70% of cases of within-species and between sister species comparisons, but in less than 50% of cases in comparisons among closely-related (but not sister) species and across monophyletic lineages of species.

Patterns of geographic distribution of species can considerably modify the patterns of their niche evolution. Widely accepted in ecology and evolutionary biology is the statement that “complete competitors cannot coexist, or ecological differentiation is the necessary condition for coexistence”, which is known as “the competitive exclusion principle”, “Gause’s principle”, or “Grinnell’s axiom” (Hardin, 1960). This principle pro-

duced an idea that the niche divergence is a consequence of ecological segregation of species during their secondary contact following allopatric speciation event (Diamond 1973, McCormack et al., 2009), although interaction between interspecific competition and niche divergence theoretically may be not so unequivocal (Abrams, Cortez, 2015).

In this paper, I shall test the two hypotheses concerning niche divergence. The first hypothesis is that niche divergence increases with time since speciation events, so niche divergence should be positively correlated with the genetic distance between compared taxa. The second hypothesis is that niche divergence should be higher between sympatric than between allopatric taxa. I shall test these hypotheses using data on the grey voles (Arvicolini).

2. Material and Methods

Species were selected for the analyses based on the following two criteria: 1) existence of at least 16 known points of occurrence allowing distribution modeling and niche shift analysis and 2) existence of available mitochondrial DNA data for estimation of genetic distances. Based on these criteria, 43 species and 39 intraspecific genetic lineages were selected for the analyses. Information on selected species and the number of record points used for the present analyses are provided in the Table 1*.

Distributional and environmental data. Records of occurrences were taken from previously published source (Shenbrot, Krasnov, 2005) and were supplemented with museum records and publication data that became available later. Data on most museum records were obtained using Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org>). Additional information was

*See all tables at the end of the article.

obtained directly from Zoological Museum of Moscow University, Naturhistorisches Museum Wien, Prirodoslovni muzej Slovenije (Ljubljana), Kemerovo State University Museum (<http://museum.kemsu.ru/catalog>) and from M.V. Vinarski personally (Omsk State Pedagogical University). Most of these data had no original GPS coordinates, so they were geo-referenced using Geographic Names Gazetteers (available at http://earth-info.nga.mil/gns/html/cntry_files.html) and checked subsequently for suitable habitats using Google Earth. Data that could not be geo-referenced precisely, such as those provided by Mitchell-Jones et al. (1999) as presence/absence in a grid 50×50 km, were excluded from the analysis.

Environmental data for SDM and niche divergence analyses were used as 30 arc-second grids (1 km resolution approximately) and were represented by climate, relief, and vegetation variables. The climate variables (annual mean temperature, mean monthly temperature range, mean temperatures of coldest and warmest quarters, maximal temperature of warmest month, minimal temperature of coldest month, temperature annual range, annual precipitation, and precipitation of wettest quarter) were obtained from WORLDCLIM Version 1.4 (Hijmans et al., 2005) available at <http://www.worldclim.org>. Slope data were derived from altitude (extracted from GTOPO30 data set distributed with ArcGIS) using the Spatial Analyst module of ArcMap. The data on Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) were obtained from VEGETATION Programme (<http://www.spot-vegetation.com>; now <http://www.vito-eodata.be>; data for 1998–2007, each a ten-day estimate) and averaged by seasons (winter, spring, summer, and autumn) across all available years. The NDVI is an index of greenness that is directly correlated with productivity and green vege-

tation biomass and is widely used in ecological studies (Pettorelli et al., 2005).

DNA data and estimation of genetic distances. Mitochondrial DNA, especially *cytb*, is traditionally the most popular genetic source used for phylogenetic reconstructions in rodents generally and in Arvicolinae particularly (Jaarola et al., 2004; Buzan et al., 2008). Of course, phylogenetic reconstructions based on mitochondrial genes only can be biased due to ancient mtDNA introgressions, so it is preferable to use a set of both mitochondrial and nuclear DNA (Kohli et al., 2014). However, the data on *cytb* are available for more than 80% of arvicoline species, whereas available data on other genes cover a very limited number of species. So that I used *cytb* data for phylogenetic reconstruction and genetic distance estimations.

For most of the analyses of genetic distances of within-species lineages, phylogeographic structure was borrowed from the following sources: Bannikova et al. (2010) and Lissovsky et al. (2010) for *A. middendorffii*; Brunhoff et al. (2003) for *A. oeconomus*; Bannikova et al. (2013) for *Ch. gud* and *Ch. roberti*; Castiglia et al. (2009) and Bannikova et al. (2013) for *Ch. nivalis*; Petrova et al. (2015) for *L. gregalis*; Jaarola, Searle (2002, 2004) and Herman, Searle (2011) for *M. agrestis*; Conroy, Neuwald (2008) for *M. californicus*; Conroy, Cook (2000) for *M. longicaudus*, Tryfonopoulos et al. (2008), Rovatsos, Giagia-Athanasopoulou (2012) and Thanou et al. (2012) for *M. thomasi*. For *M. leverniedii* and *M. subterraneus*, *cytb* sequences were retrieved directly from GenBank.

I used both complete *cytb* sequences (1143 bp) and partial sequences no less than 800 bp. One specimen per species and up to five for within-species genetic line were selected at random and used for the analysis. Alignment of sequences was performed with

ClustalW algorithm (Higgins et al., 1994) implemented in MEGA 6 (Tamura et al., 2013) with default parameters. The best model of nucleotide substitution was selected based on maximum likelihood estimation using Bayesian Information Criterion and corrected Akaike Information Criterion, the procedure implemented in MEGA 6. According to both criteria, the best model for Arvicolini appeared to be the General Time Reversible model with discrete Gamma distribution of evolutionary rates among sites and a certain fraction of evolutionarily invariable sites (GTR + G + I), which corresponds to previous findings (Jaarola et al., 2004; Buzan et al., 2008). The (GTR + G + I) model with parameters estimated by MEGA 6 software was used to calculate K2P distances with MEGA 6.

Geographic range distance/dissimilarity measurement. To estimate distance between two geographic ranges, an overlap-based metric calculated as $d = 1 - O$, where O is overlap measure, is used usually in biogeographic analyses. As overlap measure, Jaccard (Dennis et al., 1998) or Kulczinsky (Hausdorf, Henning 2003) indices are used most frequently. Overlap-based distances vary from 0 for completely overlapping geographic ranges of the same size to 1 for non-overlapping ranges independently of how far ranges are from each other. Moreover, these distances increase as the size differences between two ranges increase. To overcome these problems, Krasnov et al. (2010) proposed a standardized distance measure, $D_{St} = D_C / (D_C - D_E)$, where D_C is the distance between geometric centers of the two geographic ranges, and D_E is the distance between the edges of these geographic ranges. D_C values were measured directly on the projected maps constructed using the ArcGIS Desktop 10.3 software. For non-overlapping geographic ranges, D_E

values were measured directly as the minimal of the distances between each point of occurrence of the first species and each point of occurrence of the second species. For overlapping geographic ranges, D_E values were calculated as $D_C - D_{CE1} - D_{CE2}$, where D_{CE1} and D_{CE2} are the maximal of the distances between geometric centers and points of occurrences of the corresponding species in the area of overlap of their ranges. D_{St} equals 0 for geographic ranges with identical position of geometric centers, varies from 0 to 1 for overlapping geographic ranges, equals 1 for non-overlapping ranges that abut each other, and is greater than 1 for non-overlapping and non-abutting ranges. Due to possible errors in parameter estimates, I accepted arbitrarily that values between 0 and 0.85 indicated sympatric distribution, from 0.85 to 1.15 indicated parapatric distribution, and values exceeding 1.15 indicated allopatric distribution.

Coordinates of a range geometric center were identified using species distribution modeling (SDM). The SDMs were built with MAXENT 3.3.3k software (Phillips et al., 2006). The extent of study area or “landscape of interest” affects significantly the results of SDM (Anderson, Raza, 2010; Elith et al., 2011). To define study area of a species, I calculated first the kernel density of occurrence points of this species (using Kernel Density option in ArcGIS Desktop 10.3.1) with search radius equal 4° , and then reclassified obtained raster so that the original values of kernel density equal to or higher than 0.01 were converted to 1, while values lower than 0.01 were converted to “NoData”. This reclassified raster was used as the mask for clipping environmental variables to the study area. Models were constructed with default MAXENT settings, as these settings were demonstrated to be most appropriated for wide-ranging data (Phillips, Dudik, 2008;

Warren, Seifert, 2011). I used MAXENT logistic output which provides estimates of relative habitat suitability (Elith et al., 2011).

To delineate the areas of real species occurrence, the original model values, ranging continuously from 0 to 1, were transformed to binary 0 or 1 using a threshold value. The latter was chosen equal to the minimum training presence for species with 50 or less points of occurrence and equal to 10 percentile training presence for the species with more than 50 occurrence points. After reclassification of the original raster according with the chosen threshold value, the reclassified raster was transformed to polygons. Only polygons containing occurrence records were considered as areas of occurrence. Areas of these polygons were calculated using command “calculate geometry” in sq km, and the sum of areas of these polygons was used as estimation of geographic range size. Geographic coordinates of a range geometric center were calculated with the command “mean center” of Spatial Statistics Tools (ArcMap 10.3) with the polygons weighted by area.

Estimation of niche differentiation. I used the procedure described in detail by Shenbrot (2013) and Shenbrot et al. (2016) which is not based on SDM comparisons. To estimate the level of niche differentiation relative to the differences in background environments, I performed canonical discriminant analysis based on values of 15 environmental variables drawn from four samples: two sets of occurrence points in two regions and two sets of random points in these regions; the number of random points was equal to the number of occurrence points in each region.

As a metric for pair-wise comparisons, Shenbrot (2013) used the ratio of Mahalanobis distance (DM) between occurrence points of species A and B to Mahalanobis distance between random points (a and b) in

their geographic ranges ($R_M = DM_{A-B}/DM_{a-b}$). Mahalanobis distance is the normalized distance between group centroids in the canonical space. A ratio greater than 1 indicates true niche divergence, whereas a ratio less than 1 indicates true niche convergence. In case of allopatry, when environmental differences are high enough, this metric works well. However, in the case of sympatric populations, when the environment of the two populations is the same (the difference is close to zero), the index value become extremely high, even if the absolute values of niche differences (DM_{A-B}) are very low. To avoid this problem, Shenbrot et al. (2016) modified the above index of relative niche differentiation to $\hat{R}_M = (\log_2(DM_{A-B} + 2))/(\log_2(DM_{a-b} + 2))$. As with the original index, a value greater than 1 indicates niche divergence and a value less than 1 indicates niche convergence, while in the case of identical niches and identical environments the value is equal to one. Statistical significance of this metric was assessed with 100 bootstrap replicates of occurrence and background samplings points.

In between-species comparisons, all available occurrence points were used. However, in comparisons of within-species genetic lineages, the number of genetically dated points usually was too small. To increase the number of points included in the analyses, I build minimal convex polygons (MCP) around genetically verified points for each genetic lineage. All known points of occurrence of the species that fall into the part of MCP of a given genetic lineage that was not intersected with MCPs of other genetic lineages, were considered as belonging to this lineage.

It is necessary to note that the estimations of niche shifts may reflect changes in both niche position and niche width. In the case when niche centroids are placed far from one another, niche shift (divergence or con-

vergence) may be the result of shifts of centroids, or changes in width of niches, or both. In the case when niche centroids are close to one another, niche shift will be mainly the result of the shifts of niche centroids.

All operations with maps were performed with ArcMap 10.3 including Hawth's Tools application. Statistical analyses were carried out in STATISTICA (StatSoft Inc. for Windows Release 7.0 package).

3. Results

Results of estimations of niche divergence for within-species genetic lineages are presented in the Table 2. Estimations varied from 0.788 in *M. californicus* to 1.204 in *M. longicaudus*. Among 49 pair-wise comparisons, 14 cases were classified as divergence, 13 as equivalence and 22 as convergence. Results of pairwise comparisons of Nearctic and Palaearctic species are presented in Tables 3–5. In the Nearctic species, estimations varied from 0.736 between *M. longicaudus* and *M. montanus* to 1.702 between *M. pennsylvanicus* and *M. xanthoghathus*. Among 152 pairwise comparisons of the Nearctic species, 29 cases were classified as convergence, 19 as equivalence and 104 as divergence. In the Palaearctic species, estimations varied from 0.592 between *M. agrestis* and *M. subterraneus* to 1.789 between *L. gregalis* and *A. oeconomus*. Among 220 pairwise comparisons of the Palaearctic species, 48 cases were classified as convergence, 48 as equivalence and 124 as divergence.

Analysis of all quantitative data pooling together demonstrated that the level of niche divergence was correlated positively with the level of genetic divergence and negatively with the level of differences in position of geographic ranges. These relations are well described by the next linear regression equation: $Nd = 1.0158 + 0.5766 \pm 0.1213 \times Gd - 0.0218 \pm 0.0038 \times Rd$, where Nd is the niche

divergence, Gd is genetic divergence, and Rd is geographic range difference. The regression is highly significant: $r = 0.331$, $r^2 = 0.109$, adjusted $r^2 = 0.105$, $F(2,420) = 25.783$, $p < 00000$.

Frequency of qualitative types of niche evolution (divergence, convergence, equivalence) was found to differ depending on genetic and geographic relations of the compared forms (Fig. 1). Among forms with allopatric distribution, divergence was less frequent, while convergence was more frequent between intra-specific genetic lineages than between closely-related or distant species. Among forms with parapatric distribution, frequency of divergence gradually increased and frequencies of convergence and equivalence gradually decreased from intra-specific genetic lineages via closely-related to distant species. Among species with allopatric distribution, frequencies of divergence, convergence and equivalence in closely-related and distant species pairs were similar.

4. Discussion

Results of the presented analysis generally support the first of the tested hypotheses that niche divergence increases with time since speciation events. It was demonstrated above that the level of niche divergence was positively correlated with genetic distance between compared taxa. Original hypothesis (Peterson et al., 1999) postulated that ecological niches evolve little at or around the time of speciation events, whereas niche differences are accumulated subsequently. Nevertheless, I found that statistically significant niche divergence at intra-specific level, i. e. before speciation events, occurred approximately in one third of the cases analyzed. In most of these cases, the level of divergence was relatively low (index values less than 1.1) and only in three cases it was significantly higher. Two of the last three

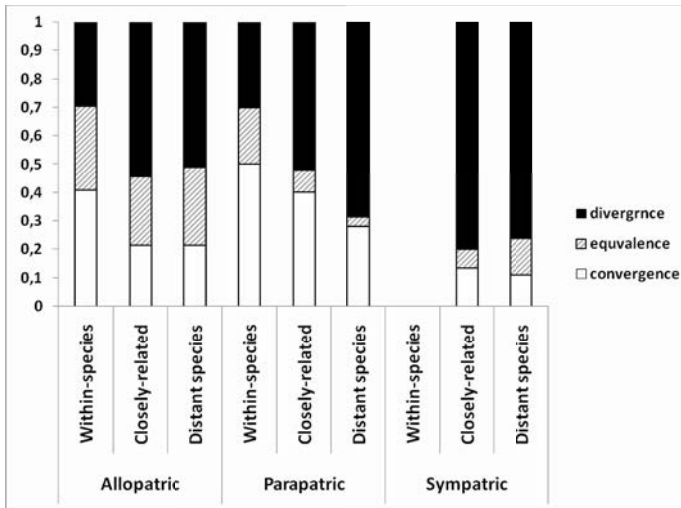


Fig. 1. Frequency distribution of different types of niche evolution in the groups with different levels of genetic and geographic differentiation.

Рис. 1. Частотное распределение различных типов эволюции ниш в группах с различными уровнями генетической и географической дифференциации.

cases (genetic lineages of *M. longicaudus*) can be considered as belonging to not within-species level but rather to different cryptic species, because genetic distances between compared forms are noticeably higher than it is typical for intra-specific forms of mammals (Baker, Bradley, 2006). Only in one case (genetic lineages of *Ch. nivalis*) this level was established for definitely within-species level. These findings allow suggesting that niche evolution can start with population differentiation and that speciation events are not critical thresholds in this process.

Some authors (Wiens, Graham, 2005; Kalkvik et al., 2012) did not distinguish convergence and equivalence of niches considering both as niche conservatism, which may be correct at least in some cases. For example, realized niches of two closely related allopatric forms with relatively small geographic ranges can represent only minor parts of a large fundamental niche. In this case, convergence of realized niches corre-

sponds to equivalence of fundamental niches. Probably, this explanation can be applied to the cases of high level of niche convergence between different within-species genetic lineages (as it was found in *M. californicus* and *M. agrestis*). However, cases of the high level of niche convergence between sympatric species in pairs (*M. longicaudus* — *M. montanus*), (*M. pennsylvanicus* — *M. pine-torum*), (*Ch. gud* — *M. daghestanicus*), and (*M. agrestis* — *M. subterraneus*) seem to represent the true deep convergence of fundamental niches.

Results of this analysis also support the second of the tested hypotheses that niche divergence is higher between sympatric than between allopatric taxa. It was demonstrated above that the frequency of niche divergence was higher among species with allopatric distribution than among species with sympatric or parapatric distribution. The finding that the level of niche divergence was negatively correlated with the standardized distance be-

tween geographic ranges of compared taxa also may be considered as a support for this hypothesis. However, only increase of the niche divergence with decrease of standardized distances between geographic ranges from 1 to 0 is the real hypothesis support. From the other hand, decrease of the niche divergence with increase of standardized distances between geographic ranges from 1 to higher positive values is an obvious result of spatial auto-correlation of environments, when any niche divergence became low relative to progressively increasing differences in the background environments.

All these results together indicate a significant role of interspecific competition and competitive exclusion in ecological niche and geographic range evolution. It seems clear that some initial level of niche divergence is a necessary condition providing possibility of co-occurrence and sympatric distribution of a pair of species. Before achieving this level of niche divergence, strong interspecific competition prevents co-occurrence by competitive exclusion. On the other hand, moderate interspecific competition at sympatry can be effective driver of any further niche divergence.

The cases of high level of niche convergence between sympatric species can be explained by niche divergence in other respects not detected by the current analysis. As all species considered here have similar foraging adaptations, divergence of their trophic niches seems unlikely. The most probable explanation of this phenomenon is differentiation by micro-habitat use: for example, rocky and meadow micro-habitats in the case of *M. longicaudus* and *M. montanus* or meadow and forest micro-habitats in the case of *M. pennsylvanicus* and *M. pinetorum*. Unfortunately, this ecological feature cannot be detected at the spatial scale applied in this study.

Acknowledgements

I am grateful to V. Lebedev (Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University), F. Zachos and K. Spreitzer (Naturhistorisches Museum Wien), B. Kryštufek (Slovenian Museum of Natural History, Ljubljana), and M.V. Vinarski (Omsk State Pedagogical University) for information on localities of specimens.

This is publication no. 896 of the Mitrani Department of Desert Ecology.

References

- Abrams P.A., Cortez M.H. 2015. Is competition needed for ecological character displacement? Does displacement decrease competition?— *Evolution*, 69 (12): 3039–3053.
- Ackermann M., Doebeli M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification.— *Evolution*, 58 (12): 2599–2612.
- Anderson R.P., Raza A. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. — *Journal of Biogeography*, 37 (7): 1378–1393.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A. et al. 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequence. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 99 (3): 595–613.
- Bannikova A.A., Sighazeva A.M., Malikov V.G. et al. 2013. Genetic diversity of *Chionomys* genus (Mammalia, Arvicolinae) and comparative phylogeography of snow voles. — *Russian Journal of Genetics*, 49 (5): 561–575.
- Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B. et al. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. — *Global Ecology and Biogeography*, 21 (4): 481–497.
- Brunhoff C., Galbreath K.E., Fedorov V.B. et al. 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implica-

- tions for late Quaternary biogeography of high latitudes. — *Molecular Ecology*, 12 (4): 957–968.
- Buzan E.V., Krystufek B., Hänfling B., Hutchinson W.F. 2008. Mitochondrial phylogeny of Arvicolinae using comprehensive taxonomic sampling yields new insights. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 (4): 825–835.
- Castiglia R., Annesi F., Kryštufek B. et al. 2009. The evolutionary history of a mammal species with a highly fragmented range: the phylogeography of the European snow vole. — *Journal of Zoology*, 279 (3): 243–250.
- Colwell R.K. 1992. Niche: a bifurcation in the conceptual lineage of the term. — Keller E.F., Lloyd E.A. (eds). *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge: Harvard University Press. P. 241–248.
- Conroy C.J., Cook J.A. 2000. Phylogeography of a postglacial colonizer: *Microtus longicaudus* (Rodentia: Muridae). — *Molecular Ecology*, 9 (2): 165–175.
- Conroy C.J., Neuwald J.L. 2008. Phylogeographic study of the California vole, *Microtus californicus*. — *Journal of Mammalogy*, 89 (3): 755–767.
- Devictor V., Clavel J., Julliard R. et al. 2010. Defining and measuring ecological specialization. — *Journal of Applied Ecology*, 47 (1): 15–25.
- Dennis R.L.H., Williams W.R., Shreeve T.O. 1998. Faunal structures among European butterflies: evolutionary implications of bias for geography, endemism and taxonomic affiliation. — *Ecography*, 21 (2): 181–203.
- Diamond J.M. 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. — *Science*, 179 (4075): 759–769.
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T. et al. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. — *Diversity and Distributions*, 17 (1): 43–57.
- Elton C.S. 1927. *Animal ecology*. London: Sidgwick and Jackson. 260 p.
- Graham C.H., Ron S.R., Santos J.C., Schneider C.J. and Moritz C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in *Dendrobate* frogs. — *Evolution*, 58 (8): 1781–1793.
- Grinnell G. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. — *Auk*, 34 (4): 427–433.
- Hardin G. 1960. The competitive exclusion principle. — *Science*, 131 (3409): 1292–1297.
- Hausdorf B., Henning C. 2003. Biotic element analysis in biogeography. — *Systematic Biology*, 52 (5): 717–723.
- Herman J.S., Searle J.B. 2011. Post-glacial partitioning of mitochondrial genetic variation in the field vole. — *Proceedings of the Royal Society, ser. B*, 278 (1724): 3601–3607.
- Higgins D.G., Thompson J.D., Gibson T. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. — *Nucleic Acids Research*, 22 (22): 4673–4680.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L. et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. — *International Journal of Climatology*, 25 (15): 1965–1978.
- Holt R.D. 1996. Demographic constraints in evolution: towards unifying the evolutionary theories on senescence and niche conservatism. — *Evolutionary Ecology*, 10 (1): 1–11.
- Holt R.D., Gaines M.S. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: Implications for the evolution of fundamental niches. — *Evolutionary Ecology*, 6 (5): 433–447.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. — *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
- Jaarola M., Martínková N., Gündüz İ. et al. 2004. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33 (3): 647–663.
- Jaarola M., Searle J.B. 2002. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. — *Molecular Ecology*, 11 (12): 2613–2621.
- Jaarola M., Searle J.B. 2004. A highly divergent mitochondrial DNA lineage of *Microtus agrestis* in southern Europe. — *Heredity*, 92 (3): 228–234.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O. et al. 1984. The Grinnellian niche of the wood thrush. — *American Naturalist*, 124 (1): 17–30.

- Kalkvik H.M., Stout I.J., Doonan T.J., Parkinson C.L. 2012. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group. — *Ecography*, 35 (1): 54–64.
- Kawecki T.J. 2008. Adaptation to marginal habitats. — *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39: 321–342.
- Knouft J.H., Losos J.B., Glor R.E., Kolbe J.J. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. — *Ecology*, 87 (sp7): S29–S38.
- Kohli B.A., Speer K.A., Kilpatrick C.W. et al. 2014. Multilocus systematics and non-punctuated evolution of Holarctic Myodini (Rodentia: Arvicolinae). — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76: 18–29.
- Krasnov B.R., Mouillot D., Shenbrot G.I. et al. 2010. Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most? — *International Journal for Parasitology*, 40 (7): 807–817.
- Leibold M.A. 1995. The niche concept revisited: Mechanistic models and community context. — *Ecology*, 76 (5): 1371–1382.
- Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Abramson N.I. et al. 2010. Geographic variation of *Microtus middendorffii* (Cricetidae, Arvicolinae, Rodentia) sensu lato studied by craniometrical and mitochondrial features. — *Russian Journal of Theriology*, 9 (2): 71–81.
- MacArthur R.H. 1968. The theory of the niche. — Lewontin K.C. (ed.). *Population biology and evolution*. Syracuse: Syracuse University Press. P. 159–176.
- Mayr E. 1965. *Animal species and evolution*. London: Oxford University Press. 797 p.
- McCormack J.E., Zellmer A.J., Knowles L.L. 2010. Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation? Insights from tests with niche models. — *Evolution*, 64 (5): 1231–1244.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W. et al. 1999. *The atlas of European mammals*. London: T & AD Poyser Ltd. 484 p.
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O., Randin C.F. 2008. Niche dynamics in space and time. — *Trends in Ecology & Evolution*, 23 (3): 149–158.
- Peterson A.T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. — *Journal of Biogeography*, 38 (5): 817–827.
- Peterson A.T., Holt R.D. 2003. Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. — *Ecology Letters*, 6: 774–782.
- Peterson A.T., Soberón J., Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. — *Science*, 285 (5431): 1265–1267.
- Petrova T.V., Zakharov E.S., Samiya R., Abramson N.I. 2015. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences: an echo of Pleistocene prosperity. — *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53 (2): 97–108.
- Pettorelli N., Vik J.O., Mysterud A. et al. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. — *Trends in Ecology & Evolution*, 20 (9): 503–510.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. — *Ecological Modelling*, 190 (3–4): 231–259.
- Phillips S.J., Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. — *Ecography*, 31 (2): 161–175.
- Proulx S.R. 1999. Mating systems and the evolution of niche breadth. — *American Naturalist*, 154 (1): 89–98.
- Pulliam H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. — *Ecology Letters*, 3 (4): 349–361.
- Roughgarden J.H. 1972. Evolution of niche width. — *American Naturalist*, 106 (952): 683–718.
- Rovatsos M.T., Giagia-Athanasopoulou E.B. 2012. Taxonomical status and phylogenetic relations between the “thomasi” and “atti-

- cus” chromosomal races of the underground vole *Microtus thomasi* (Rodentia, Arvicolinae). — *Mammalian Biology*, 77 (1): 6–12.
- Shenbrot G. 2013. Geographic range, morphometric variation and niche differentiation in greater Egyptian gerboa, *Jaculus orientalis*. — *Mammalia*, 77 (3): 317–328.
- Shenbrot G., Feldstein T., Meiri S. 2016. Are cryptic species of the Lesser Egyptian Jerboa, *Jaculus jaculus* (Rodentia, Dipodidae), really cryptic? Re-evaluation of their taxonomic status with new data from Israel and Sinai. — *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, in press (doi: 10.1111/jzs.12121).
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. 2005. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft. 336 p.
- Soberon J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. — *Ecology Letters*, 10 (12): 1115–1123.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. — *Molecular Biology and Evolution*, 30 (12): 2725–2729.
- Thanou E., Tryfonopoulos G., Chondropoulos B., Fraguedakis-Tsolis S. 2012. Comparative phylogeography of the five Greek vole species infers the existence of multiple South Balkan subrefugia. — *Italian Journal of Zoology*, 79 (3): 363–376.
- Tryfonopoulos G., Thanou E., Chondropoulos B., Fraguedakis-Tsolis S. 2008. mtDNA analysis reveals the ongoing speciation of Greek populations of *Microtus (Terricola) thomasi* (Arvicolidae, Rodentia). — *Biological Journal of the Linnean Society*, 95 (1): 117–130.
- Vandermeer J.H. 1972. Niche theory. — *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 3: 107–132.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. — *Evolution*, 62 (11): 2868–2883.
- Warren D.L., Seifert S.N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. — *Ecological Applications*, 21 (2): 335–342.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. 1973. Niche, habitat, and ecotope. — *American Naturalist*, 107 (955): 321–338.
- Wiens J.J., Graham C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. — *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 519–539.

Table 1. Characteristic of data included in the analyses.**Табл. 1.** Характеристика данных, включённых в анализ.

Species	Number of occurrence points	Number of genetic lineages
<i>Alexandromys middendorffii</i>	119	3
<i>Alexandromys oeconomicus</i>	2526	3
<i>Chionomys gud</i>	159	2
<i>Chionomys lasistanius</i>	17	1
<i>Chionomys nivalis</i>	830	2
<i>Chionomys roberti</i>	105	2
<i>Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis</i>	432	6
<i>Lasiopodomys (Stenocranius) kossogolicus</i>	124	1
<i>Lasiopodomys (Stenocranius) raddei</i>	95	1
<i>Microtus (Agricola) agrestis</i>	8843	6
<i>Microtus (Agricola) levernedii</i>	2199	2
<i>Microtus (Agricola) rozianus</i>	43	1
<i>Microtus (Aulacomys) californicus</i>	1315	2
<i>Microtus (Aulacomys) mexicanus</i>	808	1
<i>Microtus (Aulacomys) richardsoni</i>	468	1
<i>Microtus (Herpethomys) guatemalensis</i>	16	1
<i>Microtus (Herpethomys) oaxacensis</i>	19	1
<i>Microtus (Mynomes) canicaudus</i>	56	1
<i>Microtus (Mynomes) longicaudus</i>	3432	5
<i>Microtus (Mynomes) montanus</i>	1839	1
<i>Microtus (Mynomes) oregoni</i>	594	1
<i>Microtus (Mynomes) pennsylvanicus</i>	5887	1
<i>Microtus (Mynomes) townsendii</i>	440	1
<i>Microtus (Orthriomys) chrotorrhinus</i>	194	1
<i>Microtus (Orthriomys) miurus</i>	261	1
<i>Microtus (Pedomys) ochrogaster</i>	1840	1
<i>Microtus (Pedomys) xanthognathus</i>	138	1
<i>Microtus (Pitymys) pinetorum</i>	1006	1

Табл. 1. Ending.

Table 1. Окончание.

Species	Number of occurrence points	Number of genetic lineages
<i>Microtus (Pitymys) quasiater</i>	120	1
<i>Microtus (Terricola) brachycercus</i>	33	1
<i>Microtus (Terricola) daghestanicus</i>	163	1
<i>Microtus (Terricola) duodecimcostatus</i>	742	1
<i>Microtus (Terricola) felteni</i>	26	1
<i>Microtus (Terricola) fingeri</i>	27	1
<i>Microtus (Terricola) gerbei</i>	294	1
<i>Microtus (Terricola) liechtensteini</i>	111	1
<i>Microtus (Terricola) lusitanicus</i>	263	1
<i>Microtus (Terricola) majori</i>	301	1
<i>Microtus (Terricola) multiplex</i>	249	1
<i>Microtus (Terricola) savii</i>	161	1
<i>Microtus (Terricola) subterraneus</i>	4408	3
<i>Microtus (Terricola) tatricus</i>	144	1
<i>Microtus (Terricola) thomasi</i>	163	2

Table 2. Estimations of geographic range differences, niche divergence (mean \pm SD) and genetic divergence between phylogenetic lineages intra-specific in Arvicolini.

Табл. 2. Оценки различий в положении ареалов, дивергенции ниш (среднее \pm стандартное отклонение) и генетической дивергенции между внутривидовыми филетическими линиями Arvicolin.

Pairs of compared forms		Genetic distance	Niche divergence mean \pm SD	Range standardized distance
<i>A. m. middendorffi</i>	<i>A. m. hyperboreus</i>	0.02	1.0642 \pm 0.0308**	1.469
<i>A. m. middendorffi</i>	<i>A. m. rypphaeus</i>	0.027	1.0099 \pm 0.0195 ^{NS}	1.218
<i>A. m. hyperboreus</i>	<i>A. m. rypphaeus</i>	0.031	1.0419 \pm 0.0204**	2.501
<i>A. oeconomus</i> C Eur	<i>A. oeconomus</i> N Eur	0.027	0.9305 \pm 0.0087***	1.17
<i>A. oeconomus</i> C Eur	<i>A. oeconomus</i> C As	0.042	0.9215 \pm 0.0054***	1.663
<i>A. oeconomus</i> C Eur	<i>A. oeconomus</i> Bering	0.042	0.9689 \pm 0.0051***	3.714
<i>A. oeconomus</i> N Eur	<i>A. oeconomus</i> C As	0.04	1.0328 \pm 0.0154**	1.042
<i>A. oeconomus</i> N Eur	<i>A. oeconomus</i> Bering	0.044	0.8578 \pm 0.0133***	2.62
<i>A. oeconomus</i> C As	<i>A. oeconomus</i> Bering	0.031	1.0585 \pm 0.0138***	0.933
<i>Ch. gud</i> NW	<i>Ch. gud</i> SE	0.04	0.9763 \pm 0.0189*	1.046
<i>Ch. nivalis</i> Eur	<i>Ch. nivalis</i> W As	0.014	1.1335 \pm 0.0178***	1.149
<i>Ch. roberti</i> NW	<i>Ch. roberti</i> S	0.023	0.9781 \pm 0.0415 ^{NS}	1.287
<i>L. (S.) gregalis</i> A1	<i>L. (S.) gregalis</i> A2	0.035	1.0398 \pm 0.0157**	0.905
<i>L. (S.) gregalis</i> A1	<i>L. (S.) gregalis</i> A3	0.033	0.9360 \pm 0.0248**	1.116
<i>L. (S.) gregalis</i> A1	<i>L. (S.) gregalis</i> A4	0.033	0.9943 \pm 0.0169 ^{NS}	1.119
<i>L. (S.) gregalis</i> A1	<i>L. (S.) gregalis</i> A5	0.027	0.9762 \pm 0.0040***	1.438

Табл. 2. Continuing.
Table 2. Продолжение.

Pairs of compared forms		Genetic distance	Niche divergence mean ± SD	Range standardized distance
<i>L. (S.) gregalis</i> A1	<i>L. (S.) gregalis</i> A6	0.04	1.0440±0.0062***	1.508
<i>L. (S.) gregalis</i> A2	<i>L. (S.) gregalis</i> A5	0.029	0.9719±0.0091***	2.591
<i>L. (S.) gregalis</i> A3	<i>L. (S.) gregalis</i> A4	0.031	0.7276±0.0465***	0.854
<i>L. (S.) gregalis</i> A4	<i>L. (S.) gregalis</i> A6	0.04	1.0431±0.0150**	1.207
<i>L. (S.) gregalis</i> A	<i>L. (S.) gregalis</i> B	0.086	0.8832±0.0100***	1.034
<i>L. (S.) gregalis</i> B	<i>L. (S.) gregalis</i> C	0.141	0.9778±0.0421 ^{NS}	1.009
<i>M. (A.) agrestis</i> C	<i>M. (A.) agrestis</i> E	0.015	0.9525±0.0055***	0.993
<i>M. (A.) agrestis</i> C	<i>M. (A.) agrestis</i> N Br	0.011	0.9970±0.0032 ^{NS}	1.495
<i>M. (A.) agrestis</i> C	<i>M. (A.) agrestis</i> Scan	0.011	0.9058±0.0079***	1.025
<i>M. (A.) agrestis</i> C	<i>M. (A.) agrestis</i> W	0.014	0.8204±0.0051***	0.898
<i>M. (A.) agrestis</i> E	<i>M. (A.) agrestis</i> N Br	0.014	0.9416±0.0019***	1.638
<i>M. (A.) agrestis</i> E	<i>M. (A.) agrestis</i> Scan	0.014	0.8586±0.0093***	0.934
<i>M. (A.) agrestis</i> Fr	<i>M. (A.) agrestis</i> N Br	0.009	0.9897±0.0020***	2.654
<i>M. (A.) agrestis</i> Fr	<i>M. (A.) agrestis</i> W	0.013	0.9570±0.0121***	1.035
<i>M. (A.) agrestis</i> N Br	<i>M. (A.) agrestis</i> Scan	0.01	0.9994±0.0026 ^{NS}	2.549
<i>M. (A.) agrestis</i> N Br	<i>M. (A.) agrestis</i> W	0.012	1.0506±0.0045***	0.899
<i>M. (A.) agrestis</i> Scan	<i>M. (A.) agrestis</i> W	0.013	0.9421±0.0039***	1.919
<i>M. (A.) levernedtii</i> E	<i>M. (A.) levernedtii</i> W	0.008	1.0042±0.0072 ^{NS}	1.187

Табл. 2. Ending.
Table 2. Окончание.

Pairs of compared forms	Genetic distance	Niche divergence mean \pm SD	Range standardized distance
<i>M. (Au.) californicus</i> N	0.046	0.7879 \pm 0.0093***	0.893
<i>M. (M.) longicaudus</i> Ariz	0.043	1.0137 \pm 0.0029***	7.08
<i>M. (M.) longicaudus</i> Ariz	0.026	0.9869 \pm 0.0021***	6.65
<i>M. (M.) longicaudus</i> Ariz	0.023	0.9729 \pm 0.0058***	2.054
<i>M. (M.) longicaudus</i> Ariz	0.054	1.1085 \pm 0.0093***	2.567
<i>M. (M.) longicaudus</i> C	0.041	1.0101 \pm 0.0023***	3.237
<i>M. (M.) longicaudus</i> C	0.037	0.9587 \pm 0.0059***	1.248
<i>M. (M.) longicaudus</i> C	0.056	1.0175 \pm 0.0055***	1.791
<i>M. (M.) longicaudus</i> Isl	0.02	1.2043 \pm 0.0265***	0.895
<i>M. (M.) longicaudus</i> Isl	0.061	1.0010 \pm 0.0011 ^{NS}	3.992
<i>M. (M.) longicaudus</i> NW	0.057	0.9990 \pm 0.0021 ^{NS}	1.961
<i>M. (T.) subterraneus</i> NWEur	0.034	1.0041 \pm 0.0107 ^{NS}	0.944
<i>M. (T.) subterraneus</i> NWEur	0.041	0.9958 \pm 0.0261 ^{NS}	2.175
<i>M. (T.) subterraneus</i> SEur	0.039	0.9985 \pm 0.0423 ^{NS}	1.122
<i>M. (T.) thomasi thomasi</i>	0.026	1.0182 \pm 0.0249 ^{NS}	1.07

Significance levels of differences from 1: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$, NS – nonsignificant.
Уровни значимости отличий от 1: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$, NS – незначимо.

Table 3. Estimations of niche divergence (below diagonal, mean \pm SD), genetic divergence (first row above diagonal) and geographic range difference (second row above diagonal) among Nearctic species of *Arvicolini*.

Табл. 3. Оценки дивергенции ниш (ниже диагонали, среднее \pm стандартное отклонение), генетической дивергенции (первая строка выше диагонали) и различий в положениях ареалов (вторая строка выше диагонали) междуNearктическими видами *Arvicolini*.

	1	2	3	4	5	6
1		0.155 1.196	0.161 1.311	0.146 1.08	0.149 1.818	0.12 1.783
2	0.9809 \pm 0.0015***		0.143 1.128	0.167 1.026	0.136 3.67	0.132 3.515
3	1.0040 \pm 0.0023*	1.0891 \pm 0.0055***		0.152 1.065	0.152 1.19	0.137 0.981
4	1.1475 \pm 0.0069***	1.0776 \pm 0.0083***	0.9771 \pm 0.0057***		0.125 3.142	0.14 3.317
5	0.9862 \pm 0.0064***	0.9856 \pm 0.0065***	1.0634 \pm 0.0242**	0.9762 \pm 0.0036***		0.108 2.045
6	1.0345 \pm 0.0105***	1.0161 \pm 0.0110*	1.1566 \pm 0.0368***	0.9880 \pm 0.0032***	1.0476 \pm 0.0196**	
7	0.9117 \pm 0.0081***	0.9070 \pm 0.0107***	0.9848 \pm 0.0028***	1.0529 \pm 0.0133***	1.0006 \pm 0.0014 ^{NS}	0.9990 \pm 0.0010 ^{NS}
8	1.3410 \pm 0.0076***	1.2272 \pm 0.0077***	0.9232 \pm 0.0086***	1.2349 \pm 0.0290***	0.8995 \pm 0.0137***	1.0036 \pm 0.0206 ^{NS}
9	1.0054 \pm 0.0017***	1.2336 \pm 0.0071***	0.9910 \pm 0.0082*	1.4622 \pm 0.0327***	0.9836 \pm 0.0062**	1.0083 \pm 0.0121 ^{NS}
10	1.0022 \pm 0.0039 ^{NS}	1.1988 \pm 0.0134***	0.9969 \pm 0.0023**	1.0396 \pm 0.0167**	0.9909 \pm 0.0028***	1.0028 \pm 0.0031 ^{NS}
11	1.2341 \pm 0.0097***	1.1761 \pm 0.0052***	1.0634 \pm 0.0073***	1.5479 \pm 0.0176***	0.9680 \pm 0.0090***	1.0385 \pm 0.0167**
12	0.9385 \pm 0.0045***	1.0151 \pm 0.0080*	1.0103 \pm 0.0018***	1.1570 \pm 0.0138***	0.9982 \pm 0.0020 ^{NS}	0.9991 \pm 0.0017 ^{NS}
13	1.1644 \pm 0.0188***	1.0153 \pm 0.0020***	0.9829 \pm 0.0029***	1.0444 \pm 0.0039***	1.0003 \pm 0.0032 ^{NS}	1.0098 \pm 0.0035**
14	1.0857 \pm 0.0182***	1.0006 \pm 0.0016 ^{NS}	1.0040 \pm 0.0024*	1.0494 \pm 0.0053***	1.0025 \pm 0.0042 ^{NS}	1.0161 \pm 0.0033**
15	1.0810 \pm 0.0035***	1.0690 \pm 0.0022***	1.0230 \pm 0.0049***	1.1902 \pm 0.0113***	0.9815 \pm 0.0058***	1.0199 \pm 0.0085**

Table 3. Continuing.

Табл. 3. Продолжение.

	1	2	3	4	5	6
16	1.3436± 0.0611***	1.0210± 0.0018***	1.0262± 0.0034***	1.1030± 0.0079***	1.0087± 0.0040**	1.0157± 0.0031**
17	0.9974± 0.0041 ^{NS}	1.0061± 0.0011***	1.0141± 0.0025***	1.0595± 0.0038***	1.0545± 0.0063***	1.0309± 0.0061***
18	1.0712± 0.0075***	1.0710± 0.0063***	1.1719± 0.0260***	1.0066± 0.0016***	1.0076± 0.0117 ^{NS}	1.2842± 0.0577***

	7	8	9	10	11	12
1	0.148 1.176	0.161 0.87	0.18 1.065	0.187 1.11	0.182 0.792	0.149 1.074
2	0.155 1.032	0.197 0.674	0.161 0.616	0.186 0.648	0.155 1.227	0.156 0.938
3	0.138 1.726	0.172 0.912	0.144 0.909	0.184 1.472	0.17 0.925	0.131 1.538
4	0.152 0.943	0.158 0.463	0.134 0.394	0.167 0.672	0.158 0.595	0.147 0.724
5	0.171 6.417	0.176 1.703	0.163 2.6	0.171 4.705	0.172 1.615	0.158 4.885
6	0.133 8.876	0.166 1.656	0.152 2.65	0.162 5.432	0.155 1.737	0.133 5.385
7		0.152 0.846	0.102 1.042	0.142 0.143	0.111 1.16	0.05 0.523
8	0.9866± 0.0151 ^{NS}		0.153 0.513	0.169 0.591	0.16 0.465	0.157 0.563
9	0.9124± 0.0079***	0.7358± 0.0076***		0.151 0.831	0.081 0.613	0.088 0.937
10	1.1714± 0.0352***	1.0496± 0.0114***	1.1644± 0.0092***		0.175 0.976	0.138 0.265
11	0.9561± 0.0124***	1.6178± 0.0110***	1.0568± 0.0044***	1.1370± 0.0075***		0.102 1.007
12	1.0616± 0.0332*	1.0796± 0.0100***	1.0789± 0.0084***	1.1170± 0.0353***	1.0421± 0.0064***	
13	1.0118± 0.0051**	1.1336± 0.0093***	1.0101± 0.0029***	1.0120± 0.0034***	1.2264± 0.0300***	1.0087± 0.0037**

Table 3. Continuing.

Табл. 3. Продолжение.

	7	8	9	10	11	12
14	0.9904± 0.0023***	1.3905± 0.0175***	1.0271± 0.0026***	1.0037± 0.0028*	1.2479± 0.0152***	0.9982± 0.0026 ^{NS}
15	0.9986± 0.0038 ^{NS}	1.2432± 0.0070***	1.0831± 0.0043***	1.0426± 0.0021***	1.0002± 0.0067 ^{NS}	1.0248± 0.0018***
16	0.9859± 0.0027***	1.5550± 0.0270***	1.0464± 0.0044***	1.0395± 0.0039***	1.7019± 0.0387***	1.0311± 0.0042***
17	0.9906± 0.0060*	1.0432± 0.0029***	1.0110± 0.0014***	0.9970± 0.0016***	0.8402± 0.0066***	0.9926± 0.0019***
18	1.0044± 0.0014***	1.1327± 0.0140***	1.0446± 0.0047***	1.0149± 0.0014***	1.1689± 0.0148***	1.0070± 0.0012***

	13	14	15	16	17	18
1	0.122 1.223	0.152 0.281	0.167 1.093	0.224 0.79	0.16 1.279	0.13 1.68
2	0.149 2.807	0.166 2.284	0.143 1.773	0.172 1.586	0.159 2.077	0.15 2.75
3	0.132 1.625	0.165 2.184	0.164 0.95	0.162 1.705	0.163 1.183	0.15 0.88
4	0.15 1.503	0.165 0.718	0.166 0.855	0.167 1.014	0.15 1.419	0.13 2.6
5	0.152 2.075	0.167 4.851	0.171 1.817	0.149 3.764	0.137 2.446	0.14 1.76
6	0.108 2.16	0.137 5.151	0.138 1.892	0.236 3.868	0.124 2.162	0.12 1.1
7	0.134 2.181	0.153 2.41	0.159 1.488	0.145 1.711	0.168 2.338	0.15 5.9
8	0.158 1.329	0.174 0.849	0.191 0.849	0.152 0.729	0.196 1.119	0.17 1.66
9	0.143 1.474	0.172 1.465	0.163 0.816	0.148 1.121	0.169 1.198	0.16 2.1
10	0.168 1.95	0.165 1.864	0.182 1.274	0.168 1.289	0.189 2.148	0.18 4.1
11	0.148 0.577	0.156 0.774	0.169 0.411	0.159 0.519	0.189 0.59	0.16 1.47

Table 3. Ending.**Табл. 3.** Окончание.

	13	14	15	16	17	18
12	0.127	0.156	0.157	0.132	0.175	0.16
	2.051	1.613	1.301	1.322	2.229	4.19
13		0.145	0.14	0.223	0.149	0.15
		2.387	1.055	1.268	0.812	2.03
14	1.0848± 0.0071***		0.162 1.503	0.247 0.637	0.159 2.284	0.13 4.31
	0.9870± 0.0099*	1.0745± 0.0039***		0.235 1.072	0.169 0.498	0.17 1.64
16	1.0926± 0.0228***	1.0538± 0.0443*	1.1045± 0.0123***		0.271 1.483	0.24 3.31
	1.1163± 0.0261***	1.0543± 0.0038***	1.0855± 0.0139***	1.0461± 0.0069***		0.1 1.65
18	1.0004± 0.0026 ^{NS}	1.0013± 0.0026 ^{NS}	1.0445± 0.0038***	1.0142± 0.0026***	1.0303± 0.0031***	

Species / Виды. 1 – *A. oeconomus*, 2 – *M. (Au.) californicus*, 3 – *M. (Au.) mexicanus*, 4 – *M. (Au.) richardsoni*, 5 – *M. (H.) guatemalensis*, 6 – *M. (H.) oaxacensis*, 7 – *M. (My.) canicaudus*, 8 – *M. (My.) longicaudus*, 9 – *M. (My.) montanus*, 10 – *M. (My.) oregoni*, 11 – *M. (My.) pennsylvanicus*, 12 – *M. (My.) townsendii*, 13 – *M. (O.) chrotorrhinus*, 14 – *M. (O.) miurus*, 15 – *M. (Pe.) ochrogaster*, 16 – *M. (Pe.) xanthognathus*, 17 – *M. (Pi.) pinetorum*, 18 – *M. (Pi.) quasiater*.

Significance levels as in Table 2 / **Уровни значимости** как в Табл. 2.

Table 4. Estimations of niche divergence (below diagonal, mean±SD), genetic divergence (first row above diagonal) and geographic range difference (second row above diagonal) among species of *Chionomys*, *Agricola*, and *Terricola*.

Табл. 4. Оценки дивергенции ниш (ниже диагонали, среднее ± стандартное отклонение), генетической дивергенции (первая строка выше диагонали) и различий в положении ареалов (вторая строка выше диагонали) между видами *Chionomys*, *Agricola* и *Terricola*.

	1	2	3	4	5	6	7
1		0.136 1.66	0.15 0.99	0.146 0.228	0.211 1.461	0.198 2.101	0.205 7.565
2	1.0433± 0.0325*		0.158 0.881	0.143 0.125	0.217 1.707	0.226 2.193	0.227 8.545
3	1.0829± 0.0223***	1.0613± 0.0333*		0.116 0.806	0.197 0.672	0.179 0.403	0.183 0.93
4	1.1775± 0.0593**	1.3077± 0.1050**	1.0159± 0.0193 ^{NS}		0.168 1.427	0.167 2.068	0.172 7.444
5	1.1050± 0.0120***	1.5421± 0.1050***	1.1333± 0.0078***	0.9975± 0.0162 ^{NS}		0.066 1.002	0.07 1.136
6	1.1536± 0.0156***	1.0953± 0.0148***	1.0310± 0.0154**	1.0321± 0.0140**	0.7684± 0.0038***		0.04 1.01
7	1.0003± 0.0028 ^{NS}	0.9940± 0.0060 ^{NS}	0.9709± 0.0217*	0.9962± 0.0050 ^{NS}	0.9849± 0.0119*	1.0051± 0.0185 ^{NS}	
8	0.9974± 0.0056 ^{NS}	1.0257± 0.0122**	1.1405± 0.0217***	1.0131± 0.0083*	0.9981± 0.0197 ^{NS}	1.0987± 0.0211***	1.0047± 0.0119 ^{NS}
9	0.7969± 0.0319***	1.0561± 0.0605 ^{NS}	1.1797± 0.0291***	0.9411± 0.0511*	1.0646± 0.0103***	1.0356± 0.0099***	0.9938± 0.0057*
10	0.9886± 0.0025***	1.0021± 0.0095 ^{NS}	1.1103± 0.0126***	1.0078± 0.0071*	0.8852± 0.0045***	0.9271± 0.0171***	1.0318± 0.0287*
11	1.0420± 0.0107***	0.9931± 0.0124 ^{NS}	1.3231± 0.0688***	1.0267± 0.0228*	1.0305± 0.0186*	1.2141± 0.0340***	0.9916± 0.0100 ^{NS}
12	0.9988± 0.0116 ^{NS}	1.1059± 0.0363**	1.4783± 0.0473***	1.0032± 0.0252 ^{NS}	0.9279± 0.0246**	0.9384± 0.0202***	1.0037± 0.0094 ^{NS}
13	1.0032± 0.0032 ^{NS}	0.9940± 0.0111 ^{NS}	1.0874± 0.0107***	1.0135± 0.0082*	0.9329± 0.0075***	1.0050± 0.0212 ^{NS}	0.9784± 0.0132*
14	1.0269± 0.0109**	1.0373± 0.0180**	1.0144± 0.0208 ^{NS}	0.9696± 0.0170*	1.0506± 0.0093***	1.2755± 0.0281***	0.9991± 0.0042 ^{NS}
15	0.9857± 0.0034***	0.9865± 0.0091*	1.0461± 0.0123***	0.9773± 0.0046***	0.9300± 0.0076***	1.0362± 0.0208*	0.9946± 0.0386 ^{NS}

Table 4. Continuing.
Табл. 4. Продолжение.

	1	2	3	4	5	6	7
16	1.1720± 0.0423***	1.2625± 0.0815***	1.2901± 0.0236***	0.8280± 0.0397***	0.9636± 0.0126**	1.0115± 0.0091*	0.9829± 0.0055***
17	0.9961± 0.0075 ^{NS}	1.0356± 0.0221*	0.8834± 0.0208***	0.9460± 0.0117***	1.0432± 0.0081***	1.3850± 0.0428***	0.9920± 0.0093 ^{NS}
18	1.0132± 0.0065**	1.0599± 0.0142***	1.1687± 0.0223***	1.0202± 0.0088**	1.0239± 0.0083**	1.2237± 0.0239***	1.0093± 0.0089*
19	1.1742± 0.0256***	1.1669± 0.0294***	1.0990± 0.0135***	0.9984± 0.0211 ^{NS}	0.5927± 0.0045***	0.7743± 0.0047***	0.9945± 0.0186 ^{NS}
20	1.0407± 0.0077***	1.0138± 0.0179 ^{NS}	1.1080± 0.0168***	0.9958± 0.0074 ^{NS}	1.3036± 0.0168***	0.9287± 0.0090***	0.9993± 0.0027 ^{NS}
21	1.0308± 0.0057***	1.0221± 0.0157*	1.5225± 0.0391***	0.9973± 0.0069 ^{NS}	1.0342± 0.0095***	1.1362± 0.0115***	1.0067± 0.0074 ^{NS}

	8	9	10	11	12	13	14
1	0.204 4.496	0.207 0.137	0.207 3.109	0.216 3.996	0.218 1.831	0.208 5.985	0.2 3.782
2	0.201 4.065	0.202 0.249	0.188 3.213	0.2 4.073	0.211 1.01	0.185 6.867	0.198 3.904
3	0.16 0.701	0.169 0.74	0.149 0.677	0.165 0.39	0.196 0.867	0.158 0.681	0.14 0.512
4	0.175 3.473	0.166 0.2	0.148 2.966	0.173 3.351	0.163 0.84	0.146 6.067	0.14 3.456
5	0.176 1.228	0.172 1.472	0.165 1.017	0.154 1.118	0.164 1.301	0.161 0.93	0.151 0.892
6	0.155 1.616	0.162 2.101	0.15 0.413	0.134 1.276	0.157 1.701	0.14 0.305	0.13 0.601
7	0.17 5.261	0.16 7.52	0.154 0.716	0.137 9.831	0.153 6.268	0.139 1.288	0.132 4.173
8		0.15 4.452	0.107 1.661	0.115 1.306	0.135 2.522	0.103 3.242	0.098 1.811
9	1.0111± 0.0077*		0.132 3.083	0.132 4.115	0.107 1.184	0.112 5.857	0.108 3.686
10	1.0061± 0.0288 ^{NS}	0.9705± 0.0042***		0.098 2.273	0.131 2.517	0.082 0.504	0.079 1.3
11	1.0184± 0.0125*	1.0544± 0.0158***	1.0848± 0.0196***		0.08 6.202	0.121 2.27	0.083 1.484

Table 4. Continuing.
Табл. 4. Продолжение.

	8	9	10	11	12	13	14
12	1.0123± 0.0188 ^{NS}	1.0798± 0.0255 ^{***}	1.0016± 0.0138 ^{NS}	1.0516± 0.0065 ^{***}		0,112 4.841	0.11 2.466
13	1.0623± 0.0118 ^{***}	1.0043± 0.0047 ^{NS}	1.1512± 0.0233 ^{***}	0.9948± 0.0271 ^{NS}	1.0325± 0.0119 ^{**}		0.064 2.442
14	1.0183± 0.0101 [*]	0.9746± 0.0169 [*]	0.9846± 0.0078 [*]	1.1056± 0.0140 ^{***}	1.0119± 0.0156 ^{NS}	1.1239± 0.0260 ^{***}	
15	1.0101± 0.0167 ^{NS}	0.9795± 0.0043 ^{***}	1.4328± 0.0425 ^{***}	1.0087± 0.0100 ^{NS}	1.0103± 0.0140 ^{NS}	0.8889± 0.0211 ^{***}	0.9997± 0.0033 ^{NS}
16	1.0232± 0.0079 ^{***}	1.3902± 0.0656 ^{***}	0.9819± 0.0041 ^{***}	1.1189± 0.0304 ^{***}	0.9654± 0.0242 [*]	1.0060± 0.0045 [*]	1.0108± 0.0211 ^{NS}
17	1.0638± 0.0183 ^{***}	0.9577± 0.0081 ^{***}	0.8974± 0.0114 ^{***}	1.1577± 0.0387 ^{***}	0.9558± 0.0171 ^{**}	1.0109± 0.0080 [*]	1.1437± 0.0307 ^{***}
18	1.1640± 0.0477 ^{***}	1.0078± 0.0081 ^{NS}	0.9314± 0.0116 ^{***}	1.1198± 0.0132 ^{***}	1.0174± 0.0224 ^{NS}	1.0622± 0.0069 ^{***}	0.9724± 0.0255 [*]
19	1.0798± 0.0174 ^{***}	1.0653± 0.0152 ^{***}	0.9578± 0.0072 ^{***}	1.2202± 0.0420 ^{***}	0.8738± 0.0338 ^{***}	1.0215± 0.0103 ^{**}	1.1132± 0.0181 ^{***}
20	1.0115± 0.0043 ^{**}	1.0010± 0.0078 ^{NS}	0.9894± 0.0029 ^{***}	1.0466± 0.0123 ^{***}	1.0193± 0.0063 ^{***}	1.0009± 0.0026 ^{NS}	0.9845± 0.0121 [*]
21	1.0139± 0.0195 ^{NS}	1.0617± 0.0087 ^{***}	1.0302± 0.0087 ^{***}	1.1181± 0.0708 [*]	1.0433± 0.0375 [*]	1.0431± 0.0053 ^{***}	1.0374± 0.0073 ^{***}

	15	16	17	18	19	20	21
1	0.211 4.513	0.185 0.189	0.198 4.434	0.212 4.712	0.211 1.3	0.205 2.659	0.21 4.08
2	0.19 4.701	0.183 0.325	0.179 4.81	0.202 4.67	0.224 1.596	0.202 2.953	0.186 3.238
3	0.159 0.778	0.146 0.664	0.128 0.654	0.167 0.648	0.18 0.309	0.156 0.625	0.155 0.567
4	0.17 4.329	0.144 0.078	0.15 4.285	0.18 4.068	0.165 1.31	0.155 2.66	0.157 2.77
5	0.169 1.058	0.168 1.337	0.173 1.007	0.19 1.012	0.165 0.424	0.18 0.824	0.184 1.176
6	0.159 0.639	0.139 1.958	0.153 0.456	0.167 1.025	0.153 0.47	0.143 1.24	0.166 1.207

Table 4. Ending.

Табл. 4. Окончание.

	15	16	17	18	19	20	21
7	0.163	0.138	0.157	0.165	0.157	0.149	0.165
	0.336	6.838	3.188	3.258	1.3	5.645	4.908
8	0.118	0.138	0.114	0.054	0.145	0.119	0.109
	2.596	3.925	1.642	1.026	1.235	5.315	1.242
9	0.146	0.125	0.128	0.156	0.096	0.145	0.133
	4.473	0.185	4.372	4.622	1.306	2.587	3.955
10	0.052	0.108	0.094	0.108	0.137	0.107	0.107
	0.261	2.893	0.869	1.028	0.84	1.967	1.803
11	0.094	0.125	0.082	0.108	0.123	0.086	0.081
	3.886	3.785	2.852	2.296	0.761	2.134	0.546
12	0.138	0.126	0.128	0.134	0.054	0.123	0.116
	3.678	1.028	3.243	3.008	1.064	1.946	2.057
13	0.088	0.103	0.079	0.109	0.111	0.084	0.077
	0.608	5.316	1.335	1.67	0.854	3.645	3.116
14	0.086	0.102	0.058	0.098	0.106	0.083	0.074
	2.124	3.311	1	0.643	0.582	2.365	1.138
15		0.108	0.1	0.115	0.137	0.112	0.099
		4.21	1.53	1.681	1.053	3.086	2.716
16	0.9697±		0.119	0.145	0.121	0.117	0.135
	0.0034***		3.944	4.095	1.214	2.272	3.006
17	0.9567±	0.9741±		0.115	0.12	0.085	0.077
	0.0065***	0.0108**		0.437	0.671	2.21	1.777
18	1.0087±	1.0326±	1.2029±		0.145	0.113	0.11
	0.0075*	0.0087***	0.0382***		0.717	2.225	1.527
19	0.9415±	1.0085±	1.0906±	1.1350±		0.13	0.119
	0.0130***	0.0138 ^{NS}	0.0202***	0.0113***		0.302	0.774
20	0.9792±	1.0554±	0.8394±	1.0217±	1.1631±		0.091
	0.0035***	0.0116***	0.0407***	0.0040***	0.0212***		2.307
21	0.9984±	1.1017±	1.1017±	1.0661±	1.2263±	1.0328±	
	0.0066 ^{NS}	0.0093***	0.0140***	0.0117***	0.0141***	0.0039***	

Species / Виды. 1 – *Ch. gud*, 2 – *Ch. lasistanius*, 3 – *Ch. nivalis*, 4 – *Ch. roberti*, 5 – *M. (A.) agrestis*, 6 – *M. (A.) levernedii*, 7 – *M. (A.) rozianus*, 8 – *M. (T.) brachycercus*, 9 – *M. (T.) daghestanicus*, 10 – *M. (T.) duodecimcostatus*, 11 – *M. (T.) felteni*, 12 – *M. (T.) fingeri*, 13 – *M. (T.) gerbei*, 14 – *M. (T.) liechtensteini*, 15 – *M. (T.) lusitanicus*, 16 – *M. (T.) majori*, 17 – *M. (T.) multiplex*, 18 – *M. (T.) savii*, 19 – *M. (T.) subterraneus*, 20 – *M. (T.) tatricus*, 21 – *M. (T.) thomasi*.

Significance levels as in Table 2 / **Уровни значимости** как в Табл. 2.

Table 5. Estimations of niche divergence (below diagonal, mean \pm SD), genetic divergence (first row above diagonal) and geographic range difference (second row above diagonal) among some Palaearctic species of Arvicolini.

Табл. 5. Оценки дивергенции ниш (ниже диагонали, среднее \pm стандартное отклонение), генетической дивергенции (первая строка выше диагонали) и различий в положении ареалов (вторая строка выше диагонали) между некоторыми палеарктическими видами Arvicolini.

	1	2	3	4	5
1		0.102 0.15	0.165 1.811	0.171 0.353	0.151 0.533
2	1.1511 \pm 0.0243***		0.151 1.011	0.166 0.233	0.156 0.297
3	0.9426 \pm 0.0038***	1.0951 \pm 0.0060***		0.176 1.179	0.197 0.672
4	1.2930 \pm 0.0506***	1.7887 \pm 0.0429***	0.9486 \pm 0.0065***		0.218 0.348
5	1.1653 \pm 0.0202***	1.5690 \pm 0.0185***	1.1333 \pm 0.0078***	1.7646 \pm 0.0424***	

Species/Виды. 1 – *A. middendorffi*, 2 – *A. oeconomus*, 3 – *Ch. nivalis*, 4 – *L. (S.) gregalis*, 5 – *M. (A.) agrestis*.

Significance levels as in Table 2. / **Уровни значимости** как в Табл. 2.

РАЗНООБРАЗИЕ СОЦИАЛЬНЫХ СТРУКТУР У EQUIDAE (PERISSODACTYLA, MAMMALIA)*

Н.Н. Спасская

Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова; equusnns@mail.ru

В работе представлен обзор разнообразия социальных структур у видов семейства Equidae на основании литературных данных (более 140 источников) и оригинальных многолетних наблюдений популяции одичавших лошадей. Показана существенная внутривидовая вариабельность как на уровне подвидов, так и на уровне отдельных популяций. Предполагается возможность представления социальных образований внутри семейства в терминах гомологических рядов изменчивости. Выявленные особенности опровергают устоявшийся дихотомический подход к анализу пространственно-социальной организации Equidae, существующий с 1970-х гг. Обсуждены факторы, которые влияют на пластичность пространственно-социальной организации на популяционном и видовом уровнях.

DIVERSITY OF THE SOCIAL ORGANIZATION IN THE EQUIDAE (PERISSODACTYLA, MAMMALIA)

N.N. Spasskaya

Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University; equusnns@mail.ru

The article provides an overview of the diversity of the social organization in the species of the family Equidae based on both published data (more than 100 sources) and the original long-term observations on a feral horse population (Vodny Isl., “Rostovsky” Natural Reserve). An essential intraspecific variability at the levels of both subspecies and particular populations is shown. A possibility to represent the diversity of social patterns within the family in the form of homological series is suggested. An important aspect of the functioning of the social structure is the group stability, viz. permanence of its membership and duration of its existence. The revealed features refute strictly dichotomous interpretation of spatial and social organization in Equidae established since 1970s. The factors that affect plasticity of the spatial and social organization at population and species levels are discussed.

A possible way of forming of a highly flexible social structure in the family Equidae is discussed. Its evolution is carried out within a channel delimited by a combination of restricted number of social and behavioral stereotypes. The formation of a particular social structure in particular equid population is determined by a combination of both external (environment) and internal (population) factors. In general, diversity of social and territorial behavior patterns in Equidae reflects diversity of the joint effects of these factors.

The following large-scale classification is suggested to describe diversity of social organization in the Equidae:

group is a stable and long existing social unit, while **grouping** is a social unit with non-constant membership and short duration;

harem, harem group/grouping consists of a single mature male and several females with offspring;

bachelor group/grouping is a union of several males of different ages;

mixed group/grouping is a union of individuals of both different sex and age;

herd is a second order (level) social unit combining several groups/groupings of varying membership; it is temporary in most cases.

It is emphasized that the study of social and territorial behavior of the horses should employ a specific techniques based on combination of individual identification of the animals and long-term (comparable to the individual animal life span) observations in nature with a minimal human intervention.

Начиная с 1960-х гг. интерес к социальному поведению животных начал расти, достигнув пика в 1980–1990 гг. Именно тогда были проведены многочисленные полевые исследования представителей семейства Equidae, выявлены основные характерные черты их социального поведения. Ещё в 1960-х гг. Клинггель после изучения социального поведения трёх видов зебр, диких ослов и куланов предложил выделить два типа пространственно-социальной организации названного семейства, тесно связанных с разнообразием стратегий размножения (Klingel, 1972, 1979; табл. 1). Первый тип организации — так называемый *гаремный*, при котором жеребец охраняет самок своей группы. В такой группе существуют долговременные социальные связи. Второй тип назван *территориальным*, т. к. жеребцы охраняют территории, а самки

могут посещать нескольких самцов. При этом наиболее устойчивыми оказываются связи только между самкой и её неполовозрелым потомством. Выделение этих двух вариантов социальных структур стало основополагающим принципом при дальнейшем обсуждении аспектов поведения Equidae.

За последние несколько десятков лет проведены многочисленные исследования разных видов семейства, в том числе многолетние исследования с индивидуальной идентификацией животных, которые позволили выявить ряд существенных особенностей социального поведения и динамики социальной структуры их популяций. Однако крупной обобщающей работы для этих материалов не появилось, кроме нескольких небольших сводок и статей, рассматривающих отдельные сравнительные аспекты поведе-

Табл. 1. Социальная организация современных видов Equidae (по Goodwin, 2002).
Table 1. Social organization in the extant species of Equidae (after Goodwin, 2002).

Типы / виды	Территориальность	Социальные образования	Расселение
ТИП I <i>E. caballus</i> <i>E. przewalskii</i> <i>E. quagga</i> <i>E. zebra</i> <i>E. hartmannae</i>	НЕТ (самцы защищают гарем)	Стабильные гаремные группы (обычно 1 самец и несколько самок)	Полувзрослые самцы уходят из гарема, собираются вместе и формируют холостяцкие группы. Полувзрослые самки присоединяются к другим гаремам / формируют новые гаремы.
ТИП II <i>E. a. africanus</i> , <i>E. a. somalicus</i> <i>E. asinus</i> <i>E. hemionus</i> <i>E. grevyi</i> <i>E. kiang</i>	ЕСТЬ (самцы защищают территорию)	Нет постоянных связей между взрослыми особями (самки посещают территории нескольких самцов)	Полувзрослые самцы объединяются и формируют кочующие холостяцкие группы. Полувзрослые самки посещают территории нескольких самцов.

ния (например, Buisman, Weeren, 1982; Rubenstein, 1982, 1989, 1994; Carson, Wood-Gush, 1983; Keiper, 1986; Linklater, 2000; Rubenstein, Nunez, 2009).

В русскоязычной литературе этот массив данных практически не введён в научный оборот и тема мало обсуждается. Исключение составляет лишь работа Л.М. Баскина (1976), основанная на собственных наблюдениях и предшествовавшая основной массе зарубежных исследований. Несколько общих монографий по поведению лошадей, переведённых и опубликованных в последнее десятилетие (Шеффер, 2004; Уоринг, 2009; МакГриви, 2011), одни из которых носят популярный характер, а другие содержат ряд досадных недочётов, не могут существенно исправить создавшуюся ситуацию. Таким образом, назрела необходимость переосмысления накопленных к настоящему моменту данных

по социальной структуре представителей семейства Equidae.

Одними из основных задач настоящей статьи становится обобщение имеющихся данных по социальной организации представителей семейства Лошадиных как на видовом, так и на популяционном уровне, а также выявление закономерностей при формировании той или иной социальной структуры.

Большая часть статьи будет посвящена обзору литературных данных (более 140 источников) по исследуемому вопросу. Описания в этой части статьи будут приведены по видам (в ряде случаев по подвидам) семейства согласно последней систематической сводке (Grubb, Groves, 2011).

При описании социальных структур одичавших лошадей будут дополнительно привлечены результаты исследований, проведённых автором в 2006–2015 гг. в популяции на о. Водный (Государственный

природный заповедник «Ростовский», Ростовская обл.). Популяция существует с 1950-х гг., первые научные исследования её были проведены в 1984–1988 гг. (Паклина, Климов, 1990). Планомерный мониторинг популяции после образования заповедника в 1995 г. начался с 2006 г. (Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а,б). Долговременное исследование динамики социальной структуры популяции стало возможным благодаря индивидуальной идентификации особей и фиксации всех изменений статусов животных. Некоторые данные об условиях обитания и демографических параметрах этой популяции представлены в Приложении 1.

Отдельными вопросами, на которых будет заострено внимание, станут использование терминов и выявление факторов, влияющих на социальные структуры.

В заключение предложено объяснять развитие социально-пространственной организации как проявление гомологичных рядов изменчивости социальных образований в семействе Equidae.

1. Терминология

Среди зарубежных авторов нет единства в использовании терминологии для обозначения социальных структур у представителей сем. Equidae. Так, размножающуюся социальную единицу называют:

— *стадом* (herd) (Gates, 1979; Zervanos, Keiper, 1979) или *размножающимся стадом* (breeding herd) (Penzhorn, 1984);

— *гаремом* или *гаремной группой* (harem, harem group) (Feist, McCullough, 1975; Salter, Hudson, 1982; McCort, 1984);

— *семейной группой* (family group) (Klingel, 1972);

— *бандой* или *семейной бандой* (band, family band) (Berger, 1977; Waring, 1983; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater, 2000 и др.);

— *размножающейся единицей* (breeding unit) (Joubert, 1972, цит. по: Penzhorn, 1984).

Некоторые авторы различают *band* и *group*. В первом случае понимают длительно существующую группу лошадей с устойчивыми социальными связями, во втором случае — группировку менее устойчивую, с непостоянным составом (например, Linklater, 2000).

В отечественной литературе проблемы с терминологией для обозначения объединений лошадей долгое время не существовало, т. к. групповое содержание лошадей практиковалось в двух вариантах: при круглогодичном пастбищном и культурном табунном коневодстве (они будут описаны ниже). В коневодческой литературе семейные группы, возглавляемые жеребцом, называют *косяком*, объединение косяков или вообще лошадей — *табуном* (Баскин, 1976; Свечин и др., 1984). Попытка ввести более подробную классификацию и терминологию групп лошадей была впервые предпринята Л.М. Баскиным (1976) при изучении поведения копытных. В своей работе (с. 11–12) он определяет *группу* как общее название для всех объединений животных со сколь угодно взаимосвязанным поведением; напротив, в *скоплении* такое поведение отсутствует или слабо выражено. Среди *групп* Л.М. Баскин выделяет:

— *семью*, связанную кровным родством;

— *компанию* как группу лично знакомых и привязанных друг к другу животных;

— *парцеллярную группу* лично знакомых животных;

— *косяк* или *гарем* как группу, объединённую доминирующим самцом;

— *стадо* или *табун* как достаточно большие группы (десятки голов и более)

со взаимосвязанным поведением животных.

Из этого разделения видно, что принципиальных различий между *компанией* и *парцеллярной группой* нет, их можно рассматривать как синонимы.

Среди *скоплений* специально выделялась *рыхлая стая*, где животные связаны взаимной сигнализацией, но при описании лошадей Л.М. Баскин этот термин не использует.

В дальнейшем при обсуждении этологической структуры у лошадей Л.М. Баскин описывает *семью* как группу, состоящую из самки с её потомством нескольких лет, и вводит понятие *маточная группа*, которая состоит из самок, одно- и двухгодовалых лошадей (т. е. из нескольких семей). *Компании* оказываются более крупными объединениями, включающими *семьи* и группы особо привязанных друг к другу животных (с. 23). Последние обычно состоят из трёх животных — кобылы, жеребёнка-сеголетка и её более старшего отпрыска. А далее термин *компания* применяется как синоним для *маточной группы* и *косяка* (с. 23–24) и определяется основной единицей этологической структуры популяции (с. 26). Взрослый жеребец, объединяя несколько маточных групп, создаёт *косяк*. Таким образом, чёткого разделения понятий и их иерархии в работе Л.М. Баскина не прослеживается.

Этот недочёт был восполнен в первом оригинальном исследовании социальной организации одичавших лошадей (Паклина, Климов, 1990), где авторы, ориентируясь на иностранные литературные источники, пользуются следующими терминами:

— *гарем* (*гаремная группа*) для обозначения группы, состоящей из взрослого жеребца, нескольких кобыл с потомством или без и молодых животных. Частным

случаем гарема являлась *диада* как долгосрочный союз двух разнополых особей. В гареме выделяли *семейные ячейки*, включающие взрослую кобылу и её потомство;

— *холостяцкие группы*, состоящие из жеребцов разного возраста. Долгосрочный союз двух жеребцов был назван *альянсом*;

— *стадо* как объединение нескольких гаремных групп.

В данной статье прямо не указано, с какого возраста животные считаются взрослыми, но авторы используют методику определения возраста по внешним признакам, описанную в ряде работ (Boyd, 1979; Miller, 1979) и, видимо, следуют предложенной там же возрастной периодизации, где взрослыми считаются животные старше 2-х лет.

В переводе работы Д. Уоринга (2009, с. 211–213) терминологии не уделялось специального внимания, но была сделана попытка использовать русскоязычные аналоги, правда не всегда удачно. Так, при переводе *family* (*harem*) *band*, использовались термины *родовая группа*, *косяк*, *гарем* в качестве синонимов; *herd* назван *табуном*, как объединение нескольких групп. Для объединений холостяков использовались термины *холостяцкие группы* (*bachelor group*) или *компаниш*.

В переводном варианте работы П. МакГриви (2011, с. 117–118) прямо указано, что «в табунах различают две основные категории групп: родовые (или же семейные) и холостяцкие. Обычно родовая группа, или косяк, организована подобно гарему, т.е. состоит из жеребца, его кобыл, жеребят и молодых особей». Термин *гаремная группа* здесь не используется.

Как показывает приведённый выше обзор, и в русскоязычной литературе нет единства в использовании специальных терминов.

Подробная типологическая схема социальных систем была разработана Е.Н. Пановым (1983), но он использовал общие понятия для всех животных, не вдаваясь в особенности терминологии в каждой отдельной таксономической группе.

В следующих разделах статьи при описании разнообразия социальных структур у Equidae будут приведены авторские названия. Однако в связи со значительным разбросом в терминологии есть необходимость упорядочивания понятий. В дальнейшем описании я буду придерживаться следующих терминов:

группа — для обозначения устойчивого социального образования и **группировка** для обозначения непостоянного по составу и во времени социального образования;

гарем, гаремная группа/группировка — состоит из одного половозрелого самца и нескольких самок с потомством;

холостяцкая группа/группировка — объединение нескольких самцов разного возраста;

смешанная группа/группировка — объединение разнополых и разновозрастных особей.

В типологии социальных систем Е.Н. Панова (1983) это объединения III типа (с разновидностями III.1.A и III.1.B). Все перечисленные структуры могут отличаться, соответственно, по времени существования.

Стадо — объединение второго порядка (уровня), т. е. нескольких групп или группировок разного состава. Стадо имеет в большинстве случаев временный характер.

2. Социальная структура у разных Equidae

Наиболее изученными представителями семейства оказываются домашние

лошади и в частности их одичавшие популяции. Именно на их примере будут более подробно описаны виды социальных структур. Если такие же структуры встречаются у других видов, то они будут упомянуты уже без описания, а внимание будет заострено на выявленных особенностях или новых социальных единицах.

2.1. Настоящие лошади

За последнее десятилетие систематики настоящих лошадей подрода *Equus s. str.* пересматривалась несколько раз. Проблемным вопросом было систематическое положение тарпана и лошади Пржевальского. Согласно последней систематической сводке (Grubb, Groves, 2011) они выделены в самостоятельные виды: дикая лошадь, или тарпан *E. ferus* Boddaert, 1785; лошадь Пржевальского, или тахи *E. przewalskii* Poliakov, 1881. Для домашней лошади, предком которой считается тарпан, и её одичавших популяций используется название *Equus caballus* Linnaeus, 1758. Подробнее о видовых названиях см.: Павлинов, Хляп (2012).

2.1.1. Домашние лошади и их одичавшие популяции

Групповое содержание домашних лошадей встречается при круглогодичном пастбищном и культурном табунном коневодстве. Круглогодичное пастбищное табунное коневодство мясо-молочной направленности практикуется для ряда российских аборигенных пород лошадей, например: башкирской, якутской, алтайской, тувинской, бурятской, забайкальской. Косяки самостоятельно круглогодично находятся на пастбище, контроль за ними осуществляется периодически (кроме дойного стада), несколько раз в год поголовье может собираться вместе (стабуниваться) для таврения животных

и отделения молодняка. Из молодняка 1–2 лет формируют отдельные группы, которые пасутся под предводительством старого жеребца или мерина. Таким же образом содержатся и некоторые зарубежные породы — шотландский, эксмурский и уэльский пони, соррайская, камаргская, кушумская, адаевская и другие. В некоторых случаях используют дополнительно сарайно-базовую форму содержания (Гуревич, 2001), когда лошадей часть года подкармливают и укрывают в искусственных сооружениях. В англоязычной литературе такие формы содержания лошадей получили название *free roaming* или *free randing*.

При культурном табунном коневодстве подкормку лошади получают зимой регулярно, а летом — при выгорании пастбищ. Жеребят отбирают в возрасте 6–8 месяцев и содержат на базах (левадах). Вне случайного периода отдельно содержат и жеребцов-производителей либо в денниках, либо в отдельных табунах. Основную массу лошадей разделяют по полу и возрасту и собирают в табуны. Различают маточные табуны (с жеребятками до отъёма) и табуны молодняка. Эти табуны на пастбищах находятся под постоянным наблюдением табунщиков. В зависимости от племенных задач в период размножения в табун маток запускают жеребцов, которые самостоятельно в результате конкурентных сражений образуют свои косяки, или косяки подбираются под каждого жеребца табунщиками (Каштанов, 2011). Подобным образом содержат племенных лошадей донской, будённовской, кабардинской и ряда других пород.

Из приведённого выше описания табунного коневодства следует, что естественные, т. е. самостоятельно образуемые лошадьми социальные ячейки, — это косяки. Далее на примере одичавших

популяций домашних лошадей будут показаны и другие варианты естественных социальных структур. Литература по поведению одичавших лошадей очень обширна, поэтому в настоящей работе будет проанализирована и упомянута лишь часть работ. Основное внимание будет уделено публикациям, а) которые непосредственно касаются социальной структуры популяций и б) в которых описываются популяции, структура которых минимально нарушена из-за воздействия человека.

Социальная структура одичавших лошадей может включать несколько образований — гаремные и холостяцкие группы/группировки, объединения смешанного состава и объединения второго порядка (стада, табуны), а также одиночных животных.

Гаремная группа (*harem band, family band*) состоит из гаремного жеребца, нескольких половозрелых кобыл и их потомства нескольких лет (см., например, Berger, 1977; Rubenstein, 1981; Carson, Wood-Gush, 1983; Waring, 1983; Keiper, 1986; Linklater, 2000; Linklater et al., 2000). Количество половозрелых самок в гаремной группе может определяться силой и опытностью жеребца, выражающихся в его способности сохранять целостность группы и защищать её от посягательств других жеребцов (Hourpt, Keiper, 1982). Семейная группа является наиболее стабильной социальной единицей, между членами которой устанавливаются прочные связи. Половозрелые члены группы составляют постоянный костяк, который может существовать продолжительное время (не менее нескольких лет, по нашим наблюдениям 5 лет и более). Срок владения гаремом у жеребцов может достигать более 10 лет (Keiper, 1986). Состав гаремов достаточно постоянен, изменения

в них возможны в основном за счёт ухода молодых животных, переходы которых из группы в группу являются обязательным условием поддержания структуры популяции и способом избегания близкородственного скрещивания. Молодые животные могут покидать группу: кобылки переходят в другие гаремы (самостоятельно или в результате насильственного угона другим жеребцом), жеребчики в основном в результате изгнания их гаремным жеребцом присоединяются к холостяцким группам/группировкам (Rutberg, 1990; Monard et al., 1996).

Есть единственная описанная популяция с нестабильными гаремами, обитающая в Rachel Carson Estuarine Sanctuary в Северной Каролине, США. В течение времени исследования (1985–1986 гг., всего 235 часов наблюдений) 30% взрослых кобыл сменили гаремные группы, в основном это происходило в конце зимы. Было показано, что стабильность гаремной группы не зависела от возраста кобыл и гаремных жеребцов, а также размера группы, но присутствие субдоминантного жеребца (см. ниже смешанные — многосамцовые группы) повышало стабильность группы (Franke Stevens, 1990). Однако в работе не указано, какой возраст лошадей был принят за категорию «взрослые». Вполне вероятно, что здесь имело место расселение молодых кобыл.

Размер гаремных групп, как правило, составляет в среднем 5–12 особей, крупные гаремы встречаются в популяциях, где в результате управления изменяется соотношение полов, а более мелкие группы — на территориях с ограниченными ресурсами (см. Linklater, 2000).

Холостяцкая группа/группировка (bachelor group) состоит из жеребцов разного возраста. В неё входят как молодые животные (с 2-летнего возраста),

недавно покинувшие семейную группу, так и половозрелые особи, которые ещё не успели создать собственную гаремную группу или, наоборот, её потеряли. Старые гаремные жеребцы, потерявшие в конкурентной борьбе свой гарем, как правило, становятся одиночками и к холостякам не присоединяются. Для холостяков принято использовать термин *группировка* (group), подчёркивая тем самым её непостоянный состав. Действительно, холостяки стремятся обзавестись гаремами — отбить кобыл из других гаремов, затабунировать отделившихся от родительских групп молодых самок или изгнать стареющего гаремного жеребца и занять его место в гареме, если он уступит холостяку в силе и упорстве. Однако отдельные жеребцы могут иметь тесные дружеские отношения и держаться вместе (Feist, 1975; Welsh, 1975; Berger, 1977; Rubenstein, 1981; две первые ссылки по: Keiper, 1986). Так, в популяции одичавших лошадей Ростовского заповедника мы на протяжении 1–3 лет наблюдали устойчивые взаимоотношения нескольких холостяков, образующих ядро группировки. Таким образом, можно считать, что для холостяков уместно использовать оба термина — *группа* и *группировка*. Размер холостяцких групп в среднем 4–7 животных, более крупные формирования встречаются редко (см. Linklater, 2000).

Одиночные животные также встречаются в популяциях. Чаще всего ими являются старые жеребцы (есть упоминание о кобылах: Hoffmann, 1983b), либо молодые жеребцы, изгнанные из гаремов и не присоединившиеся к какой-либо холостяцкой группе (Rubenstein, 1981; Hoffmann, 1983a; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater et al., 2000). В последнем случае одиночками они могут быть непродолжительное время — от нескольких недель до полугода.

Группы/группировки смешанного состава. Помимо перечисленных выше вариантов групп ряд исследователей отмечает во многих популяциях одичавших лошадей социальные образования, отличающиеся по составу от стандартных гаремных и холостяцких. Так как в литературе не было введено обобщающего названия для таких формирований, был предложен термин «смешанные» (Щербакова, Спасская, 2009). Смешанные группы/группировки включают:

а) гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами (multi-stallion bands, multiple males bands, harem bands with two stallions) (Berger, 1977; Miller, Denniston, 1979; Miller 1981; Salter, Hudson, 1982; Hoffman, 1983a,b; Keiper, 1986; Franke Stevens, 1990; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater, 2000; Linklater et al., 2000; Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а) — количество жеребцов здесь меньше или равно количеству кобыл, жеребята могут отсутствовать. В наших исследованиях взрослыми считались жеребцы от 5 лет и старше;

б) холостяцкие группы/группировки с одной или несколькими кобылами (prostitute band), иногда с потомством 1–2 лет (Feist, 1971, цит. по: Buisman, Weeren, 1982; Hoffmann, 1983a; Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а) — количество жеребцов всегда больше чем кобыл. Возраст жеребцов 3 года и старше;

в) молодёжные группы/группировки (youngsters herd, mixed-sex peer groups) (Keiper, 1986; Linklater et al., 2000; Спасская и др., 2010а) — включают разнополых особей преимущественно одной или близкой возрастных категорий;

г) микротабун — ассоциация, состоящая из нескольких гаремных групп (Linklater et al., 2000; Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а), к ним

могут присоединяться и небольшие холостяцкие группы. Это не временное объединение животных, образованное для миграции или пастьбы, как, например, стадо (herd). Возможно сюда же следует отнести супергруппу (super group), включавшую более 2 жеребцов и более 2 кобыл, которая была описана Р. Хоффманном у одичавших лошадей Центральной Австралии (Hoffmann, 1983b);

д) образования непостоянного состава из разнополых особей, упоминание о таких формированиях есть для островных популяций Sable и Shackleford Banks (Rubenstein, 1981).

Для многосамцовых образований (вариант «а») известно их устойчивое существование в течение ряда лет (Berger, 1977; Miller 1981; Salter, Hudson, 1982; Pacheco, Herrera, 1997; Linklater, 2000; Linklater et al., 2000), поэтому здесь уместно использовать термин *группа*. Не у всех исследователей для вариантов «в»–«г» указана степень стабильности этих образований, поэтому здесь использованы термины *группа/группировка*. В исследуемой нами ростовской популяции одичавших лошадей подобные образования существовали 1–2 года (часть из них исчезла в результате массового падежа зимой 2009/2010 гг.), а один из описанных микротабун существует уже 5 лет (см. описания ниже и табл. 2).

Являются ли группы/группировки смешанного состава исключением из правил и уникальным явлением или нет? По мнению В. Линклэйтера (Linklater, 2000), такие группы (в первую очередь многосамцовые) всегда присутствуют в популяциях одичавших лошадей: в приводимом им списке популяций они регистрировались в 71.4% случаев. Их количество может быть различно. Так, в разных популяциях США количество многосамцовых групп

Табл. 2. Смешанные группы в популяции одичавших лошадей о. Водный в 2008–2015 годы.
Table 2. Mixed groups in the feral horse population of the Vodny Isl. in 2008–2015.

Вид смешанных групп	Группа	История образования, состав
Гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами	8А1	Общая численность 5–8 особей в 2008–2009 гг.: включая двух взрослых жеребцов (одному из которых было около 20 лет — «дедушка») и двух–трёх взрослых кобыл.
	9А50	Численность 8 особей в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов и трёх взрослых кобыл.
	10М2	С августа 2015 г. в составе группы ходит бывший гаремный жеребец 10М16 (см. далее в табл. раздел «микротабун»).
Холостяцкие группы с одной или несколькими кобылами	8А5	Численность 5–7 особей в 2009 гт., включая одного–трёх взрослых жеребцов, двух 3-летних жеребцов, взрослую кобылу с жеребёнком (самкой) 2008 г. рожд.
	8А6	Численность 4 особи в 2008–2009 г., включая двух взрослых жеребцов, двух кобыл (взрослую и 3-летнюю).
	8А55	Численность 3–4 особи в 2008–2009 г., включая двух жеребцов (взрослого и 3-летнего), взрослую кобылу с жеребёнком (самкой) 2009 г. рожд.
	8А59	В 2008 г. 4 холостяка образовывали группу. В 2009 г. один из них группу покинул, а присоединилась (или была загублена) 3-летняя кобыла.
	9А22	Численность 5 особей в 2009 г., включая трёх взрослых жеребцов, взрослую кобылу с кобылкой 2008 г. рожд.
	9А24	Численность 3 особи в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов и кобылу 2–3-летнего возраста.
9А36	Численность 6 особей в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов, трёх жеребцов 4–5 лет, одну 3-летнюю кобылу.	
9А42	Численность 5 особей в 2009 г., включая двух взрослых жеребцов, взрослую кобылу с кобылкой 2008 г. рожд. и жеребёнком (самкой) 2009 г. рожд.	
9А66	Численность 4 особи в 2009 г., включая трёх взрослых жеребцов и взрослую кобылу.	

Табл. 2. Продолжение.
Table 2. Continuing.

Вид смешанных групп	Группа	История образования, состав
Холостяцкие группы с одной или несколькими кобылами	1407	<p>Жеребцы-холостяки угнали взрослую кобылу с жеребенком (самка 2014 г. рожд.) из гаремной группы 10M5 осенью 2014 г.</p> <p>Два жеребца (4-летние X14 и X22) до образования смешанной группы 1.5 года входили в одну холостяцкую группу.</p> <p>Группа существовала в том же составе в сентябре 2015 г.</p>
	15A1	<p>Жеребцы-холостяки забрали взрослую кобылу с жеребенком (самец 2014 г. рожд.) из гаремной группы 10M15 весной 2015 г.</p> <p>Эти жеребцы (4-летний X26, 5-летний X15) до образования новой смешанной группы 1,5 года входили в одну холостяцкую группу.</p>
	15C2	<p>Жеребцы-холостяки забрали взрослую кобылу с жеребенком (самец 2014 г. рожд.) из гаремной группы 14O5 летом 2015 г.</p> <p>Эти жеребцы (5-летние X27 и X28), происходят из одной гаремной группы 10M3, которую покинули летом 2014 г., далее более года находились в одной холостяцкой группе.</p>
	15C3	<p>5-летний жеребец (рожд. в апреле 2010 г.) был изгнан из гаремной группы 10M1 летом 2015 г. К нему вскорости присоединилась 2-летняя кобыла, покинувшая гаремную группу 10M9. В начале сентября к ним присоединились: X46 (3-летний, изгнанный или покинувший гаремную группу 10M1 летом 2015 г., и некоторое время ходивший в одиночестве), X47 (2-летний, изгнанный или покинувший гаремную группу 10M1 летом 2015 г.) и X48 (4-летний, изгнанный или покинувший гаремную группу 10M4 летом 2015 г.). Холостяки 47 и 48 некоторое время (видимо не более месяца) ходили вместе. Таким образом, в одной группе оказались три жеребца из одной гаремной группы 10M1.</p>

Табл. 2. Окончание.
Table 2. Ending.

Вид смешанных групп	Группа	История образования, состав
Молодежные группы	8А18	В 2008–2009 гг. состояла из 11–13 особей сходного возраста (3–4 года), включая четырёх жеребцов.
Микрогабун	8А17+	Гаремная группа 8А17 состояла из 11–9 особей в 2008–2009 гг., включая пять взрослых кобыл. Гаремная группа 8А12 включала 3–4 особи (одна взрослая кобыла с потомством) в 2008–2009 гг. В течение двух лет гаремные группы ходили вместе.
	8А12	С 2011 г. три гаремные группы держатся вместе, но не перемешиваются.
	10М2+	Группа 10М2 состояла из 10–15 особей в 2010–2015 гг., включая пять взрослых кобыл. Гаремный жеребец в 2008–2009 гг. входил в состав смешанной группы 8А5.
	10М13+	Гарем 10М13 состоял из 3–7 особей в 2010–2015 гг., включая одну взрослую кобылу и две кобылы 5-ти и 4-х лет. Гаремный жеребец в 2008–2009 гг. возглавлял гаремную группу 8А23.
	10М16	Группа 10М16 состояла только из жеребца и взрослой кобылы (она не размножалась в 2010–2014 гг.). Гаремный жеребец в 2009 г. был холостяком (1–9А27). Летом 2015 г. гаремный жеребец 10М16 потерял кобылу (её забрал гаремный 10М15) и присоединился к гаремной группе 10М2.

Примечания. В случае отсутствия данных о конкретном возрасте особи отмечено, что она «взрослая», если она старше 5 лет. В 2008 г. были описаны ещё одна гаремная группа с двумя жеребцами и пять холостяцких групп с одной или несколькими кобылами, однако они не сохранились в 2009 г. и в таблице не приводятся.

Comments. The age of an individual is indicated as “adult”, if its exact age is not known. One harem group with two stallions and five bachelor groups with one or several mares were additionally recorded in 2008, but they were not persisted in 2009 and therefore are not included in the table.

от общего количества групп в популяции составило 7% в Pryor Mountains (Perkins et al., 1979), 12% в Carson National Park, 16% на Assateague Island, 17% в Alberta (Kirkpatrick, Turner, 1986), 23–45% в Red Desert (Miller, 1979; Keiper, 1986).

Однако здесь исходно, возможно, заложена ошибка. При полевых наблюдениях, особенно кратковременных, точное определение возраста по комплексу экстерьерных признаков оказывается затруднительным — высока доля ошибки определения возраста для 2–4-летних животных: нужна определённая квалификация и опыт исследователя. Существуют различия в определении категории «взрослых» животных. Половая зрелость наступает с момента, когда лошадь может размножаться (в возрасте 1 года кобылы могут покрываться жеребцом); физиологическая зрелость — когда все системы органов полностью сформированы (например, зубная система формируется к 5 годам); социальная зрелость — когда животное начинает активно участвовать в социальной жизни популяции (жеребцы начинают попытки сформировать гарем с 4–5 летнего возраста). Многие исследователи расходятся в определении категории «взрослых»: старше 1 года (Linklater, 2000), старше 2 лет (Boyd, 1979; Miller, 1979), от 3 лет (Perkins et al., 1979). Вполне вероятно, что значительное количество гаремных групп с несколькими жеребцами — это те группы, из которых ещё не ушли молодые самцы. Так, в популяции Pryor Mountains средний возраст субдоминантных жеребцов составлял 1.7 ± 0.4 года, т. е. они были ещё не половозрелыми (Perkins et al., 1979).

В наших исследованиях популяции одичавших лошадей Ростовского заповедника средний возраст жеребчиков, покидающих семейную группу, составлял 2.9

лет, с диапазоном от 2 до 5 лет. Во многих случаях время ухода зависит от поведения самого жеребчика и степени лояльности к нему гаремного жеребца. Однако количество смешанных групп, в том числе многосамцовых, в популяции действительно может быть значительным. Так в наших исследованиях в 2008–2009 гг. смешанные группы составляли около 30% от всех групп в популяции и, соответственно, 18.5–25.8% от численности популяции (Спаская и др., 2010а), в 2015 г. — 22.7% групп и 13.2% от численности популяции.

Причины формирования и взаимоотношения в подобных группах пока остаются не полностью выясненными. По мнению Л.М. Баскина (1976) второй жеребец («адыютант») в такой группе не играет существенной роли в размножении. В целом было показано, что субдоминантный жеребец значительно меньше участвует в спаривании, чем доминантный, но при этом может играть большую роль в защите гаремной группы от посягательств других жеребцов (Miller, 1981; Franke Stevens, 1990; Linklater, Cameron, 2000). Но генетический анализ крови жеребят из многосамцовых групп показал, что субдоминантные жеребцы также являются отцами (Bowling, Touchberry, 1990; Feh, 1999; Linklater, Cameron, 2000).

Тема данной статьи не предполагает разбор взаимоотношений между жеребцами и выяснения выгод их кооперации: этому аспекту посвящён ряд работ (Feh, 1999, 2000; Linklater, Cameron, 2000; Cameron et al., 2003). Однако уместно указать гипотезы, объясняющие причины образования многосамцовых гаремных групп (Denniston, 1979; Miller, Denniston, 1979; Keiper, 1986):

— свободная агрегация самцов из нескольких гаремов при отсутствии жёсткой социальной структуры популяции;

например, присоединение нескольких жеребцов-холостяков к кобыле или к семейной единице;

— молодые самцы по достижению половой зрелости ещё не изгнаны гаремным жеребцом из семейной группы;

— медленное ослабление влияния гаремного жеребца, при котором жеребец из холостяцкой группы постепенно внедряется в гаремную группу;

— несколько молодых самцов и самок из одной гаремной группы после расселения остаются вместе.

На протяжении 10 лет исследований популяции одичавших лошадей о. Водный мы неоднократно наблюдали процесс образования подобных «нестандартных» формирований. Ниже дано описание выявленных способов формирования смешанных групп.

А. Гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами.

А.1. Возможный сценарий образования подобной группы: холостяк отбивает гарем у старого гаремного жеребца, однако не полностью изгоняет старого жеребца, который продолжает ходить вместе с гаремной группой. Такой процесс мы в полном виде не наблюдали в исследуемой популяции (см. табл. 2), но видели отдельные его элементы.

Так, после джута зимой 2009/2010 гг. гаремная группа 10М18 состояла из жеребца и молодой кобылки 2009 г. рождения — это были единственные уцелевшие особи из гаремной группы 9А11 (в 2009 г. группа включала помимо перечисленных ещё взрослую кобылу с кобылкой 2008 г. рождения). В 2010–2011 гг. группа обычно ходила в непосредственной близости от холостяцких групп, гаремный жеребец часто общался с холостяками (ритуальные встречи, взаимный груминг, отдых рядом). Один из жеребцов холостяцкой

группы (Х2) в июле 2012 г. стал часто приходить к гаремной группе 10М18: стоял рядом на отдыхе, груминговал с жеребцом. Через некоторое время он начал ухаживать за кобылой. Эти попытки гаремный жеребец в начале пресекал, стараясь увести кобылу подальше, но постепенно холостяк «втёрся в доверие» и вытеснил старого гаремного жеребца. Ожесточённых драк между жеребцами мы не регистрировали, однако молодой жеребец был постоянным инициатором ритуальных выходов и встреч со старым жеребцом. В октябре 2012 г. бывший гаремный жеребец ходил уже один (был зарегистрирован как Х20), а весной 2013 г. в возрасте 18 лет он пал.

У домашних лошадей мезенской породы, содержащихся косячно-табунным пастбищным способом в течение весны–осени (Архангельская обл., с. Карьеполье), я наблюдала косяк, в котором присутствовал старый мерин. Он сам, по свидетельству местных жителей, присоединился к косяку и ходил с ним уже несколько лет. Косячный жеребец не проявлял никакой агрессии, лишь иногда инициировал ритуальные встречи с меринком. Подобное поведение мы наблюдали и в группе 8А1 из островной популяции одичавших лошадей (см. табл. 2), которая существовала два года. Сам процесс образования этой группы мы не видели.

А.2. Присоединение второго взрослого (но не старого) жеребца к гаремной группе.

В наблюдаемой нами островной популяции три гарема в течение 5 лет постоянно держались вместе, но не перемешивались и не объединялись полностью жеребцы 10М2, 10М13, 10М16 (см. табл. 2). Летом 2015 г. жеребец 10М16 потерял свою единственную кобылу (её забрал гаремный жеребец 10М15) и при-

соединился к гаремной группе 10M2. Он ходил вместе с кобылами, отдыхал рядом. Никакого противодействия со стороны жеребца гарема 10M2 мы не наблюдали; возможно, это объясняется тем, что до 2010 г. он сам входил в состав смешанной группы.

Б. Холостяцкие группы/группировки с одной или несколькими кобылами.

Образование таких групп/группировок возможно, когда несколько холостяков присоединяет себе кобылу (или несколько кобыл) с потомством или без. При этом холостяки могут быть родственниками или нет.

Эта разновидность самая многочисленная: в течение 8 лет мы наблюдали 13 таких групп (см. табл. 2). Только в двух группах (15C2 и 15C3) жеребцы были родственниками, но во всех случаях холостяки до образования гарема были лично знакомы друг с другом и входили в одну холостяцкую группу.

В. Молодёжные группы/группировки.

Образуются тогда, когда несколько молодых самцов и самок покидают гаремную группу и кочуют вместе (Keiper, 1986), при этом к ним могут присоединяться животные сходного возраста из других групп.

В наших наблюдениях только одна такая группа существовала в течение двух лет (8A18), остальные объединения носили кратковременный — до нескольких месяцев — характер (например, см. описание X47 и X48 в группе 15C3).

Г. Микрогабун.

В некоторых работах описывались достаточно устойчивые объединения нескольких гаремных групп на протяжении ряда лет (Linklater et al., 2000). В наших исследованиях нами были зарегистрированы два таких случая (см. табл. 2).

Г.1. Гаремы 8A17 и 8A12 ходили вместе в течение 2008 и 2009 гг., при этом

8A12 всегда держался сзади. Первоначально мы отнесли такое формирование к типу смешанных групп — гаремной группе с двумя жеребцами (Спасская, Щербакова, 2006; Спасская и др., 2010а), однако, видимо, правильнее приписать его к варианту «микротабун», т. к. поведение оказалось схожим с описанным вторым случаем.

Г.2. С 2011 по 2015 гг. три гаремных группы (10M2, 10M13, 10M16) ходят вместе, но не перемешиваются.

Другие варианты социальных образований. Кроме указанных выше, в ряде популяций описывают наличие *групп/группировок кобыл с потомством* — например, в Центральной Австралии (Hoffmann, 1983b), при этом остаётся неясной их степень стабильности. Однако образование таких ассоциаций в большинстве других популяций связано с изменением соотношения полов, в частности из-за изъятия жеребцов при управлении популяциями (Waring, 1983; Keiper, 1986; Linklater, 2000).

Крупные объединения в виде *табуна* или *стада* характерны для домашних лошадей и одичавших популяций, но в большинстве случаев носят временный (иногда сезонный) характер: это скопление у каких-либо источников ресурсов (пастбищ, водопоев) или для защиты от внешних неблагоприятных воздействий (Duncan, Cowtan, 1980; Dobbie et al., 1993; Kissell et al., 1994). В случае одичавших лошадей Ростовского заповедника, когда гаремные и холостяцкие группы могут в течение большей части года держаться вместе с минимальными групповыми дистанциями, по-видимому, влияет комплекс многих причин (Спасская, 2009).

Территориальность. Гаремный тип социальной организации предполагает отсутствие территориальности (Klingel,

1972, 1979). Для социальных образований одичавших лошадей характерно наличие участков обитания, которые не маркируются и не охраняются, могут смещаться и изменяться в размерах в зависимости от сезона года и доступности ресурсов, а также перекрываться в большей или меньшей степени у разных групп (Berger, 1977; Miller, 1979, 1983; Zervanos, Keiper, 1979; Salter, Hudson, 1982). В участках обитания выделяют «ядерную» зону, которая используется наиболее интенсивно (Linklater et al., 2000). Ритуальное поведение жеребцов в таком случае направлено на установление и поддержание определённой дистанции между социальными группами — групповой дистанции (Баскин, 1976).

В нескольких популяциях были выявлены случаи неперекрывающихся участков обитания групп. Две гаремные группы (herd в авторском варианте) эксмурских пони имели эксклюзивные участки обитания (наблюдения 1975–1977 гг., Gates, 1979), которые были сформированы в процессе взросления одного из гаремных жеребцов, в это время происходило и перераспределение кобыл между жеребцами. Территориального антагонистического поведения между жеребцами отмечено не было. Не было зафиксировано и маркировочных навозных куч на границах участков обитания.

Второй случай, классифицированный как территориальность, был описан на о. Shackleford Banks в Северной Каролине, США. Две трети гаремных групп (harem в авторском варианте) имели определённые неперекрывающиеся постоянные территории. На них гаремы возвращались даже после того, как всех лошадей собирали вместе и отгоняли в одну часть острова. На границах территорий оставались большие навозные кучи. Гаремный

жеребец следил, чтобы члены гарема не приближались к границам, и энергично защищал территорию от проникновения соседних жеребцов и холостяков. Однако такие строгие территории располагались только в восточной, наиболее узкой части острова, одновременно в средней части острова обитали 2 гарема, участки которых существенно перекрывались с участками группировок холостяков (у автора bachelor groups). В западной части острова держались одиночные жеребцы, группировки холостяков и временные сообщества из животных разного пола. Территориальность лошадей Shackleford Banks объяснялась уникальными ландшафтными особенностями и характером распределения ресурсов (Rubenstein, 1981).

Популяционные различия в социальной структуре. В Приложениях 1А и 1Б приведены сведения о некоторых материковых и островных популяциях одичавших лошадей. В целом популяции имеют общий тип социальной организации: гаремные группы и холостяцкие группы/группировки. Однако некоторые популяционные отличия имеют место. Они касаются как наличия и отсутствия ряда образований (объединений самок, тех или иных видов смешанных групп/группировок), так и уровня стабильности и пространственного поведения (см. также выше).

2.1.2. Тарпан

О социальном поведении этих животных известны лишь отрывочные сведения от исследователей, которые их встречали в природе до момента истребления в XIX в. Тарпаны держались небольшими косяками, которые возглавлял жеребец (в нашей классификации гаремные группы), упоминаются и табуны, но, видимо, это были временные (возможно сезонные) скопле-

ния (Рычков, 1762; Гмелин, 1771; Паллас, 1773; Эверсманн, 1850; Шатилов, 1884).

2.1.3. Лошадь Пржевальского

О социальном поведении лошади Пржевальского имеются крайне скудные сведения. Животных, открытых для науки только в конце XIX в. и обитающих в труднодоступных районах Джунгарии, наблюдали в природе только Н.М. Пржевальский и братья Грум-Гржимайло (Пржевальский, 1883; Грум-Гржимайло, 1896). Помимо этого некоторые сведения были получены от местных жителей участниками экспедиций по поимке жеребят для зоопарков в конце XIX и начале XX вв. (Falz-Fein, 1901; Гагенбек, 1912; Фальц-Фейн, 1997). В середине XX в., до исчезновения этого вида из природы в Монголии, были сделаны отдельные наблюдения (Банников, 1954, 1959; Цэвэгмид, 1959), а уже в 1980-х гг. собраны сведения у местных жителей о местах обитания и образе жизни лошади Пржевальского (Соколов и др., 1991; Паклина 1997а,б). Известно, что в природе лошади держались небольшими табунками, возглавляемыми взрослым жеребцом (гаремные группы в нашей классификации), старые жеребцы держались одиночно. Более подробные наблюдения за поведением были сделаны сначала в условиях неволи — в зоопарках и при полувольном содержании (например, Dobroruka, 1961; Boyd, 1988; Feh, 1988; Keiper, 1988; Klimov, 1988; Tilson et al., 1988; Kieper, Receveur, 1992; Сидоренко, 2004), а при успешной реализации проектов реинтродукции — в природных условиях (например, van Dierendonck et al., 1996; Kaczensky et al., 2007; King, Gurnell, 2007).

В сравнении с уже хорошо изученным к тому времени поведением одичавших лошадей, лошади Пржевальского демон-

стрировали сходный тип социальной организации, образовывая гаремные и холостяцкие группы.

Гаремные жеребцы более нетерпимо относятся друг к другу, чем домашние лошади, поэтому для лошади Пржевальского в большинстве случаев не характерно образование табунов и стад. Однако в условиях полувольного содержания несколько гаремных групп могут пастись в непосредственной близости без ярко выраженного агонистического поведения (Khomlin Tal, Монголия, личное сообщение К. Фе). Есть также один случай образования гаремной группы с двумя половозрелыми жеребцами (Tahin Tal, Монголия, личное сообщение О. Ганбатора).

2.2. Горная зебра и зебра Хартманна

Ранее горная зебра *E. z. zebra* Linnaeus, 1758 и зебра Хартманна *E. z. hartmannae* Matschie, 1898 объединялись в один вид *E. zebra* (Grubb, 2005). В последней сводке они имеют самостоятельный видовой статус (Grubb, Groves, 2011). В связи со сходной социальной организацией в представленном ниже описании они рассматриваются совместно.

Горная зебра в Mountain Zebra National Park (ЮАР) и зебра Хартманна в Wildreservats II (Etoschapfanne), Grootberggebeit и на Farm Onguati (Намибия) были исследованы Г. Клингелем в 1965 и 1967 гг. (Klingel, 1968, 1972). Затем Б. Пензхорн в 1971–1976 гг. изучал горную зебру также в Mountain Zebra National Park (Penzhorn, 1979, 1984; Penzhorn, Novellie, 1991). П. Ллойд обобщил 20-летние данные по горной зебре из De Hoop Nature Reserve (ЮАР) (Lloyd, Rasa, 1989).

Горная зебра и зебра Хартманна не территориальные животные, но группы придерживаются определённых участков обитания.

Гаремные группы (family groups у Klingel, 1972; breeding herd у Penzhorn, 1979, 1984; Lloyd, Rasa, 1989; Penzhorn, Novellie, 1991) состоят из жеребца, нескольких взрослых кобыл и их потомства нескольких лет. Размеры гаремных групп у *E. zebra* как правило небольшие: 2–8 животных, в среднем 5.5 особей (Klingel, 1968), или чуть меньше 3.0 ± 1.16 (Lloyd, Rasa, 1989). Наибольшая наблюдаемая группа состояла из 13 животных, включая 1 жеребца и 5 взрослых кобыл, средний размер групп был 4.7 особей с 2.4 кобылами в них (Penzhorn, 1979, 1984; Penzhorn, Novellie, 1991). У *E. hartmannae* размер гаремной группы сходен — обычно 2–8 животных (Joubert, 1972, цит. по: Penzhorn, 1984), максимум 9 животных (Klingel, 1968); в среднем 4.7 особей в группе (Klingel, 1968; Joubert, 1972, цит. по: Penzhorn, 1984).

Группы достаточно устойчивы: 8 гаремных групп, описанных Г. Клингелем в 1965 и 1967 гг., оставались в практически неизменном состоянии и в 1971 г. Часть животных группы может жить вместе более 10 лет (Penzhorn, 1984). Молодые животные покидают группу в возрасте 1.5–2 года, некоторое время они могут вести одиночный образ жизни, а затем присоединятся к гаремным группам (кобылки) или к холостяцким группам (жеребчики и кобылки). Очень редко молодые кобылки могут оставаться в родительской гаремной группе (Lloyd, Rasa, 1989).

Группы/группировки холостяков (stallion groups у Klingel, 1972; bachelor groups у Klingel, 1968; Penzhorn, 1979, 1984; Lloyd, Rasa, 1989; Penzhorn, Novellie, 1991) могут состоять из молодых животных, покинувших гаремную группу, и взрослых жеребцов, ещё не образовавших новый гарем, или уже потерявших его по той или иной причине. Размер холостяц-

ких образований (с учётом одиночных самцов) составлял 2.47 ± 1.0 (Lloyd, Rasa, 1989), их состав групп холостяков менее постоянен, некоторые молодые животные могут в течение длительного времени (до двух лет) переходить из группы в группу. Но часть холостяков образует группы, сохраняющие свой состав на протяжении нескольких лет (Penzhorn, 1984; Lloyd, Rasa, 1989).

Смешанные группы для рассматриваемых видов зебр исследователями отдельно не выделялись. Однако долговременные исследования, проведённые Б. Пензхорном (Penzhorn, 1984), показали, что образования подобного состава могут присутствовать в популяции. Так молодые кобылки, покинувшие гаремную группу, могут присоединиться к холостяцкой группе. Иногда это обусловлено наличием родственных связей с кем-либо из группы холостяков. Молодые кобылки могут оставаться с холостяками непродолжительное время — от нескольких недель до нескольких месяцев (максимально до 6), затем они образуют гаремную группу с одним из холостяков или их затабунивает другой гаремный жеребец. Время нахождения в холостяцкой группе определяется возрастом кобылок — старшие меньше времени проводят в группе, младшие могут задерживаться на более продолжительное время.

Б. Пензхорн (Penzhorn, 1984) описал несколько случаев существования кобыл с потомством вне гаремной группы, но это были не постоянные формирования, через некоторое время кобылы возвращались в прежнюю гаремную группу или присоединялись к другой. Во всех случаях кобылы были взрослые (10, 17 и 18 лет).

Есть также сведения об ассоциации гаремной группы (или групп) и холостяцких группировок (Joubert, 1972, цит. по: Пен-

zhorn, 1984; Penzhorn, 1984), в качестве причины их возникновения высказывают предположение об ограниченности площади пастбищных участков.

Одиночный образ жизни могут вести молодые животные, как было указано выше, но непродолжительное время. Сведений о продолжительном одиночном существовании старых животных в литературе не найдено: возможно, эти особи также остаются одиночными непродолжительное время, присоединяясь к какой-либо группе или погибая в результате нападения хищников.

2.3. Равнинные зебры

Ранее выделяли шесть подвидов равнинной зебры *Equus burchelli* Gray, 1824: зебра Гранта *E. b. boehmi* Matschie, 1892, зебра Дамара *E. b. antiquorum* С.Н. Smith, 1841, бурчеллова зебра *E. b. burchellii* Gray, 1824, зебра Кроушэя *E. b. crawshayi* De Winton, 1896, каокская зебра *E. b. kaokensis* Zukowsky, 1924, замбезская зебра *E. b. zambeziensis* Trouessart, 1898 (Grubb, 2005). Кваггу рассматривали как отдельный вид, вымерший к настоящему времени, — *Equus quagga* Boddaert, 1785 (Grubb, 2005). В современной систематике квагга и равнинная зебра объединены в один вид с действительным названием *Equus quagga* с подвидами: квагга *E. q. quagga* Boddaert, 1785, бурчеллова зебра *E. q. burchellii* Gray, 1824, зебра Чапмана *E. q. chapmani* Layard, 1865, зебра Кроушэя *E. q. crawshayi* de Winton, 1896, зебра Гранта *E. q. boehmi* Matschie, 1892, короткогривая зебра *E. q. borensis* Lönnberg, 1921 (Grubb, Groves, 2011).

Исследования проводили: Г. Клингель в 1962–1965 гг. в Ngorongoro и Serengeti (Танзания), Kruger National Park (ЮАР), Etosha National Park (Намибия), Wankie National Park (Зимбабве); Х. Охсава в

1978–1980 гг. (2 периода в 45 и 80 дней) в Isiolo National Park (Кения); Р. Кимура в августе 1998 г. и мае 1999 г. в Buffalo Springs National Reserve (Кения); Я. Дoku исследовал равнинных зебр в Nechisar National Park (Эфиопия) с ноября 2001 г. по апрель 2002 г.; Х. Симпсон с коллегами наблюдали группы равнинных зебр в 2004–2009 гг. периодами от 7 до 72 дней подряд в частном резервате в ЮАР; И. Фишхов в Ol Pejeta Conservancy (Кения) с июля 2003 г. по июнь 2007 г. (Klingel, 1969a, 1972; Ohsawa, 1982; Kimura, 2000; Doku et al., 2007; Fischhoff et al., 2009; Simpson et al., 2012).

Равнинные зебры образуют гаремные группы и холостяцкие группировки (family groups и stallion groups у Klingel, 1969a, 1972; one-male groups и all-males groups у Ohsawa, 1982; one-male harem и bachelor stallion herd у Doku et al., 2007; harem, bachelor groups у Kimura, 2000 и Fischhoff et al., 2009; one-male-to-many-females groups или nursery groups, all-males groups у Simpson et al., 2012). Гаремные группы достаточно стабильны в отношении взрослых членов. Х. Симпсон наблюдала гаремные группы в неизменном составе от 11 до 60 месяцев (Simpson et al., 2012). Молодые кобылы в эструсе подвергаются активным атакам со стороны как жеребцов соседних гаремов, так и холостяков, стремящихся угнать кобылу. Если претендентов много, то гаремный жеребец не может им противостоять. Однако часто кобыла не остаётся вместе с похитившим её жеребцом — несколько раз может переходить из группы в группу, пока в 2–2.5 года не станет постоянным членом какого-то гарема. Молодые жеребцы остаются в гаремной группе до 4 лет, затем они покидают её и присоединяются к холостяцкой группировке (Klingel, 1967, 1969, 1972; Ohsawa, 1982; Kimura, 2000).

Объединения холостяков, видимо, менее стабильны, чем гаремные группы.

Равнинные зебры не территориальные, однако социальные формирования предпочитают придерживаться определённых участков обитания. Так, на территории Isiolo National Park (Кения) площадью около 131 кв. км было отмечено 5 гаремных и 1 холостяцкая резидентные группы, и 5 гаремных (включая 1 пару из самца и самки) и 2 холостяцких нерезидентных групп. Гаремные группы включали, кроме жеребца, от 3 до 8 взрослых самок и в среднем состояли из 8.2–9 особей, а нерезидентные группы до 14 особей. Холостяцкие группировки включали от 3 до 11 животных, нерезидентные были несколько крупнее (Ohsawa, 1982). Сходные данные по размеру групп получены Г. Клингелем (Klingel, 1967, 1969) для гаремных групп 4.5–7.7 животных (различия между исследованными популяциями были незначительные, наибольшие по размеру группы были зарегистрированы в Ngorongoro); Я. Доку с соавт. (Doku et al., 2007) — среднее количество животных в гаремной группе 10.8, в холостяцкой 6.4; Х. Симпсон с соавт. (Simpson et al., 2012) — в гаремной группе в среднем 7.1 особи (от 3 до 14). Несколько иной размер отмечал И. Фишхов: для гаремных групп 3.5 ± 1.4 особи (Fischhoff et al., 2007), для холостяцких группировок 9.5 особей (Fischhoff et al., 2009).

Смешанные группировки наблюдали Х. Симпсон с соавт. (Simpson et al., 2012) — например, несколько самок с потомством сопровождали 2 и более взрослых жеребца. Кроме них он же отмечал и ассоциации самок с потомством без жеребцов, которые существовали от 5 до 14 месяцев.

Равнинные зебры могут образовывать непостоянные стада, состоящие из нескольких гаремных групп, иногда с присоединяющимися к ним холостяка-

ми. И. Фишхов с соавт. наблюдал до 81 гаремов в одном стаде, но в среднем 3.6 (Fischhoff et al., 2007). При миграциях равнинные зебры образуются стада (скопления), в которых отдельные социальные группировки не смешиваются, но при этом между ними нет иерархической структуры (Klingel, 1969a).

2.4. Зебра Грэви

Зебра Грэви во всех последних систематических сводках рассматривается как отдельный монотипический вид *Equus grevyi* Oustalet, 1882 (Grubb, 2005; Grubb, Groves, 2011).

Социальная структура этих зебр была исследована Г. Клингелем в 1960-х гг. на севере Кении (Klingel, 1972). Зебры Грэви образовывали группировки самцов (stallion groups), группировки самок примерно по 20 особей (mare groups), группировки кобыл с жеребятами (groups of mare and foals) в сезон дождей; смешанные большие стада (mixed herds) численностью около 100 особей в сухой сезон.

Территориальные группировки состояли из 1 жеребца, нескольких кобыл (1–10 особей) и молодых животных. Территориальный самец маркировал территорию с помощью куч навоза и акустических сигналов. Он довольно лояльно мог относиться к присутствию на своей территории других самцов, если они не проявляли полового интереса к самкам. Однако если на его территории кобыла находилась в эструсе, то он активно прогонял других жеребцов. Территориальные жеребцы могли покидать свои территории на некоторое время (от нескольких часов до нескольких месяцев) для миграций к водопоям, особенно в разгар сухого периода. Территориальность у объединений самцов отсутствовала (Klingel, 1969b, 1972, 1974, 1979). Ассо-

циации самок были крайне непостоянными, только один раз были отмечены две самки с потомством, которые держались вместе на территории самца в течение месяца (Klingel, 1974).

Д. Гинсберг в Buffalo Springs National Reserve (Кения) получил иные данные: он наблюдал в течение засушливого периода различные ассоциации самок, сходных по физиологическому статусу — неразмножающиеся, беременные и лактирующие, причём последние два варианта оказывались более постоянными по составу, чем первая (Ginsberg, 1989).

Р. Кимура исследовал 2 популяции зебр, обитавших в центральной Кении на разных территориях (Samburu National Reserve и Buffalo Springs National Reserve) по 15 дней в августе 1998 г. и в мае 1999 г. (всего 1384 ч наблюдений). В первом случае зебры жили территориальными группировками (territorial groups), состоящими из жеребца и 1–10 кобыл, и не территориальными холостяцкими группировками (groups of bachelor males). На второй территории зебры имели разную социальную организацию в сезон дождей и в сухой сезон. В сезон дождей наблюдались смешанные группировки примерно из 20 самцов и самок, группировки холостяков и одиночные самцы. В засушливый сезон размер смешанных стад (mixed groups) оставял более 100 особей (Kimura, 2000). Степень стабильности этих образований осталась не выясненной.

С. Сандаресан исследовал зебр Грэви в Mrala Ranch (Кения) в июне–августе 2002 г., средний размер наблюдаемых территориальных группировок составлял 5.1 особи. Было показано, что в исследованный период состав группировок был относительно стабильный (Sundaresan et al., 2007).

2.5. Ослы

Африканского дикого ослиа ранее включали как подвид в состав домашнего ослиа (Grubb, 2005). В настоящее время он рассматривается как самостоятельный вид *Equus africanus* Heuglin et Fitzinger, 1866 с двумя подвидами: нубийский *E. a. africanus* s. str. и сомалийский *E. a. somalicus* Noack, 1884 (Grubb, Groves, 2011). Для домашнего ослиа традиционно используется название *Equus asinus* Linnaeus, 1758 (Grubb, Groves, 2011).

Социальную структуру популяций нубийских диких ослов в природе исследовал Г. Клингель с июля по октябрь 1970 г. и в марте–апреле 1971 г. Плотность популяции на площади 16000 кв. км составляла 0.02 особи/кв. км. Г. Клингель отмечал одиночных животных, маленькие группы (groups) и большие группы или стада (groups or herds). Одиночными животными чаще являлись взрослые самцы. Маленькие группы состояли только из жеребцов (по нашей классификации холостяцкие группы/группировки) или из жеребца с несколькими самками (по нашей классификации гаремные группировки). Наибольший размер холостяцких группировок составлял 10 особей. Наиболее стабильными были объединения самок с потомством нескольких лет. Одиночные жеребцы демонстрировали территориальное поведение, в том числе маркировку фекалиями, они старались крыть самок и удерживать их на своей территории. Большие по размеру стада содержали более чем одного жеребца — например, 43 и 49 особей с 11 самцами в каждой. Г. Клингель наблюдал их по утрам на ограниченной территории с хорошими пастбищами, вечером стада распадались (Klingel, 1977).

Наиболее подробные данные о социальном поведении и структуре популяций

собраны для одичавших ослов. Литературные сведения о 10 популяциях обобщены в Приложениях 2А и 2Б, здесь даны все варианты социальных образований, описанные в работах, они объединены согласно принятой в настоящей статье классификации.

В целом можно отметить, что одиночными животными становятся в большинстве случаев (9 из 10 популяций) самцы, самки крайне редко. Для всех исследованных популяций описаны холостяцкие группы/группировки самцов, включающие животных разного возраста. Группы/группировки самок с потомством разного возраста, иногда с примкнувшими неродственными молодыми, зарегистрированы в большинстве популяций, исключение составляют Ossabaw Island (Джорджия, USA) и Volcano Alcedo (Isabela Island, Эквадор). Объединения взрослых самок без потомства зарегистрированы только в 3 популяциях: Death Valley (Калифорния, USA), St. John (US Virgin Islands), Kalpitiya (Шри Ланка). Стандартные гаремные группы/группировки, включающие взрослого самца с одной или несколькими самками, встречаются во всех популяциях, за исключением Volcano Alcedo. Смешанные группы/группировки (в нашей классификации) или многосамцовые группы присутствуют в большинстве популяций, кроме о. Огурчинского (Казахстан) и австралийских популяций (McDonnell Ranges и Victoria River-Kimberlys area).

Степень детальности наблюдений находится в прямой зависимости от продолжительности исследований. В связи с этим не для всех популяций ясна степень стабильности социальных образований и выраженности территориальности. Однако в целом для большинства исследованных популяций наиболее стабильными являются объединения самок с потом-

ством. Территориальное поведение демонстрируют одиночные взрослые самцы в большинстве популяций.

Интересные данные были получены в результате многолетних наблюдений В. МакКорта (McCort, 1979) островной популяции одичавших ослов (Ossabaw Island, Джорджия, США). Он выделил группы (groups) трёх типов: I тип — один взрослый самец (2 года и старше), одна или несколько взрослых самок с потомством; III тип — один доминантный самец, несколько субдоминантных взрослых самцов, несколько взрослых самок с потомством; II тип — только взрослые самцы. Группы I и II типа имели чётко определённую территорию, которую защищали от проникновения других жеребцов и групп. Группы холостяков также имели территорию, но не защищали её и могли временами покидать её, перемещаясь по территориям соседних гаремных групп. В многосамцовых группах субординантные жеребцы, несмотря на препятствие этому доминантного жеребца, предпринимали попытки участвовать в размножении, но в значительно меньшем количестве, чем доминантный жеребец. Все типы формирований были достаточно стабильными в период наблюдений. Эти особенности делают данную островную популяцию уникальной.

2.6. Азиатские дикие ослы

У азиатских диких ослов, или онагров *Equus hemionus* Pallas, 1775 выделяют несколько подвидов: монгольский дикий осёл *E. h. hemionus* Pallas, 1775; туркменский онагр, или кулан *E. h. kulan* Groves et Mazák, 1967; иранский онагр *E. h. onagr* Boddaert, 1785 (Grubb, Groves, 2011). Ранее к этому виду относили также хура в ранге подвида (Grubb, 2005), в настоящее время его считают отдельным

видом (Grubb, Groves, 2011), соответственно, он будет рассмотрен отдельно (см. ниже).

2.6.1. Туркменский кулан

Классическая и многократно цитируемая работа А.О. Соломатина (1973), выполненная в Бадхызском заповеднике (Туркменистан), не даёт ясного представления о социальной структуре популяции кулана. Автор использует термины *стадо*, *табун*, *гарем*, *косяк*, однако чётких различий между ними не проводит, во многих местах используя как синонимы. Так, временные скопления куланов у водопоев или на пастбищах относятся им к табунам или стадам, табуном он также называет крупный косяк, состоящий из половозрелых самца и многочисленных самок. Наиболее важными из его наблюдений являются следующие (сохранены авторские термины).

Ранней весной встречаются группы куланов, не возглавляемые жеребцами, по 5–15 голов (видимо, самки с потомством). В период гона одиночные самцы формируют гаремы (косяки) из самок с потомством, изгоняя молодых жеребцов старше 1.5 лет. Эти жеребцы ходят по одиночке или объединяются в табуны, иногда свыше 60 животных, размер гаремов (косяков) в то же время был 20–30 особей. Летом вне периода гона жеребцы сохраняли косяки, они могли достигать 30–100 голов. При недостатке источников воды у мест водопоев куланы могли образовывать табуны (стада в нашей классификации — Н.С.) по несколько сотен особей. Осенью большие группы куланов распадаются на более мелкие по 5–20 зверей. Зимой опять происходит образование крупных табунов (100 особей и выше), видимо происходит объединение косяков с группами жеребцов и одиночными жеребцами.

Таким образом, по мнению А.О. Соломатина размеры объединений куланов обусловлены временем года, общей численностью, их биологическим состоянием, обеспеченностью водопоями и кормом. Во все сезоны года наиболее обычными в Бадхызе были группировки в 21–50 особей. Территориальность куланов А.О. Соломатиним не описана.

В.Г. Гептнер (Гептнер и др., 1961) приводит данные начала XX в., что в мае и июне изредка наблюдались отдельно пасущиеся самки с молодыми или самцы. В Бетпак-Дале (Казахстан) видели крупные табуны до 40 голов, а осенне-зимние скопления достигали тысячи голов.

В.А. Рашек (1969, 1973) провела 11-летние исследования (1953–1964 гг.) в Барсакельмском заповеднике (о. Барса-Кельмес, площадь около 16 тыс. га, Аральское море, Казахстан). Она отмечала табуны куланов (в нашей классификации — гаремные группы), состоящие из одного половозрелого жеребца, нескольких половозрелых самок с потомством нескольких лет по 10–15 голов. Молодые и половозрелые жеребцы образовывали группу холостяков. Некоторые табуны могли иметь несколько молодых самцов (1–2 года), к которым жеребцы-вожаки относились терпимо. Территориальность самцов на острове не отмечена, однако табуны держались в определённых районах острова.

В условиях полувольного содержания (площадь двух загонов составляла 2.5 тыс. га, заповедник «Аскания-Нова», Херсонская обл., Украина) в зимний период куланы образовывали несколько смешанных по полу и возрасту группировок, не придерживающихся определённой территории. Весной появлялись территориальные самцы, образовались группировка самцов-холостяков и маточное стадо из

самок с молодыми животными. Состав и размер маточного стада был непостоянен — оно разбивалось на несколько и затем вновь объединялось, к нему могли присоединяться несколько молодых самцов из холостяков. Самки спаривались только с территориальными самцами и сами переходили с участка одного самца на участок другого. Территориальные самцы могли удерживать на своей территории самок от нескольких дней до нескольких месяцев. Территории у некоторых самцов были постоянны в течение нескольких лет. Холостяцкие группировки держались либо на свободных площадях, либо на территориях самцов со слабо развитым территориальным поведением, значительно реже они заходили на хорошо охраняемые территории, но только в отсутствии там самок. Некоторые территориальные самцы терпимо относились к присутствию на своей территории других самцов, если они не пытались спариваться с самками. К концу осени территориальные самцы покидали свои участки, наблюдалось объединение их с самками и молодыми животными (Анчиферов, 1983; Жарких, Ясинецкая, 1998).

Для условий полурезервата экоцентра «Джейран» (площадь 5126 га, Бухарская обл., Узбекистан) территориальность в период размножения проявляли самцы с группами самок и потомством нескольких лет (гаремные группы в нашей классификации), одиночных территориальных самцов здесь не наблюдали (Bahloul et al., 2001).

2.6.2. Монгольский дикий осёл

Социальная структура у этого подвида во многом сходна с описанной выше у туркменского кулана.

А.Г. Банников (1948, 1981) проводил маршрутные исследования в 1942–1945 и

1974 гг. в Монголии. Он наблюдал группы, названные им маленькими табунками (в нашей классификации, видимо, это гаремные группировки), состоящие из одного половозрелого жеребца, нескольких половозрелых самок с потомством нескольких лет, в среднем группа состояла из 11 особей. Крупные объединения от 100–300 до 500–600 голов, отмечаемые им самим и рядом исследователей ранее, А.Г. Банников классифицирует как табун с оговоркой, что здесь имеет место стадо (или скопление) из нескольких табунов, собравшееся на пастбище в одном месте. Такие крупные стада наблюдали в осенне-весенний период.

К. Фе (Feh et al., 1994, 2001) проводила исследования социальной структуры джунгарской популяции куланов в разные сезоны года 1992–1996 гг. Она наблюдала маленькие, средние и большие группировки (groups) животных.

Маленькие группировки состояли только из жеребцов или из семейных объединений, включающих жеребца, кобыл и потомство (холостяцкие группировки и гаремные группы в нашей классификации). Они имели размер до 10 животных. Средние группы (bands) и большие стада (herds) размером от 11 до 50 животных состояли из отдельных семей или группировок самцов. Типичная семейная группировка (family group) состояла в среднем из 1 жеребца, 2.35 кобыл, 0.5 жеребят; общее количество животных было весной 1–5 (в среднем 2.43 особи) и 1–12 зимой (в среднем 5.09 особей) (Feh et al., 1994). А типичная холостяцкая группировка (all-male group) в среднем состояла из 2.5 жеребцов, при этом весной она состояла из 1–9 особей (в среднем 2.78), а зимой из 1–6 (в среднем 3.5). То, что семейные группировки и холостяцкие группировки были крупнее зимой, чем летом, подтвер-

дилось 5-летними наблюдениями (Feh et al., 2001). Одиночные самцы в популяции встречались летом и не встречались в зимний период.

Около 70% наблюдаемых куланов в Джунгарской Гоби жило в группировках из 51–850 особей. Такие крупные формирования не изменялись по численности в разные сезоны года (Feh et al., 2001). Наличие в популяциях куланов больших стад подтверждается и наблюдениями других исследователей (Andrews, 1932; Dulamtseren, 1989; Schaller, 1994; Mix et al., 1995, все цит. по: Feh et al., 2001). Но, что интересно, ядро стад, видимо, остаётся неизменным на протяжении какого-то времени: индивидуально опознаваемые 14 животных входили в состав стада из 180 особей на протяжении 4-х лет (Feh et al., 2001).

Структура популяции кулана в южной части Гоби имеет иные особенности: здесь чаще встречаются отдельные группировки самок с потомством (Enkbold, 1998, цит. по: Feh et al., 2001).

2.6.3. Иранский онагр

В естественных местах обитания онагра исследования проводили на территории Qatrouyeh National Park, Bahramegoor Protected Area (Иран) с осени 2009 г. до лета 2010 г. включительно (Nowzari et al., 2013). Кроме того, группа исследователей наблюдала интродуцированную популяцию онагра в Makhtesh Ramon Nature Reserve (Negev Desert, Израиль) в 1983–1995 гг. (Salts, Rubenstein, 1995; Salts et al., 2000).

Социальная структура онагра включает одиночных территориальных самцов (в период размножения), группировки из самок с потомством и доминантного самца (гаремная группа/группировка в нашей классификации), группировки из самок с

потомством и одного или нескольких холостых жеребцов (смешанная группировка в нашей классификации), группировки из самок с потомством без взрослых жеребцов, группировки холостяков (Salts, Rubenstein, 1995; Salts et al., 2000). Самки очень редко могут быть одиночными, чаще они образуют группировки непостоянного состава с разным соотношением размножающихся и неразмножающихся особей. Объединения половозрелых, но неразмножающихся самцов также непостоянны. Группировки, состоящие из взрослого самца, нескольких взрослых самок и молодых особей могли иметь от 2 до 47 животных. Размер группировок оказался зависящим от обилия ресурсов и климатических условий (Nowzari et al., 2013).

2.7. Хур

Индийский хур *Equus khur* Lesson, 1827 в последней систематической сводке рассматривается как отдельный вид (Grubb, Groves, 2011).

Н. Шах проводила исследования 1989–2004 гг. в Little Rann of Kutch, Gujarat в Индии (Shah, Quereshi, 2007). Там же работал в январе–мае 2003 г. С. Сандарсэн (Sundaresan et al., 2007), но социальная структура популяции в его исследованиях не была приоритетной целью.

У хура описаны семейные группировки (family groups), группировки холостяков (all male groups), доминантные и вытесненные (displaced stallions) жеребцы (указаны авторские термины, Shah, Quereshi, 2007). Исходя из приведённых в работе описаний, под семейными группировками Н. Шах понимала группировки самок с потомством нескольких лет, которые могут находиться на участках территориальных (доминантных) самцов. Вытесненные самцы — это, видимо, не

участвующие в размножении половозрелые самцы.

Семейные группировки и группировки холостяков демонстрировали значительную вариабельность в размерах: 1–129 особей для первых (в среднем 14) и 7–24 (в среднем 17) для вторых. Семейные группировки имели значительную степень перекрытия территорий с доминантными (территориальными) самцами (до 28% территории). Территории доминантных жеребцов не перекрывались с участками группировок холостяков, но перекрывались с участками вытесненных самцов (25%). Несколько из наблюдаемых территориальных самцов удерживали территорию в течение года. Вне периода размножения участки более крупных группировок самок с потомством имели большую степень перекрытия с участками территориальных самцов (80% территории). Размер группировок, степень перекрытия территорий и участков разных социальных образований зависели от сезона года, обилия кормовых ресурсов и влаги. В частности, во влажный период с обилием кормов размер семейных группировок был в среднем 17 особей, а в засушливое лето 5 особей. К сожалению, в работе не отражена степень устойчивости описанных социальных образований.

В другом исследовании размеры наблюдаемых группировок кхура несколько отличались: в среднем 4.1 особи, а наибольшая группа включала 24 животных (Sundaresan et al., 2007).

2.8. Кианг

Для кианга *Equus kiang* Moorcroft, 1841 выделяют три подвида: западный *E. k. kiang* s. str., восточный *E. k. holdereri* Matschie, 1911, южный *E. k. polyodon* Hodgson, 1847 (Grubb, 2005; Grubb, Groves, 2011).

Данные об этом высокогорном обитателе немногочисленны, а наблюдения не столь продолжительны, как по другим видам семейства Лошадиных. В основном проводились лишь маршрутные учётные животных без индивидуального опознавания особей и наблюдения за ними.

Кианги могут образовывать небольшие более постоянные группы самок с потомством и группировки самцов-холостяков. Половозрелые самцы часто держатся одиночно и демонстрируют территориальное поведение или сопровождают группы самок на своей территории (Schaller, 1998, цит. по: St-Louis, Cote, 2009). Размер ассоциаций кианга имеет сезонные и популяционные отличия: так, в Ладаке диапазон составлял 1–74 особей, в среднем 2.8 особи (Bhatnagar et al., 2006), в Chang Tang Nature Reserve в среднем 6.8 особей летом и 10.9 зимой (Schaller, 1998, цит. по: St-Louis, Cote, 2009). Количество одиночных животных имело тенденцию к сокращению в осенне-зимний период. Из наблюдавшихся киангов 97.3% образовывало группы 3–160 особей (Паклина, ван Орден, 2003), или 73% группы по 2–10 особей (Schaller et al., 2007, цит. по: St-Louis, Cote, 2009).

Стада из нескольких сотен особей наблюдали в осенний период ряд исследователей (Паклина, ван Орден, 2003; обзор литературных данных см.: St-Louis, Cote, 2009).

3. Сравнительный анализ разнообразия социальных структур Equidae

Накопление знаний в социобиологии отдельных групп животных привело к выявлению широкого разнообразия социальных структур, а в дальнейшем — к обсуждению эволюционных тенденций их развития и построению эволюцион-

ных моделей. Наиболее благоприятную почву для умозаключений дают приматы, а также некоторые парнокопытные. Последние демонстрируют разнообразие в размерах тела, наличии и формах органов защиты, степени выраженности полового диморфизма, местообитаниях, стратегиях размножения. Разбору их эволюционных стратегий размножения посвящён целый ряд работ (например, Geist, 1974; Jarman, 1974, 1983).

Не менее интересным объектом с недавнего времени стали непарнокопытные. В отличие от парнокопытных, большинство непарнокопытных имеют сходные размеры тела, здесь нет выраженного полового диморфизма и органов защиты. Семейство Equidae в настоящее время прошло пик эволюционного расцвета, утратив былое видовое разнообразие, но сохранив важное свойство — высокую адаптационную способность. Представители семейства обитают в самых разнообразных природных условиях: например, домашние лошади вполне успешно существуют и в тундре (якутская порода), и в пустыне (арабская и ахалтекинская породы, одичавшие лошади в пустыне Намиб). Адаптации связаны не только с организменным уровнем (морфологические, физиологические), но и с надорганизменным — в том числе за счёт пластичности социального поведения.

Классик этологии Г. Клингель первым попытался обобщить разнообразие социального поведения Equidae и предложил выделить два типа социально-территориальной организации (см. табл. 1; Klingel, 1972, 1979). Д. Гинсберг расширил типологию, определив пять вариантов: территориальные самцы; мигрирующие гаремы; гаремы с эксклюзивными участками обитания; территориальные гаремы; самцы, следующие за отдельными самка-

ми (Ginsberg, 1988, цит. по: Linklater, 2000; Shah, Qureshi, 2007). Однако предложенная Г. Клингелем схема оказалась более популярной и используется во всех работах, посвящённых этой тематике.

Территориальная социальная организация предполагает, что самцы в период гона занимают каждый свой участок, охраняют его от посягательств соседей и стараются удержать всех находящихся в нём самок. При нетерриториальной организации самец защищает не территорию, а определённую группу самок (как правило, с потомством), с которой он постоянно находится. Высказывают предположение, что нетерриториальные виды имеют большую свободу при передвижениях и более высокий репродуктивный потенциал, и в целом демонстрируют менее примитивный тип организации, нежели территориальные (Carson, Wood-Gush, 1983). Кроме территориальности важными показателями социальной организации являются развитость социальных связей между индивидуумами в сообществе и, соответственно, степень стабильности социальных образований.

Отдельно следует подчеркнуть существенную зависимость между длительностью и уровнем подробности наблюдений и степенью выявленного разнообразия социальных структур. Кратковременность или узкая тематическая направленность многих полевых исследований зачастую не даёт реальной оценки степени устойчивости связей между особями и стабильности тех или иных формирований. Многолетние наблюдения с возможностью персонально идентифицировать особей, отслеживать индивидуальные истории жизни, безусловно дают несравнимо больший вклад в общую копилку знаний о механизмах формирования и функционирования социальных структур.

Табл. 3. Разнообразие социальных образований у представителей Equidae.

Table 3. Diversity of the social organization in Equidae.

Характеристика	<i>E. caballus</i> , <i>E. ferus</i> , <i>E. przewalskii</i>	<i>E. zebra</i> , <i>E. hartmannae</i>	<i>E. quagga</i>	<i>E. grevyi</i>	<i>E. asinus</i>	<i>E. africanus</i>	<i>E. hemionus</i>	<i>E. kiang</i>
Тип социальной организации*	«Гаремный» (тип I)			«Территориальный» (тип II)				
Территориальность для размножающихся единиц*	±	–	–	+	+	+	±	+
Социальные образования:								
одиночные животные	+	+	–	+	+	+	+	+
группировки самок с потомством и без него	±	±	+	±	+	+	+	+
группы самок с потомством и без него	–	–	–	–	+	+	+	–
холостяцкие группировки	+	+	+	+	+	+	+	+
холостяцкие группы	+	+	+	–	+	+	–	–
смешанные группировки	±	±	±	±	±	–	±	+
смешанные группы	+	–	–	–	±	–	±	–
гаремные группировки	–	–	–	+	±	+	±	+
гаремные группы	+	+	+	–	±	–	±	–
стада***	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечания. ± – не у всех подвидов/популяций; * по Klingel, 1972, 1976; ** о различиях между группами и группировками см. в тексте; *** нет доказательств существования у данных видов сложной структуры стада и координации активности между отдельными социальными единицами, хотя между социальными группами в популяции (по крайней мере лошадей) несомненно существует иерархия доминирования (Miller, Denniston, 1979; Franke Stevens, 1988; Спасская, 2011; Спасская и др., 2015).

Comments. ± – not in all subspecies/populations; * after Klingel, 1972, 1976; ** see text about differences between groups and groupings; *** there are no evidence of existence of the herd complex structure with coordinated activity between constituent social units in these species, though domination hierarchy between social groups (at least in case of horses) undoubtedly takes place.

Поэтому более всего изучены одичавшие лошади и ослы — объекты наиболее доступные и имеющие множество популяций в самых разнообразных природных сообществах. Несколько хуже обстоит с изученностью остальных видов, которые сложно индивидуально опознаваемые, обитают в экстремальных и/или трудно-

доступных районах. Большая часть сведений о них собрана более 30 лет назад. Сейчас наблюдается возврат интереса к этим животным, прежде всего обусловленный развитием новых технологий поимки и обездвиживания, мечения, регистрации и дистанционного слежения, неинвазивных методов исследований.

Пристальное внимание также обусловлено продолжающимся сокращением численности этих видов и необходимостью разработки эффективных мер охраны (Moehlman, 2002).

Представленный выше обзор разнообразия социальных структур Equidae обобщён в табл. 3, он демонстрирует два важных положения:

— существенную внутривидовую вариабельность как на уровне подвидов, так и на уровне отдельных популяций;

— схожесть изменчивости социальных образований внутри семейства Equidae, которая размывает различия двух типов организации.

В. Линклэйтер (Linklater, 2000) пришёл к выводу, что межвидовые различия социальных стратегий существенно превосходят внутривидовое разнообразие у Лошадиных. Но исходя из результатов проведённого анализа (Приложение 1, 2), можно с уверенностью утверждать, что по крайней мере у ряда видов наблюдается широкое разнообразие на популяционном уровне.

Табл. 3 представляет собой в некоторой степени схему гомологических рядов изменчивости социальных формирований у Equidae. Можно ожидать, что немногочисленные «минусовые» ячейки в таблице, указывающие на отсутствие тех или иных социальных образований у некоторых видов, будут заполнены в результате проведения более подробных исследований. Важно подчеркнуть, что выделяемые социальные единицы в виде гаремных или холостяцких групп/группировок, которые принято считать основными, фактически не являются дискретными. Существует целый ряд переходных формирований в виде различного рода ассоциаций особей — однополых или смешанных, более или менее стабильных. Показанные выше

сценарии образования такого рода социальных структур (как по литературным данным, так и по собственным наблюдениям) демонстрируют широкий спектр социальных взаимоотношений.

Какие существуют объяснения столь высокой пластичности социального поведения и структур у представителей Equidae?

Одно из основных предположений, обосновывающее формирование в процессе эволюции социально-территориальной организации, — это приспособление к разным условиям существования (Klingel, 1972, 1979; Rubenstein, 1989, 1994; рис. 1). Так, территориальный тип организации возник у видов, живущих в аридных местообитаниях с ограниченными ресурсами, с постоянно или регулярно меняющимися условиями. Нетерриториальный тип организации, видимо, является адаптацией к постоянно меняющимся и непредсказуемым условиям окружающей среды, а необходимость постоянного обеспечения кормом побуждает к миграции.

В качестве основных факторов внешней среды, оказывающих влияние на разнообразие, стабильность и пространственное распределение социальных образований Лошадиных, называют плотность, непрерывность распределения и объём пищевых ресурсов, доступность водопоев и пресс хищников (Duncan, 1983; Rubenstein, 1989, 1994; Moehlman, 1998; Feh et al., 2001; Shah, Qureshi, 2007).

В качестве яркого примера влияния условий обитания можно указать различия в социальной организации одичавших ослов, обитающих в диаметрально противоположных местообитаниях — пустынных Chemehuevi Mountains и Death Valley (Woodward, 1979; Moehlman, 1998) и влажном субтропическом Ossabaw Island (McCort, 1979). Различия проявляются в



Рис. 1. Модель развития социальной организации у Equidae (по Rubenstein, 1989).

Fig. 1. Model of development of social organization in Equidae (after Rubenstein, 1989).

формировании стабильных социальных групп (гаремных и холостяцких) в более богатых ресурсами местообитаниях, но при этом гаремные группы демонстрируют выраженную территориальность. На эти особенности указала П. Мёльман (Moehlman, 1998), детально их проанализировавшая. При рассмотрении других популяций эта закономерность в целом сохраняется (см. Приложение 2), но есть и исключения, такие как популяции на о. St. John (Rudman, 1998) и в Kalpitiya (Santiapillai et al., 1999), в которых проявляется стандарт II типа организации — территориальные самцы и стабильные объединения самок с потомством.

Второй пример связан с влиянием хищников. У монгольского кулана существуют различия между популяциями,

обитающими в разных частях Гоби — Джунгарской и Южной. Так, в Джунгарской Гоби куланы в осенне-зимний период образуют группировки, включающие значительное количество самцов, и крупные стада. Здесь практически не встречаются отдельные группы самок с потомством и значительно меньше одиночных самцов. Эти особенности К. Фе связывает с большим прессом хищников в Джунгарской Гоби (Feh et al., 2001).

П. Мёльман предложила схему, которая поясняет взаимосвязь различных факторов, влияющих на тип социальной организации и стратегию размножения Лошадиных (Moehlman, 1998). Так, на образование более стабильных объединений самок влияют увеличение ресурсов среды и пресса хищников, а также



Рис. 2. Факторы, влияющие на стратегию размножения Equidae (по Moehlman, 1998).

Fig. 2. Factors affecting strategy of breeding in Equidae (after Moehlman, 1998).

возможность защиты социальной группы при более раннем обнаружении хищника. Это наиболее вероятный сценарий для увлажнённых мест с обильными ресурсами. Ограниченность ресурсов в аридных местообитаниях и недостаточность влияния хищников в свою очередь приводит к защите территории, при этом происходит объединения нескольких самок, а

наиболее стабильной социальной ячейкой оказывается самка с потомством (рис. 2).

Однако объяснять всё разнообразие социальных структур только влиянием условий среды, видимо, не вполне корректно. При всей пластичности поведения симпатричные виды в одних и тех же биоценозах (например, зебра Грэви и равнинная зебра, одичавшие лошади и

одичавшие ослы) не меняют кардинально тип пространственно-социальной организации, на что указывал и В. Линклэйтер (Linklater, 2000). Но при более внимательном разборе этих случаев (см. подробнее выше) оказывается, что в этих популяциях существуют всё-таки некоторые отклонения от стандарта. Так, и у зебры Грэви, и у равнинных зебр формируются смешанные группировки сходного состава (Kimura, 2000; Simpson et al., 2012). У одичавших ослов, обитающих в горах Калифорнии в тех же условиях, что и одичавшие лошади, формируются достаточно стабильные смешанные многосамцовые группы, столь распространённые у одичавших лошадей (Woodward, 1979). Р. Хоффманн (Hoffmann, 1983b) в центральной Австралии, где совместно обитают одичавшие ослы и лошади, нашёл у одичавших лошадей группы самок с потомством, аналогичные ослиным, а у ослов отсутствие территориальности (следует, правда, учесть, что его исследование было непродолжительным).

Помимо факторов окружающей среды, на формирование тех или иных социальных структур могут оказывать влияние некоторые внутривидовые параметры, такие как плотность и половозрастная структура популяции. Ранее уже было отмечено, что при недостатке жеребцов в популяции лошадей (например, при изъятии их в процессе управления популяцией) могут образовываться ассоциации кобыл с потомством. Напротив, при увеличении количества жеребцов начинают образовываться смешанные, в первую очередь многосамцовые гаремы. В ростовской популяции одичавших лошадей после перерыва в 5 лет многосамцовые группы стали появляться, когда соотношение жеребцов к кобылам (от 2-х лет и старше) увеличилось с 0.7 до

0.9 (Спасская и др., 2016). Предложенная ранее гипотеза внутривидовых механизмов регуляции демографических процессов с помощью изменения социальных формирований требует проверки в результате длительного исследования и при отсутствии внешнего управления популяцией (Спасская, Щербакова, 2009).

Остановимся на втором высказанном здесь положении о сходстве изменчивости социальных образований у разных видов семейства Equidae, которая размывает отличия двух типов организации, предложенных Г. Клингелем и основанных на территориальности. В. Линклэйтер (Linklater, 2000) усомнился в корректности использования термина «территориальность» применительно к зебре Грэви, ослам, куланам и киангам. По его мнению, поведение территориальных самцов и нетерриториальных холостых жеребцов у этих видов по многим показателям сходно, хотя у последних выделяют участок обитания. Размеры территорий сходны с размерами участков обитания у нетерриториальных видов. Элементы территориального поведения не связаны только с границами территории, кроме того, они есть у тех и других видов. А территориальные виды защищают территорию только в присутствии там самок. Таким образом, нетерриториальность лежит в основе различий социальной организации Equidae. И в качестве альтернативного варианта В. Линклэйтер предлагает межвидовые различия объяснять как вариации форм защиты самками полигении.

4. Заключение

Проведённый в представленной работе анализ с учётом видовых и популяционных особенностей поведения представителей семейства Equidae показал следующее.

Во-первых, выявлена существенная внутривидовая вариабельность социально-пространственной организации как на уровне подвидов, так и на уровне отдельных популяций. Наиболее ярко эта закономерность появляется у одичавших популяций одомашненных видов — лошадей и ослов. С помощью человека они распространены практически всесветно, занимают разнообразные сообщества и климатические зоны и демонстрируют великолепную поведенческую адаптивность.

Во-вторых, выявлена схожесть изменчивости социальных образований внутри семейства, которая размывает отличия двух ранее выделявшихся основных типов социально-пространственной организации. У видов, имеющих разный тип организации, в случае возникновения вторичной симпатрии формируются отклонения от видового стандарта в направлении другого типа организации.

Наш анализ подтвердил ранее полученный вывод, согласно которому устойчивые социальные связи формируются при обильных ресурсах и/или высоком уровне предсказуемости ресурсов во времени.

Представленные результаты показали, что для Лошадиных в целом характерен некоторый ограниченный набор стереотипов социально-территориального поведения. Основные различия между видами затрагивают степень устойчивости сообществ животных — постоянства их состава и длительность существования. Соответственно, именно указанные характеристики крайне важны при описании таких сообществ. В предложенной нами терминологии их основные варианты обозначены как «*группа*» и «*группировка*».

Можно предполагать, что набор социально-территориальных стереотипов на комбинаторной основе формирует некое «пространство логических возможностей» (термин Заварзина, 1974). Поскольку комбинация социальных связей имеет ограниченное количество вариантов, эволюция видового поведения происходит в рамках некоторого заданного канала. Согласно этому их «канализованные» преобразования могут быть представлены как гомологические ряды изменчивости социальных стереотипов (форм социальных связей). Выбор какой-то одной из возможных комбинаций в рамках такого «пространства» в той или иной мере диктуется определённым сочетанием внутренних (популяционная структура) и внешних (условия обитания) факторов.

Следует особо подчеркнуть, что исследования социального и территориального поведения Лошадиных несомненно требуют использования специфических методик, основанных на сочетании индивидуального опознавания и долгосрочных (по продолжительности сопоставимых с индивидуальной жизнью животных) наблюдениях в природных условиях при минимальном вмешательстве со стороны человека. Только в таком случае, а не при краткосрочных спорадических наблюдениях, мы можем рассчитывать на получение результатов, позволяющих делать достаточно надёжные экстраполяции.

Благодарности

Я признательна С.В. Попову за общую оценку работы и И.Я. Павлинову за ценные критические замечания; Н.В. Щербакowej и Ю.А. Ермилиной за многолетнюю помощь в экспедиционных работах.

Литература

- Анчиферов П.С. 1983. Территориальность самцов кулана в Аскании-Нова. — Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. Т. 2. Москва: Наука. С. 87–88.
- Банников А.Г. 1948. Географическое распространение и заметки по биологии кулана (*Equus hemionus*) в Монголии. — Зоологический журнал, 27 (1): 65–74.
- Банников А.Г. 1954. Млекопитающие Монгольской народной республики. Москва: Изд-во АН СССР. 669 с.
- Банников А.Г. 1959. Современное состояние и биология дикой лошади. — Природа, 5: 50–51.
- Банников А.Г. 1981. Кулан. Москва: Лесная промышленность. 120 с.
- Баскин Л.М., 1976. Поведение копытных животных. Москва: Наука. 296 с.
- Гагенбек К. 1912. О животных и людях. Москва: Изд-во В.М. Саблина. 434 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. 1961. Млекопитающие СССР. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. Москва: Высшая школа. 775 с.
- Гмелин С.Г. 1771. Путешествие по России для исследования трех царств естества. Ч. 1. Путешествие из Санктпетербурга до Черкаска, главного города Донских казаков в 1768–1769 г. Санктпетербург: Императ. акад. наук. 273 с.
- Грум-Гржимайло Г.Е. 1896. Описание путешествия в Западный Китай. Том 1. Вдоль Восточного Тянь-Шаня. Санкт-Петербург: Императорское Русское географическое общество. 547 с.
- Гуревич Д.Я. 2001. Справочник по конному спорту и коневодству. Москва: Центрполиграф. 325 с.
- Жарких Т.Л., Ясинецкая Н.И. 1998. Социальная организация и поведение туркменского кулана (*Equus hemionus kulan*) в «Аскании-Нова». — Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова» ім. Ф.Е. Фальц-Фейна: Проблеми економоніторингу та збереження біорізноманіття. Асканія-Нова. С. 74–79.
- Заварзин Г.А. 1974. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. Москва: Наука. 102 с.
- Каштанов Л.В. 2011. Табунное коневодство. Изд. 2-е. Москва: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 416 с.
- Куприкова Е.А. 1990. Многолетняя динамика островной популяции одичавших ослов *Equus asinus*. 1. Структура популяции. — Зоологический журнал, 69 (9): 126–137.
- МакГриви П. 2011. Поведение лошадей. Руководство для ветеринарных врачей и специалистов по работе с лошадьми. Москва: Софион. 340 с.
- Павлинов И.Я., Хляп Л.А. 2012. Отряд Perissodactyla. — Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 52). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 383–389.
- Паклина Н.В. 1997а. О судьбе лошади Пржевальского. — Природа, 6: 106.
- Паклина Н.В. 1997б. По следам исчезнувших тахи. — Природа, 7: 91–101.
- Паклина Н.В., ван Орден К. 2003. Современное состояние популяции кiang (*Equus kiang*) в юго-западной части видового ареала. — Зоологический журнал, 82 (3): 413–416.
- Паклина Н.В., Климов В.В. 1990. Социальная организация популяции одичавших лошадей *Equus caballus* острова Южный (озеро Маныч-Гудило). — Зоологический журнал, 69 (10): 107–116.
- Паллас П.С. 1773. Путешествие по разным провинциям Российской империи. Ч. 1. Санктпетербург: Типогр. Императ. акад. наук. 786 с.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. Москва: Наука. 424 с.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1985. Структура популяции и поведение одичавших ослов *Equus asinus* на острове Огурчинский (Каспийское море). 1. Социальная организация. — Зоологический журнал, 64 (5): 750–762.

- Пржевальский Н.М. 1883. Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки (Третье путешествие в Центральную Азию). Санктпетербург: Императорское Русское географическое общество. 473 с.
- Рашек В.А. 1969. Некоторые особенности поведения кулана. — Поведение животных и проблемы одомашнивания. Москва: Наука. С. 21–38.
- Рашек В.А. 1973. Размножение и поведение кулана в период гона на о. Барса-Кельмес. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический, 78 (5): 26–41.
- Рычков П.И. 1762. Топография Оренбургская, т. е. обстоятельное описание Оренбургской губернии, сочинённое коллежским советником и императорской Академии наук корреспондентом Петром Рычковым. Санктпетербург: типогр. Императорской акад. наук. 331 с.
- Свечин К.Б., Бобылев И.Ф., Гопка Б.М. 1984. Коневодство. — Москва: Колос. 352 с.
- Сидоренко Е.В. 2004. Анализ и прогноз динамики социальной структуры группировки лошадей Пржевальского (*Equus ferus przewalskii* Poljakov, 1881) на основе этологических и физиологических исследований. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, Московск. госуд. универ. им. М.В. Ломоносова. 25 с.
- Соколов В.Е., Амарсанаа Г., Паклина Н.В. и др. 1991. Ареал лошади Пржевальского в последний период существования вида в МНР и его геоботаническая характеристика. — Зоологический журнал, 70 (5): 111–115.
- Соломатин А.Ю. 1973. Кулан. Москва: Наука. 144 с.
- Спасская Н.Н. 2009. Пространственная структура популяций одичавших лошадей: анализ факторов, влияющих на размер участка обитания. — Зоологический журнал, 88 (5): 629–636.
- Спасская Н.Н. 2011. Межгрупповая иерархия в популяции одичавших лошадей. — Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 458.
- Спасская Н.Н., Ермилина Ю.А., Махоткина К.А., Свиначенко А.Е. 2010б. Фенотипическая характеристика изолированной популяции одичавших лошадей о. Водный (Ростовская обл.) — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биологический, 110 (6): 15–23.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В. 2006. Популяция одичавших лошадей острова «Водный» в Государственном природном заповеднике «Ростовский» (результаты исследования 2006 года). — Вопросы степей, 6: 64–69.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В., Ермилина Ю.А. 2015. Межгрупповая иерархия в популяции одичавших лошадей: особенности и динамика. — Богоявленская Д.Б. (ред.). От истоков к современности: 130 лет организации психологического общества при Московском университете: Сборник материалов юбилейной конференции. Т. 5. Москва: Когито-Центр. С. 437–439.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В., Ермилина Ю.А. и др. 2010а. Результаты комплексного мониторинга популяции одичавших лошадей о. Водный Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский». — Труды ФГУ «Государственный природный заповедник «Ростовский»», 4. Ростов-на-Дону: Изд-во СКНЦ ВШ ЮФУ. С. 197–211.
- Спасская Н.Н., Щербакова Н.В., Ермилина Ю.А., Прохорова М.С. 2016. Состояние популяции свободноживущих (одичавших) лошадей в Государственном природном заповеднике «Ростовский». — Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X съезд Териологического общества при РАН). Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 408.
- Уоринг Д.Х. 2009. Поведение лошади. Санкт-Петербург: ООО «ИКЦ». 458 с.
- Фальц-Фейн В. 1997. Аскания-Нова. Киев: Аграрная Наука. 347 с.
- Цэвэгмид Д. 1959. Сохранить редчайшее животное мировой фауны. — Природа, 5: 52–53.

- Шатилов И.Н. 1884. Сообщение о тарпанах. — Известия Московского Императорского общества акклиматизации. 8 с.
- Шеффер М. 2004. Язык лошадей. Образ жизни, поведение, формы общения. Москва: Аквариум. 336 с.
- Щербакова Н.В., Спасская Н.Н. 2009. Динамика социальной структуры популяции одичавших лошадей. — Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й науч. конференции 9–12 ноября 2009 г., Черногоровка. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 46.
- Эверсманн Э. 1850. Естественная история Оренбургского края. Часть 2. Казань: Типография Казанского университета. 295 с.
- Bahloul K., Pereladova O.B., Soldatova N. et al. 2001. Social organization and dispersion of introduced kulans (*Equus hemionus kulan*) and Przewalski horses (*Equus przewalskii*) in the Bukhara Reserve, Uzbekistan. — *Journal of Arid Environments*, 47 (3): 309–323.
- Berger J. 1977. Organizational systems and dominance in feral horses in the Grand Canyon. — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2 (2): 131–146.
- Berger J. 1983. Induced abortion and social factors in wild horse. — *Nature*, 303: 59–61.
- Berger J. 1986. Wild Horses of the Great Basin. Social competition and population size. Chicago: University of Chicago press. 326 p.
- Bhatnagar Y.V., Wangchuk R., Prins H.H.T. et al. 2006. Perceived conflicts between pastoralism and conservation of the kiang *Equus kiang* in the Ladakh Trans-Himalaya, India. — *Environmental Management*, 38 (6): 934–941.
- Bowling A.T., Touchberry R.W. 1990. Parentage of Great Basin feral horses. — *Journal of Wildlife Management*, 54 (3): 424–429.
- Boyd L. 1979. The mare—foal demography of feral horses in Wyoming's Red Desert. — Denniston R.H. (ed.). *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*. Laramie: University of Wyoming. P. 185–204.
- Boyd L.E. 1988. Time budgets of adult Przewalski horses: Effects of sex, reproductive status and enclosure. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 19–39.
- Buisman A.K., Weeren R. 1982. Breeding and management of Przewalski horses in captivity. — *Breeding the Przewalski horse in captivity for release into the wild*. Rotterdam: Foundation for the preservation and protection of Przewalski Horses. P. 77–160.
- Cameron E.Z., Linklater W.L., Stafford K.J., Minot E.O. 2003. Social grouping and maternal behaviour in feral horses (*Equus caballus*): the influence of males on maternal protectiveness. — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53 (1): 92–101.
- Carson K., Wood-Gush D.G.M. 1983. Equine behaviour. — *Applied Animal Ethology*, 10 (3): 165–190.
- Denniston R.H. 1979. The varying role of the male in feral horses. — Denniston R.H. (ed.). *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*. Laramie: University of Wyoming. P. 93–98.
- Dobbie W.R., Berman D.McK., Braysher M.L. 1993. *Managing Vertebrate Pests: Feral Horses*. Canberra: Australian Government Publishing Service. 129 p.
- Dobroruka L.J. 1961. Eine Verhaltensstudie des Przewalski-Urwildpferdes (*Equus przewalskii* Poljakov, 1881) in dem Zoologischen Garten Prag. — *Proceedings of the I International Symposium on Przewalski Horse organised by the Zoological Garden in Prague 5–8 Sept. 1959*. (“Equus”). Praha: Nakladatelství ceskoslovenska akademie Ved. P. 89–104.
- Doku Y., Bekele A., Balakrishnan M. 2007. Population status of plains zebra (*Equus quagga*) in Nechisar plains, Nechisar National Park, Ethiopia. — *Tropical Ecology* 48 (1): 79–86.
- Duncan P. 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a Mediterranean wetland. — *Journal of Animal Ecology*, 52 (1): 93–109.
- Duncan P., Cowtan P. 1980. An unusual choice of habitat helps Camargue horses to avoid blood-sucking horse-fly. — *Biology of Behaviour*, 5 (1): 55–60.
- Falz-Fein F. 1901. Der Tarpan oder das zentralasiatische Wildpferd (*Equus przewalskii*). — *Natur und Hous*, 9 (9): 1–4.

- Feh C. 1988. Social behaviour and relationships of Przewalski horses in Dutch semi-reserves. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 71–87.
- Feh C. 1999. Alliances and reproductive success in Camargue stallions. — *Animal Behavior*, 53 (3): 705–713.
- Feh C., Boldskuh T., Tourenq C. 1994. Are family groups in equids a response to cooperative hunting by predators? The case of mongolian kulans (*Equus hemionus luteus* Matschie). — *Revue d'Ecologie – La Terre et la Vie*, 49 (1): 11–20.
- Feh C., Munkhtuya B., Enkhbold S., Sukhbatatar T. 2001. Ecology and social structure of the Gobi khulan *Equus hemionus* subsp. in the Gobi B National Park, Mongolia. — *Biological Conservation*, 101 (1): 51–61.
- Feist J.D., McCullough D.R. 1975. Reproduction in feral horses. — *Journal of Reproduction and Fertility*. Supplement, 23: 13–18.
- Fischhoff I.R., Dushoff J., Sundaresan S.R. et al. 2009. Reproductive status influences group size and persistence of bonds in male plains zebra (*Equus burchelli*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 (6): 1035–1043.
- Fischhoff I.R., Sundaresan S.R., Cordingley J. et al. 2007. Social relationships and reproductive state influence leadership roles in movements of plains zebra, *Equus burchellii*. — *Animal Behaviour*, 73 (5): 825–831.
- Franke Stevens E. 1988. Contests between bands of feral horses for access to fresh water: the resident wins. — *Animal Behavior*, 36 (6): 1851–1853.
- Franke Stevens E. 1990. Instability of harems of feral horses in relation to season and presence of subordinate stallions. — *Behaviour*, 112 (3–4): 149–161.
- Gates S. 1979. A study of the home ranges of free-ranging Exmoor ponie. — *Mammal Review*, 9 (1): 3–18.
- Geist V. 1974. On the Relationship of Social Evolution and Ecology in Ungulates. — *American Zoologist*, 14 (1): 205–220.
- Ginsberg J.R. 1989. The ecology of female behaviour and male mating success in the Grevy's zebra. — Jeweel P.A., Maloiy G. (eds). *The biology of large African mammals in their environment*. Symposia of the Zoological Society of London, 61: 89–110.
- Goodwin D. 2002. Horse behaviour: evolution, domestication and feralisation. — Waran N. (ed.). *The welfare of horses*. Dordrecht: Kluwer Academic Publ. P. 1–18.
- Groves C.P., Grubb P. 2011. *Ungulate taxonomy*. Baltimore: The John Hopkins Univ. Press. 416 p.
- Grubb P. 2005. Family Equidae. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. 3rd ed., Vol. 1. Baltimore: The Johns Hopkins Univ. Press. P. 629–632.
- Hoffman R. 1983a. The development of social behavior in immature males of a feral horse population (*Equus caballus*). Dissertation. Universitat Tübingen. 73 p.
- Hoffman R. 1983b. Social organization patterns of several feral horse and feral ass population in Central Australia. — *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 48 (2): 124–126.
- Hoffman R. 1985. On the development of social behavior in immature males of a feral horses population (*Equus przewalskii f. caballus*). — *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 50 (5): 302–314.
- Haupt K.A., Keiper R. 1982. The position of the stallion in the equine dominance hierarchy of feral and domestic ponies. — *Journal of Animal Science*, 54 (5): 945–950.
- Jarman P.J. 1974. The Social Organisation of Antelope in Relation to Their Ecology. — *Behaviour*, 48 (3/4): 215–267.
- Jarman P. 1983. Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. — *Biological Reviews*, 58 (4): 485–520.
- Kaczensky P., Ganbaatar O., von Wehrden H. et al. 2007. Przewalski's horse (*Equus ferus przewalskii*) re-introduction in the Great Gobi B strictly protected area: From species to ecosystem conservation. — *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 5 (1–2): 13–18.
- Keiper R.R. 1986. Social structure. — *Veterinary Clinics of North America: Equine Practice*, 2 (3): 465–484.
- Keiper R. 1988. Social interactions of the Przewalski horse (*Equus przewalskii* Poliakov,

- 1881) herd at the Munich Zoo. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 89–97.
- Keiper R.R., Sawbraus H.H. 1986. The stability of equine dominance hierarchies and the effects of kinship, proximity and foaling status on hierarchy rank. — *Applied Animal Behavior Science*, 16 (2): 121–130.
- Keiper R., Receveur H. 1992. Social interactions of free-ranging Przewalski horses in semireserves in the Netherlands. — *Applied Animal Behaviour Science*, 33 (4): 303–318.
- Kimura R. 2000. Relationship of the type of social organization to scent-marking and mutual-grooming behaviour in Grevy's (*Equus grevyi*) and Grant's zebas (*Equus burchelli bohmi*). — *Journal of Equine Veterinary Science*, 11 (4): 91–98.
- King S.R.B., Gurnell J. 2007. Scent-marking behaviour by stallions: an assessment of function in a reintroduced population of Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*). — *Journal of Zoology*, 272 (1): 30–36
- Kirkpatrick J.F., Turner J.W. 1986. Comparative reproductive biology of North American feral horses. — *Equine Veterinary Science*, 6 (5): 224–230.
- Kissell R.E., Irby L.R., Mackie R.J. 1994. Spatial segregation of bighorn sheep, mule deer, and feral horses. — *Biennial Symposium of the Northern Wild Sheep and Goat Council*, 9: 166–173.
- Klimov V.V. 1988. Spatial-ethological organization of the herd of Przewalski horses (*Equus przewalskii*) in Askania-Nova. — *Applied Animal Behaviour Science*, 21 (1): 99–115.
- Klingel H. 1967. Soziale organisation und verhalten freilebender Steppenzebras. — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 24 (5): 580–624.
- Klingel H. 1968. Soziale organisation und verhaltensweisen von Hartmann- und Bergzebras (*Equus zebra hartmannae* und *E. z. zebra*). — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 25 (1): 76–88.
- Klingel H. 1969a. The Social Organisation and Population Ecology of the Plains Zebra (*Equus quagga*). — *Zoologica Africana*, 4 (2): 249–263.
- Klingel H. 1969b. Zur Soziologie des Grevy-Zebras. — *Zoologischer Anzeiger*, 33 (4): 311–316.
- Klingel H., 1972. Social behaviour of african Equidae. — *Zoologica Africana* 7 (1): 175–185.
- Klingel H. 1974. Soziale organisation und verhalten des Grevy-Zebra (*Equus grevyi*). — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 36 (1): 37–70.
- Klingel H. 1977. Observations on social organization and behaviour of African and Asiatic wild asses (*Equus africanus* and *E. hemionus*). — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 44 (3): 323–331.
- Klingel H. 1979. A comperison of the social organization of the equids. — Denniston R.H. (ed.). *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*. Laramie: University of Wyoming. P. 23–30.
- Linklater W.L. 1998. The social and spatial organization the horses. PhD thesis. New Zealand. Massey University. 239 p.
- Linklater W.L. 2000. Adaptive explanation in socio-ecology: lessons from the Equidae. — *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 745 (1): 1–20.
- Linklater W.L., Cameron E.Z., Stafford K. J., Veltmann C.J. 2000. Social and spatial structure and range use by Kaimanawa wild horses (*Equus caballus*: Equidae). — *New Zealand Journal of Ecology*, 24 (2): 139–152.
- Linklater W.L., Cameron E.Z. 2000. Tests for cooperative behaviour between stallions. — *Animal Behaviour*, 60 (6): 731–743.
- Lloyd P.H., Rasa O.A.E. 1989. Status, reproductive success and fitness in Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). — *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25 (6): 411–420.
- McCool C.J., Pollitt C., Falloann R., Turner F. 1981. Studies of feral donkeys in the Victoria River-Kimberleys area. Observations on behaviour, reproduction and habitat and some possible control strategies. — *Australian Veterinary Journal*, 57 (10): 444–449.
- McCort W.D. 1979. The feral asses (*Equus asinus*) of Osabaw Island, Georgia: mating system and the effects of vasectomies as a population control procedure. — Denniston R.H. (ed.). *Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids*. Laramie: University of Wyoming. P. 71–83.
- McCort W.D. 1984. Behavior of feral horses and ponies. — *Journal of Animal Science*, 58 (2): 493–499.

- Miller R. 1979. Band organization and stability in Red Desert feral horses. — Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 113–128.
- Miller R. 1981. Male Aggression, Dominance and Breeding Behavior in Red Desert Feral Horses. — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 57 (3): 340–351.
- Miller R. 1983. Seasonal movements and home ranges of feral horse bands in Wyoming's Red Desert. — *Journal of Range Management*, 36 (2): 199–201.
- Miller R., Denniston R.H. 1979. Interband dominance in feral horses. — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51 (1): 41–47.
- Moehlman P.D. 1998. Feral asses (*Equus africanus*): intraspecific variation in social organization in arid and mesic habitats. — *Applied Animal Behaviour Science*, 60 (2–3): 171–195.
- Moehlman P.D. (ed.) 2002. Equids: Zebras, Asses and Horses. Status survey and conservation action plan. IUCN. SSC Equid Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 190 p.
- Moehlman P.D., Fowler L.E., Roe J.H. 1998. Feral asses (*Equus africanus*) of Volcano Alcedo, Galapagos: behavioral ecology, spatial distribution, and social organization. — *Applied Animal Behaviour Science*, 60 (2–3): 197–210.
- Monard A.-M., Duncan P., Boy V. 1996. The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. — *Behaviour*, 133 (13/14): 1095–1124.
- Marjamaki P.H., Contasti A.L., Coulson T.N., McLoughlin P.D. 2013. Local density and group size interacts with age and sex to determine direction and rate of social dispersal in a polygynous mammal. — *Ecology and Evolution*, 3 (9): 3073–3082.
- Nowzari H., Hemami M., Karami M. et al. 2013. Habitat use by the Persian onager, *Equus hemionus onager* (Perissodactyla: Equidae) in Qatrouyeh National Park, Fars, Iran. — *Journal of Natural History*. 22 p. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2013.802040>
- Ohsawa H. 1982. Transfer of group members in plain zebras (*Equus burchelli*) in relation to social organization. — *African Study Monographs*, 2: 53–71.
- Pacheco M.A., Herrera E.A. 1997. Social structure of feral horses in the Llanos of Venezuela. — *Journal of Mammalogy*, 78 (1): 15–20.
- Penzhorn B.L. 1979. Social organization of the Cape mountain zebra *Equus z. zebra* in the Mountain Zebra National Park. — *Koedoe*, 22 (1): 115–156.
- Penzhorn B.L. 1984. A long-term study of social organisation and behaviour of Cape mountain zebras *Equus zebra zebra*. — *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64 (2): 97–146.
- Penzhorn B.L., Novellie P.A. 1991. Some behavioural traits of Cape mountain zebras (*Equus zebra zebra*) and their implications for the management of a small conservation area. — *Applied Animal Behaviour Science*, 29 (3): 293–299.
- Perkins A., Gevers E., Turner J.W., Kirkpatrick J.F. 1979. Age characteristics of feral horses in Montana. — Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 51–58.
- Reid S.W.J., Godley B.J., Henderson S.M. et al. 1997. Ecology and behaviour of the feral donkey, *Equus asinus*, population of the Karpas peninsula, northern Cyprus. — *Zoology in the Middle East*, 14 (1): 27–36.
- Rubenstein D.I. 1981. Behavioural ecology of island feral horses. — *Equine Veterinary Journal*, 13 (1): 27–34.
- Rubenstein D.I. 1982. Reproductive value and behavioral strategies: Coming of age in monkeys and horses. — Bateson P.P.G. et al. (eds). *Ontogeny*. New York: Plenum Press. P. 469–487.
- Rubenstein D.I. 1989. Life history and social organization in arid adapted ungulates. — *Journal of Arid Environments*, 17 (1): 145–156.
- Rubenstein D.I. 1994. The ecology of female social behaviour in horses, zebras and asses. — Jarman P., Rossiter A. (eds.). *Animal societies: individuals, interaction and organisation*. Kyoto: Kyoto University Press. P. 13–28.
- Rubenstein D.I., Nunez C.M. 2009. Sociality and reproductive skew in horses and zebras. — Hager R., Jones C.B. (eds). *Reproductive*

- skew in vertebrates: Proximate and ultimate causes. Cambridge: Cambridge University Press. P. 196–226.
- Rudman R., 1998. The social organisation of feral donkeys (*Equus asinus*) on a small Caribbean island (St. John, US Virgin Islands). — Applied Animal Behaviour Science, 60 (2–3): 211–228.
- Rutberg A.T. 1990. Inter-group transfer in Assateague pony mares. — Animal Behavior, 40 (5): 945–952.
- Rutberg A.T., Greenberg S.A. 1990. Dominance, aggression frequencies and modes of aggressive competition in feral pony mares. — Animal Behavior, 40 (2): 322–331.
- Salter R.E., Hudson R.J. 1982. Social organization of feral horses in Western Canada. — Applied Animal Ethology, 8 (3): 207–223.
- Saltz D., Rowen M., Rubenstein D.I. 2000. The effect of space-use patterns of reintroduced Asiatic wild ass on effective population size. — Conservation Biology, 14 (6): 1852–1861.
- Saltz D., Rubenstein D.I. 1995. Population dynamics of a reintroduced Asiatic wild ass (*Equus hemionus*) herd. — Ecological Applications, 5 (2): 327–335.
- Santiapillai C., Wijeyamohan S., Ashby K.R. 1999. The ecology of a free-living population of the ass (*Equus africanus*) at Kalpitiya, Sri Lanka. — Biological Conservation, 91 (1): 43–53.
- Shah N., Qureshi Q. 2007. Social organization and determinants of spatial distribution of Khur (*Equus hemionus khur*). — Erforschung Biology Research Mongolei (Halle/Saale), 10: 189–200.
- Simpson H.I., Rands S.A., Nicol C.J. 2012. Social structure, vigilance and behaviour of plains zebra (*Equus burchellii*): a 5-year case study of individuals living on a managed wildlife reserve. — Acta Theriologica, 57 (2): 111–120.
- St-Louis A., Cote S.D. 2009. *Equus kiang* (Perissodactyla: Equidae). — Mammalian Species, 835: 1–10.
- Sundaresan S.R., Fischhoff I.R., Dushoff J., Rubenstein D.I. 2007. Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. — Oecologia, 151 (1): 140–149.
- Tilson R.L., Sweeny K.A., Binczik G.A., Reindl N.J. 1988. Buddies and bullies: social structure of a bachelor group of Przewalski horses. — Applied Animal Behaviour Science, 21 (1): 169–185.
- van Dierendonck M.C., Bandi N., Batdorj D. et al. 1996. Behavioural observations of reintroduced Takhi or Przewalski horses (*Equus ferus przewalskii*) in Mongolia. — Applied Animal Behaviour Science, 50 (2): 95–114.
- Waring G.H. 1983. Horse behaviour. The behavioral traits and adaptations of domestic and wild horses, including ponies. New Jersey: Noyes publications (Park Ridge). 292 p.
- Woodward S. 1979. The social system of feral asses (*Equus asinus*). — Zeitschrift für Tierpsychologie, 49 (3): 304–316.
- Zervanos S.M., Keiper R.R. 1979. Seasonal home ranges and activity patterns of feral Assateague Island ponies. — Denniston R.H. (ed.). Symposium on the ecology and behavior of wild and feral equids. Laramie: University of Wyoming. P. 3–14.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1А. Сравнения нескольких популяций одичавших лошадей (*Equus caballus*).
SUPPLEMENT 1A. Comparison of several feral horse populations (*Equus caballus*).

Характеристика	Great Basin, USA ¹	Red Desert, Wyoming, USA ²	Hato El Frio, Venezuela ³	McDonell Ranges ⁴ , Central Australia ⁵	Kaimanawa, New Zealand ⁶
Климат	Северный субтропический	Северный умеренный	Субэкваториальный	Тропический, континентальный	Южный умеренный
Природная зона / ландшафт	Пустыня и полупустыня / горный	Сухая степь / открытый	Высокотравных саванн / открытый	Пустыня / открытый	Широколиственные лесостепи и прерии / открытый
Остров / материк	материк	материк	материк	материк	материк
Площадь (кв. км)	Не указана	24000	100–150	Не указана	181
Плотность популяции (особь/кв. км)	Не указана*	0.1	1.7–3	Не указана	0.9–5.2
Степень управления популяцией**	Н	Н	М	Н	М
Период наблюдений	1979–1983	1977–1979	Январь–июль 1992	Март–апрель 1980 ⁴ , не указано ⁵	1994–1998
Взрослые животные	≥ 4 года	≥ 2 года	Не указано	Не указано	≥ 1 года
Социальная структура					
Одинокое взр. самцы / молод. самцы	+	+	+/0	+	+
Одинокое взр. самки / молод. самки				+ ⁴	
Холостяцкие группы / группировки:					
взр. самцов / молод. самцов / взр. и молод. самцов вместе	+	+	+	+	+
Количество особей	2–8	2–16	Не указано	Не указано ⁴ , 2–3 ⁵	2–13

ПРИЛОЖЕНИЕ 1А. Продолжение.
SUPPLEMENT 1A. Continuing.

Группы/группировки самок:								
несколько взр. самок без потомства				+				
I взр. самка с потомством								
I взр. самка с потомством и примкнувшими молод. животными								
несколько взр. самок с потомством							+	
Размер (особей)							Не указано ⁴	
Гаремные группы/группировки								
I взр. самец с I взр. самкой и потомством	+				+		+	+
I взр. самец с несколькими взр. самками и потомством	+				+		+	+
Количество особей	3–6		2–21		3–35 (в сред. 15–21)		Не указано ⁴ , 5–7 ⁵	2–17
Смешанные группы/группировки:								
гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами			+		+		+	+
холостячие группы/группировки с одной или несколькими кобылами								+?
молодежные группы/группировки							+	+
микротабун							+	+
образования непостоянного состава из разнополых особей								
Количество особей			3–17		Не указано		Не указано ⁴	Не указано

ПРИЛОЖЕНИЕ 1А. Окончание.
SUPPLEMENT 1A. Ending.

Стабильные социальные образования	Гаремные группы	Гаремные группы, гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами	Гаремные группы	Не указано ⁴ , гаремные группы ⁵	Гаремные группы
Территориальность	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет

Источники/Sources. ¹Berger, 1977, 1983, 1986; ²Miller, 1979, 1981, 1983; Miller, Denniston, 1979; Denniston, 1979; ³Racheco, Herrera, 1997; ⁴Hoffmann, 1983b; ⁵Dobbie et al., 1993; ⁶Linklater, 1998; Linklater et al., 2000.

Примечания. *Исследовалось несколько группировок; **Степень управления популяцией (на момент исследования): Н — нет управления, М — изредка удаление молодых особей и жеребцов.

Comments. * Several grouping were studied; ** Level of population management (at the time of investigation): Н – no management, М – young individuals and stallions were eliminated sometimes.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1А. Сравнения нескольких популяций одичавших лошадей (*Equus caballus*).
 SUPPLEMENT 1A. Comparison of several feral horse populations (*Equus caballus*).

Характеристика	Shackleford Banks, N. Carolina, USA ¹	Rachel Carson Estuarine Sanctuary, N. Carolina, USA ^{2,3}	Assateague Island, Maryland, USA ^{4,5,6}	Sable Island, Nova Scotia, Canada ^{7,8}	о. Водный, Ростовская обл., Россия ⁹
Климат	Умеренный, мягкий	Умеренный, мягкий	Умеренный, мягкий, влажный	Умеренный, влажный	Умеренный, континентальный
Природная зона / ландшафт	Смешанные леса северного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Смешанные леса северного умеренного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Смешанные леса северного умеренного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Смешанные леса северного умеренного пояса / приморские открытые травянистые и кустарниковые сообщества	Степная / открытый травянистые сообщества
Остров / материк	остров	остров	остров	остров	остров
Площадь (кв. км)	Около 9	около 2 (4 острова)	63.2	34	19
Плотность популяции (особь./кв. км)	11	5.3–35.4	1.3–5.1 ⁴	27.8 ⁵	5.05–22.05
Степень управления популяцией ^{9,10}	Н	Н	Н	Н	Н
Период наблюдений	1974	1980–1982 (всего 6752 ч) ² , 1985–1986 (всего 235 ч) ³	1975–1982 ^{4,5} , 1986–1988 ⁶	С 1980 г., многолетние	2006–2015
Взрослые животные	Не указано	Не указано	≤ 3 года ⁶	≤ 4 года ⁸	≤ 5 лет
Социальная структура					
Одиночные взр. самцы / молод. самцы	+/0			+	+/+
Одиночные взр. самки / молод. самки					
Холостяцкие группы/группировки:					

ПРИЛОЖЕНИЕ 1Б. Продолжение.
SUPPLEMENT 1B. Continuing.

взр. самцов / молод. самцов / взр. и молод. самцов вместе	+	+	+	+	+	+	0/0/+
Количество особей	Не указано	В среднем 2.6	3-5	1-5 ⁷	2-8		
Группы/группировки самок:							
несколько взр. самок без потомства			+				
1 взр. самка с потомством							
1 взр. самка с потомством и примкнувшими молод. животными							
несколько взр. самок с потомством							
Количество особей							
Гаремные группы/группировки							
1 взр. самец с 1 взр. самкой и потомством	+	+	+	+	+		
1 взр. самец с несколькими взр. самками и потомством	+	+	+	+	+		
Количество особей	В среднем 12.3	2-4 ² , в среднем 2-2.2 ³	2-8 ⁴ , 9-21 ⁵	5-20 ⁷ , 7.72±2.9 ⁸	2-18		
Смешанные группы/группировки:							
гаремные группы с несколькими взрослыми жеребцами	+	+	+	+	+		
холостячие группы / группировки с одной или несколькими кобылами							
молодёжные группы/группировки							
микротабун							
образования непостоянного состава из разнополых особей	+		+				
Количество особей	Не указано	В среднем 1.5-2.3 ³	Не указано	Не указано	3-13		

ПРИЛОЖЕНИЕ 1Б. Окончание.
SUPPLEMENT 1B. Ending.

Стабильные социальные образований	Гаремные группы	Гаремные группы ²	Гаремные группы	Гаремные группы	Гаремные группы смешанные группы
Территориальность	Есть у гаремных групп	Нет	Нет	Нет	Нет

Источники/Sources. ¹Rubenstein, 1981, 1982; ²Hoffmann, 1985; ³Franke Stevens, 1988, 1990; ⁴Нурт, Кејер, 1982; Кејер, Самбраус, 1986; Кејер, 1986; ⁶Rutberg, 1990; Rutberg, Greenberg, 1990; ⁷Welsh, 1975; ⁸Maĵumaki et al., 2013; ⁹Спасская, Щербакова, 2006; Щербакова, Спасская, 2009; Спасская и др., 2010а; Спасская и др., 2016.

Примечания. **Степень управления популяцией как в Приложении А.

Comments. *** Level of population management as in the Supplement 1A.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2А. Сравнения нескольких популяций одичавших ослов (*Equus asinus*).
 SUPPLEMENT 2A. Comparison of several feral ass populations (*Equus asinus*).

Характеристика	Death Valley, California, USA ¹	Chemehuevi Mountains, California, USA ²	Ossabaw Island, Georgia, USA ^{3,4}	St. John, US Virgin Islands ⁵	Volcano Acaedo, Isabela Island, Galapagos Islands, Ecuador ⁶
Климат	Субтропический	Семиаридный умеренных широт	Субтропический	Тропический	Субтропический
Природная зона / ландшафт	Пустыня / открытые пространства	Пустыня и полупустыня / горы	Побережья, солёные болота, леса / пересечённый	Тропические леса / крутые склоны холмов	Субтропические леса / горы
Площадь (кв. км)	311	150	110	55	55.3
Плотность популяции (особь/кв. км)	0.4	0.5	0.7 ³	5	0.2*
Период наблюдений	март 1970 – август 1971, май–июнь 1972, июнь 1973 (всего 20 месяцев)	1974–1975	1975–1979 ³ ; 1 месяц (1974) ⁴	16 месяцев (июнь 1984 – сентябрь 1985)	10 дней (март–апрель 1980)
Взрослые животные	≥ 2 года	≥ 3 года	≥ 2 года ^{4,5}	≥ 2 года	≥ 2 года
Социальная структура					
Одинокшие самцы	+	+		+	+
Одинокшие взр. самки / одинокшие молод. самки	+/ редко	+/ редко		+/ 0	
Холостяцкие группы/группировки:					
взр. самцов / молод. самцов / взр. и молод. самцов вместе	+/ +/ 0	+/ +/ +	+/ + ³ 0 ⁴	+/ 0/+	
Размер (особей)	2–≥11	2–5	Не указано	Не указано	
Группы/группировки самок:					
несколько взр. самок без потомства	+			+	
1 взр. самка с потомством	+	+		+	

ПРИЛОЖЕНИЕ 2А. Продолжение.
SUPPLEMENT 2A. Continuing.

1 взр. самка с потомством и прикнущившими молод. животными	+	+				+	
несколько взр. самок с потомством	+	+				+	
Количество особей	2-10	Не указано				Не указано	
Гаренные группы/группировки:							
1 взр. самец с 1 взр. самкой и потомством	+	+			+	+	
1 взр. самец с несколькими взр. самками и потомством	+	+			+	+	
Количество особей	2-≥11	2-25			в сред. 7.4	Не указано	
Смешанные группы/группировки:							
несколько взр. самцов с 1 взр. самкой с потомством	+	+			+	+	
несколько взр. самцов с несколькими взр. самками с потомством	+	+			+	+	+
несколько взр. самцов с несколькими молод. самками		+				+	
Количество особей	3-≥11	Не указано			в сред. 7.4	Не указано	2 группы по 7 особ.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2А. Окончание.
SUPPLEMENT 2A. Ending.

Стабильные социальные образования	1 взр. самка с потомством	1 взр. самка с потомством; несколько взр. самцов с несколькими молод. самками	Взр. самец с несколькими взр. самками и потомством; несколько взр. самцов с несколькими взр. самками с потомством; холостяцкие группы	1 взр. самка с потомством	Несколько взр. самцов с несколькими взр. самками с потомством
Территориальность	Взрослые самцы, в период размножения	Взрослые самцы, в период размножения	Гаремные и смешанные группы. Холостяцкие группы нетерриториальны.	Взрослые самцы, вне зависимости от сезона размножения	Гаремные группы

Источники/Sources. ¹Moehlman, 1974, 1979; ²Woodward, 1979; ³McCort, 1979; ⁴Moehlman, 1998; ⁵Rudman, 1998; ⁶Moehlman et al., 1998; *рассчитаны самостоятельно/calculated by author.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2Б. Сравнения нескольких популяций одичавших ослов (*Equus asinus*).
SUPPLEMENT 2B. Comparison of several feral ass populations (*Equus asinus*).

Характеристика	Каграз peninsula, Surugus ¹	о. Огурчинский, Каспийское море, Туркменистан ^{2,3}	Kalpitva, Sri Lanka ⁴	McDonnell Ranges, Central Australia ⁵	Victoria River Kimberlys area, West Australia ⁶
Климат	Семиаридный средиземноморский	Аридный умеренных широт	Муссонный	Семиаридный климат низких широт	Сухой муссонный
Природная зона / ландшафт	Средиземноморские редколесья и кустарники, пастбища и оливковые плантации / горы	Пустыня / открытые пространства	Литоральная галопитная растительность, низкие кустарники, фрагментарно мангры и кокосовые плантации	Пустыня / открытые пространства	Саванноподобные сообщества (злаки и кустарники) / открытые пространства
Площадь (кв. км)	39	45	Не указана	Не указана	1300
Плотность популяции (особь/кв. км)	8.6	1.4*	16.8	Нет данных (всего 60 особей)	46.1–84.6*
Период наблюдений	10 дней (декабрь 1993 – январь 1994)	25 дней (май, июнь, октябрь 1983) ⁷ 1984–1988 (весной и осенью, всего 113 дней) ⁸	1 год (февраль 1995–январь 1996)	март–апрель 1980	Не указаны
Взрослые животные	Не указано	≥ 2 года?	Не указано	Не указано	Не указано
Социальная структура					
Одиноким самцы	+	+	+	+	+
Одиноким взр. самки / одиноким молод. самки					+/-

ПРИЛОЖЕНИЕ 2Б. Окончание.
SUPPLEMENT 2B. Ending.

несколько взр. самцов с несколькими молод. самками					
Размер (особей)	Не указано		Не указано		Не указано
Стабильные социальные образования	Не указано	1 взр. самка с потомством	1 взр. самка с потомством	1 взр. самка с потомством	Не указано
Территориальность	Не указано	Не выражена	Не выражена	Взрослые самцы	Не указано

Источники/Sources. ¹Reid et al., 1997; ²Панов, Зыкова, 1985; ³Кулприкова, 1990; ⁴Santapillaietal., 1999; ⁵Hoffmann, 1983; ⁶McCool et al., 1981; *рассчитаны самостоятельно/calculated by author.

НАРОДНАЯ СИСТЕМАТИКА: ИЕРАРХИЯ, ФОЛК-РАНГИ, ТАКСОНОМИЯ И ПАРТОНОМИЯ*

Г.Ю. Любарский

Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова; lgeorgy@rambler.ru

Предпринят общий обзор народного знания и изучающих его фолк-наук — фолк-физики, фолк-психологии, фолк-биологии и т. п. Отмечена новая постановка проблемы универсалий: выясняется, что наши когнитивные способности начинаются не с «чистого листа», а с системы некоторых предварительных предпочтений и универсалий, общих для всего вида людей. В этот комплекс универсалий разума входит умение классифицировать и строить категории для разделения объектов. Общим свойством категоризации оказывается построение иерархической системы категорий. Большинство теорий в том или ином виде приходит к концепции прототипа, который подразумевает не жёсткое дедуктивное деление согласно ясно определённым признакам, а мягкую группировку разнообразия в группы, состоящие из ядра и периферии.

В работах по народной систематике в 1970-е гг. было установлено, что классификационными универсалиями служат не какие-то отдельные, особенные таксоны, но лишь таксономические категории (ранги). Знания о живых существах упорядочиваются в систему с пятью уровнями общности, которые находят взаимное соответствие в самых разных культурах. Этот результат контр-интуитивный и потому совершенно удивительный и неожиданный.

Критика этих взглядов указывает на методические недочёты и зависимость результатов от типа хозяйственной деятельности в данной культуре и её окружающей среды, от того, каким образом вводится сравнение с современной научной системой. Видимо, можно выделить условия, в которых существует такая ранжированная система фолк-рангов. Фолк-ранги оказываются одним из видов прототипов, которые упорядочивают наше представление о наблюдаемом многообразии. Эти биологические универсалии позволяют подробнее представить список человеческих универсалий, а значит, подойти к формулировке строения человеческого разума вне конкретных его детерминаций определённой культурной средой.

Чрезвычайно важно, что народные классификации оказали большое воздействие на становление научных классификаций. Например,

классификация Аристотеля, с которой началось развитие зоологии, была выстроена на основе народной систематики. На источники народной классификации опиралась традиция знаний о живых существах, передаваемая в античном мире и в Средние века.

В народной систематике нет разделения на таксоны, «собранные» из элементов-индивидов. Понятийная структура иная: имеет место не таксономия, а партономия, т. е. деление общего «тела» на «части». Выделяемые группы животных и растений — это партоны (части) природного тела, а не таксоны как аналитические индуктивные единицы. Кратко рассмотрены партономические теории Лесневского, Вуджера, Мейена, Брауна. Показано, что разные формы системы склываются на формах деления и объединения понятий.

В связи с этим возникает вопрос: когда же система живых существ из партономической стала таксономической? Каким образом это произошло, в какой мере это осознавалось? На эти вопросы должна ответить история науки — а поставлены они развитием исследований о народной и научной систематике.

FOLK TAXONOMY: HIERARCHY, FOLK-RANKS, TAXONOMY, AND PARTONOMY

G.Yu. Lyubarsky

Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University; lgeorgy@rambler.ru

Undertaken is an overview of the indigenous knowledge and the folk sciences studying it, namely folk physics, folk psychology, folk biology, etc. A new formulation of the problem of universals is noted: it appears that our cognitive abilities do start not with a “pure sheet” but with some system of prior preferences and universals common to the entire human species. This complex of universals of mind includes an ability of classifying and building categories to discriminate between objects. A common feature of categorization appears to be the construction of a hierarchical system of categories. Most of the theories, in one form or another, comes to the concept of prototype, which implies not a rigid deductive division according to clearly defined characters, but a soft grouping of the diversity into groups consisting of the core and the periphery.

The studies on folk taxonomy in the 1970s have found that classificatory universals are not separate particular taxa, but just the taxonomic categories (ranks). Knowledge of the living beings appears to be organized in a system with five levels of generality, for which mutual correspondences could be found in a variety of cultures. This result is counter-intuitive and therefore quite surprising and unexpected.

Criticisms of this concept point to certain methodological shortcomings and dependence of the results on the type of economic activity in a given culture and its environment, as well as on how a comparison with the modern scientific system is made. It seems to be possible to identify conditions in which such a folk ranking system emerges. Folk ranks appear

to be one of the kinds of prototypes that organize our perception of the observed diversity. These biological universals allow to provide in more details a list of human universals, and therefore to come to formulation of the structure of the human mind free of its particular determinations by its specific cultural environment.

It is extremely important that the folk classifications had a great impact on the formation of the modern scientific classifications. For example, the classification of Aristotle, with which the development of the zoology is usually thought to have begun, has been built upon the folk taxonomy. The latter served as a source for the tradition of knowledge of living beings passed through in the Ancient world and in the Middle Ages.

Folk taxonomy lacks of recognition of the taxa “collected” from some individual elements. Its conceptual structure is different: it is based not on the taxonomy but on the partonomy, i. e. on the dividing a total “body” into its “parts”. The groups of animals and plants being recognized are the partons (parts) of the natural body, and not the taxa as analytical inductive units. Briefly considered are partonomic theories of Lesniewski, Woodger, Meyen, Brown. Various forms of the system are shown to have an impact on the forms of division and integration of notions.

In this connections, a question then emerges: when the partonomic system of living beings turned out to be the taxonomic? How did it happen, and to what extent was it being aware of? The history of science should respond to these questions, as they have been put by the development of the studies upon both folk and scientific taxonomy.

1. Народные знания, теория человеческой природы и универсалии

Во второй половине XX в. началось углублённое изучение предмета, который ранее почти не привлекал внимания, — народного знания. Прежде этим предметом интересовались разве что антропологи для описания традиционных обществ. Но постепенно стало ясно, что история множества разных наук коренится в народных знаниях по данному предмету. Появились науки, изучающие народные знания, их принято обозначать приставкой «фолк-».

Представление и обобщение знания о структуре разнообразия живых организмов принято обозначать как «фолк-систематика». Однако этот термин имеет двоякий смысл. С одной стороны, так обозначается сам аспект культурной и по-

знавательной активности традиционных сообществ людей, порождающий фолк-классификации. С другой стороны, имеется в виду дисциплина, изучающая этот аспект познавательной деятельности и являющаяся разделом этнобиологии с соответствующими подразделами. Чтобы их различать, было предложено первую обозначать как фолк(*K*)-систематику, вторую — как фолк(*D*)-систематику (Павлинов, 2013а). В данной статье, пользуясь возможностями русского языка, мы используем прилагательное «народное», когда речь идёт о самом знании, сохраняющемся в группах людей, а приставку «фолк-» будем относить к современной науке, изучающей это народное знание.

Итак, появились фолк-биология (включая фолк-систематику = фолк-таксономию), фолк-физика, фолк-психология и фолк-математика, изучающие народное

знание о разных аспектах окружающего мира. Несколько наук развивается из этнолингвистики — от лингвистической этнографии до этнографической лингвистики, а также этнолингвистика фольклора, этнозоология, этноботаника (Толстой, 1995; Толстая, 2010). Все эти области знания становятся предметом специальных этно-исследований в области биологии, физики, психологии. Несмотря на кажущуюся (с точки зрения современной науки) категорическую разницу между ними, в них можно выделить общий знаменатель. Все они в определённой мере касаются вопросов классификации: классифицируют объекты, формы движения, типы систем — в общем, всё здесь связано с классификацией и иногда с номенклатурой.

Рассматривая, что получено при изучении фолк-физики, мы можем подойти к иерархическому устройству аппарата восприятия и представления и глубоко укоренённому стремлению к иерархическому построению, понять, что это не «субъективная прибавка» к фактам природы, как часто думают об иерархии, а глубоко укоренённая ментальная деятельность. По фолк-физике написаны многочисленные работы (Pinker, 1994, 1997, 1999, 2003; Povinelli, Preuss, 1995; Povinelli, 2000; Povinelli, Bering, 2002; Geary, 2005; Povinelli, Vonk, 2003; Elga, 2007), о фолк-биологии можно составить представления по работам Берлина и Этрена (Berlin, 1992; Atran, 1998, 1999), о фолк-психологии — по работам Хамфри, Барон-Коэна и их сотрудников (Humphrey, 1976, 1984; Brothers, 1990; Brothers, Ring, 1992; Baron-Cohen et al., 1994; Baron-Cohen, 1995, 2000).

Например, главная идея работы Д. Гери (Geary, 2005) по фолк-физике состоит в том, что основной когнитивной функцией является разбиение на группы и что это важно для социальной организации лю-

дей и для действий с объектами. Объекты классифицируют для предсказания свойств: например, разделяют на съедобные и несъедобные. Из таких первых категоризаций развилось представление о предмете физики. Народная физика с современной точки зрения — это операции с движениями, а причины именно таких операций находятся в устройстве нашего оптического аппарата. При изучении зрительного анализатора человека приходят к важнейшему узловому моменту — к генерации трёхмерной карты окружения (Gallistel, 1990), прослеживанию движений объекта в пространстве, построению воображаемых траекторий (Shepard, 1994) и влиянию гравитации на траекторию падения (McIntyre et al., 2001). Сюда же относятся работы по соотношению размеров: представления об объёме, о том, какой объект может поместиться в другой, становление представления о размере (Povinelli, 2000; Kuhlmeier, Boysen, 2002), возникновение у людей ментальных моделей разных ситуаций.

Модели, обнаруженные в фолк-физике, фолк-биологии и фолк-психологии, объединяются в общее исследование ментальных карт, ментальных моделей окружающего пространства (Johnson-Laird, 1983; Spelke, 1990; Hirschfeld, Gelman, 1994). Эти, а также многие другие авторы приходят к мысли, что ментальное моделирование — это классификация в широком смысле, между этими понятиями нет границы. Так что ориентация в пространстве, которая производится с учётом ментальной карты, и задачи классифицирования обращаются к одной и той же когнитивной способности.

Работы по фолк-физике тесно смыкаются с работами по фолк-психологии. В самом деле, фолк-физика — это изучение того, как людьми естественно восприни-

мается и спонтанно понимается физическое устройство мира; эта область по классификации наук ранее относилась, видимо, к психологии восприятия. Сейчас происходит быстрое развитие фолк-физики, изучающей разницу и черты сходства в поведении людей и обезьян (Povinelli, 2000; Silva et al., 2005).

Эти исследования очень важны и интересны, поскольку относятся к важнейшей области саморефлексии науки. Наука заявляет о себе как о рациональном, рефлексизирующем исследовании мира, противопоставляет себя некритичной вере. Однако развитие науки нечувствительно вытекает из биологических предпосылок сознания: мы думаем именно таким образом, мы расцениваем гипотезы как здоровые или безумные потому, что мы — приматы, млекопитающие, прямоходящие и т. п. С другой стороны, у мысли есть своя история, и мы без оговорок принимаем за здравый смысл то, что всего лишь характерно для культуры определённого региона. Так, для развития науки было важно то, что в её начале были иудеохристианские интуиции о базовом устройстве мира (Гайденок, 1997; Pinker, 2003).

Альтернативная концепция человеческой природы, очень влиятельная в науке, — локковская: согласно этой теории человек — это «чистый лист», на котором записано лишь то, что явным образом выучивается за время индивидуальной жизни. Эта концепция «чистого листа» оказывается ошибочной: у нас имеются биологические предпосылки мышления. Скажем так: тот якобы «чистый лист», на котором предлагается писать нашему сознанию, уже каким-то образом разлинован.

Чтобы минимально зависеть от этих естественно допускаемых предпосылок мышления, мы должны знать, каковы они, что именно будет влиять на наши рассуж-

дения. И вот появляются экспериментальные исследования человеческой природы, которые призваны точно, ясно, количественно оценить, каковы наши неосознаваемые предпосылки познания. Изучение народных знаний и познание человеческой природы (фолк-познание) — ни что иное как осуществление антилокковской программы изучения человека. Работы по изучению *биологических оснований* человеческого познания мира создают новую область знания, родственную давно забытым исследованиям натурфилософов: *теорию человеческой природы* (Doctrines of Human Nature).

Концепт человеческой природы строится не дедуктивно, а на основании предметных исследований в очень разных областях знания. В результате мы получаем структурированное знание о том, каков биологический фундамент человеческого знания, что лежит в подоснове наук, какие базовые интуиции о мире мы имеем просто потому, что мы люди как биологические существа.

Пока мы в познавательном смысле вели себя так, словно наш разум — уникальный объект, мы не могли ничего о нём сказать, разум был непознаваем. Но как только мы создали базу сравнения, поставив наши когнитивные способности в ряд со способностями других животных, мы получили возможность достаточно широких обобщений — насколько нам позволяет база сравнения. Изменение познавательной установки привело к эмпирическому описанию когнитивных способностей разных животных — причём в экспериментах, заранее задуманных так, чтобы их можно было повторить и на животных других видов. В таком случае мы получаем совершенно новую познавательную возможность, которая отображается в названиях современных монографий по

когнитивистике: теперь уже не фантасты, а учёные говорят о понимании чужих раздумов (Baron-Cohen et al., 2000).

Помимо сходств, изучают и различия в когнитивном устройстве животных и человека (Penn et al., 2008). Авторы только что указанной статьи пишут о том, что лишь у человека имеется способность оперировать высокоуровневыми классификационными отношениями и структурами, а не непосредственно восприятиями, учитывая рисунок иерархических и логических отношений. Здесь идея заключается в том, что человек значительно лучше, чем более низко организованные животные, улавливает связи между перцептуально различными стимулами. Люди образуют обобщения и категории, иерархии или логические отношения — структурные, а не перцептивные. У животных давно найдена операция обобщения (классические работы Н.И. Ладыгиной-Котс, О. Кёлера, Л.А. Фирсова и др.), но это именно перцептивное обобщение, а у человека — логическое, иерархическое и т. п. Почти нет фактов, что животные способны к таким формам обобщения, чрезвычайно затруднён перенос обобщения на качественно иные стимулы (Wilson et al., 1985a,b; Зорина, Полетаева, 2002).

Разработан более тонкий критерий: сама способность к обобщению в рамках данной сферы восприятия не является границей (Mackintosh et al., 1985; Mackintosh, 1986), но перенос обобщения со зрительной составляющей на акустическую, например, или на ольфакторную намного легче происходит у человека. Человек может произвести такую иерархизацию и логическое членение восприятий, чтобы понять, что некий звук относится к другим звукам так же, как ранее виденный цвет к другим цветам. Здесь речь о

таких интерпретациях классификаций, когда субъект заключает: данный элемент играет в этой классификационной системе ту же роль, занимает то же место, что другой элемент в другой классификации. Это считается особым видом обобщения (Ладыгина-Котс, 1923; Koehler, 1956). Выясняется, что перенос усвоенного различения происходит очень трудно или не происходит вовсе, например, при смене мотивации: то, что успешно категоризуется при поиске корма, воспринимается как незнакомое при поиске входа в гнездо (Любарский и др., 1987). Животные производят обобщения в рамках некой задачи, но на другую задачу уже «готовое» обобщение не переносят. Эти рассуждения приводят к выводу, что различия в когнитивных способностях человека и животных состоят в некоторых особенных видах обращения с абстрактными классификациями (Newell, 1980; Simon, 1990; Goswami, 2001; Венер, Уэллс, 2011; Панов, 2012). Человек может, а животное не может оперировать с иерархически расположенными абстрактными объектами, отвлечёнными от перцептивного содержания, и сопоставлять удалённые участки таких классификаций.

Удивительным образом оказывается, что когнитивные особенности человека связаны с классифицированием, иерархизацией, ранжированием. Мы люди, поскольку умеем обращаться с высокоранговыми объектами: примерно так можно резюмировать догадки исследователей в области фолк-физики и фолк-психологии. Впрочем, существуют и противоположные взгляды, когда исследователи обращают внимание на всё новые «высшие» психические функции, которые обнаруживаются у животных, и не воспринимают ступеньку с «переносом обобщения» как нечто решающее (Бурлак,

2011), описывая ситуацию как заполнение пропасти умений между человеком и животными.

С точки зрения психологии, в области фолк-психологии идёт изучение *человеческих универсалий* (Brown, 1991; Norenzayan, Heine, 2005). Эта почти забытая со времён схоластики манера выражаться теперь имеет под собой строго научное основание. Человеческие универсалии насчитываются сотнями, это общая черта в самых разных свойственных человеку социальных институтах — брака, ритуалов, языка и т. п. Вместе с продвинутыми институтами сюда же входят такие реакции-примитивы как страх перед змеями или пауками. Некоторые универсалии уже имеют хорошее объяснение, другие пока не слишком понятны.

По сути, широкое распространение иерархических структур связано с фундаментальными ограничениями, наложенными на размер разных видов памяти, особенно на кратковременную память. Практически в любых задачах на восприятие и распознавание образов участвуют ограничения на объём того или иного вида памяти. Для уменьшения загрузки памяти используют вложенные структуры, что позволяет упаковать процессы восприятия и когнитивные процессы в более компактные единицы. Почти любой процесс кодирования сигналов связан с иерархическим вложением единиц (хотя это не является формальным требованием, налагаемым на любую мыслимую систему кодирования). Рассматривая нейрофизиологические системы восприятия, мы каждый раз сталкиваемся с многоэтапным кодированием, свёрткой и иерархизацией информации предшествующих уровней. Понятно, что категории, организованные в иерархически расположенные уровни, предъявляют определённые требования к

объёму памяти (Raven et al., 1971; Atran, 1987). Иерархическая организация появляется в связи с этими требованиями экономии: неорганизованные категории или комбинативную систему запоминать значительно тяжелее.

Представления о *ранге* возникают в связи с особенным свойством иерархических систем — с запретом на *самовложенность* (self-embedding). В некоторых системах такая самовложенность не запрещена — например, в синтаксисе: одна фраза может быть вложена в другую в качестве придаточного предложения. Но в очень многих системах самовложенность запрещена: единицы некоторого уровня не могут входить в состав единиц этого же уровня; если говорить о речи, то одна фонема не может входить в состав другой фонемы. Когда мы пытаемся формализовать это правило про уровни, которые не вкладываются сами в себя, мы приходим к необходимости говорить о *ранге*. То есть именно свойство запрета самовложенности на самом общем уровне приводит к понятию ранга элементов в составе системы.

Итак, для экономии описания системы приобретают свойства иерархичности. А чем определяется (относительный) запрет на самовложенность? Видимо, другим свойством иерархических структур — их устойчивостью. При сравнении самых разных систем выясняется, что иерархические системы в разных отношениях устойчивее прочих (Simon, 1962, 1972). Внутри иерархических систем сравнения на устойчивость самовложенных и несамовложенных систем не проводились, но можно ожидать, что несамовложенные устойчивее.

Таким образом, запрет на самовложенность иерархических систем определяется требованиями устойчивости. Этот

очень общий результат может быть пока высказан лишь в качестве сугубо предварительной гипотезы. Мы получаем несколько взаимозависимых глубинных свойств системы. Из ограничений на *память* вытекает свойство *иерархичности*, это проявляется как появление иерархических структур при восприятии реальности и хранении следов этих восприятий, а также при воспроизведении образов памяти. Из ограничений, налагаемых *устойчивостью* системы, вытекает запрет на *самовложенность* и отсюда возникает представление о *ранге*, т. е. появление некоторых *общих уровней* в иерархиях классифицируемых многообразий.

Эти весьма общие соображения об устройстве познавательных систем проявляются на самых разных уровнях исследования очень различных объектов.

2. Цветовые и фолк-систематические универсалии

В поисках универсалий довольно часто исследуется восприятие цветов (Berlin, Kay, 1969; Фрумкина, 1984; Shepard, 1992; Kay, Maffi, 1999; Davidoff et al., 1999; Roberson et al., 2004; Loreto et al., 2012), пространственных отношений (Levinson, 1996), зрительные иллюзии (Segall et al., 1963). На этом фоне рассматривается категоризация естественных многообразий, из этих областей происходит большинство проработанных примеров кросс-культурных исследований, человеческих универсалий и базовых категоризаций.

В когнитивных исследованиях цветовосприятия была установлена организация названий цветов в категории, найден базовый уровень цветовых терминов (Berlin, Kay, 1969). Главная идея в том, что можно установить закономерности цветообозначения: если в языке два цве-

тообозначения, это будут белый и чёрный, если три — белый, чёрный и красный, и т. д. (Фрумкина, 1984). Были установлены такие интересные соответствия как положительная корреляция между числом базовых терминов, обозначающих цвета в данном языке, и сложностью социума. С другой стороны, социальная сложность положительно коррелировала и с числом ботанических жизненных форм, выделяемых в фолк-классификации, а также с числом выделяемых видов растений.

В своё время работы по цветовым универсалиям (Berlin, Kay, 1969) вызвали резкую критику, поскольку стройная картина, неожиданно открытая исследователями, казалась слишком новой и слишком яркой. Утверждалось (Shweder, Bourne, 1984), что «цветовые универсалии» получены лишь потому, что ограничен исходный материал: например, исключались из рассмотрения все цветовые категории, не соподчинённые формально вышестоящему термину и не монолексичные. С тех пор во многих работах по цветовым универсалиям с разными методиками результаты Берлина и Кея были повторены, так что в целом, учитывая некоторые поправки, их выводы выстояли.

Большой популярностью среди психологов и антропологов-когнитивистов пользуются работы Элеанор Рош (Rosch, 1973, 1978; Rosch et al., 1976) о строении понятийного аппарата и познавательных процессов. Она изучала категоризацию, применяемую в народных классификациях. В 1970-е гг. считалось, что при обобщении множество равноправных объектов обозначается общим именем. Рош предложила отказаться от этой парадигмы как не соответствующей когнитивной и психической реальности (Фрумкина, 2001). Вместо этого использовалось понятие *прототипа*, который обеспечивает отне-

сение разных объектов к одной категории. У естественных категорий, по Э. Рош, есть прототипы, в отличие от искусственно придуманных категоризаций, которые «работают» без прототипов.

Вслед за работами Э. Рош прототипы и категории, вложенные друг в друга классы (иерархии) стали находить в самых разных классификациях естественных объектов (Lakoff, 1973). Возникла оживлённая дискуссия о «неаристотелевском обобщении»: вместо дедуктивного разделения общего по признакам речь идёт о выделении *ядра* и присоединение к нему рыхлой *периферии* из похожих в разном отношении объектов. При этом определения и дифференциальные признаки в разной степени относятся к разным членам одной и той же категории (Вежбицкая, 1996). Для описания того же самого явления, которое называется ядром или периферией — или «центральными членами» категории и пограничными, используется введённое Л. Витгенштейном понятие «семейного сходства» и развивающая его идеи «семантика прототипов» (Jackendoff, 1983, 1985, 1990). В систематике с XVIII–XIX вв. предлагались системы, в которых выделялись ядерные группы, хорошо характеризующие таксон, и периферические, в той или иной мере переходные; хороший пример такой системы можно найти у К. Бэра (1959). Все эти разные концепции указывают на одно и то же свойство естественных разнообразий и способов их обозначения языком (Wierzbicka, 1996). Структура категорий, обеспечивающих восприятие и понимание, — карта прототипов — стремится как можно точнее соответствовать карте мира.

Рош выдвинула гипотезу о том, почему мы представляем мир структурированным, почему для нас вещи воспринимаются разделёнными на категории (Rosch

et al., 1976; Rosch, 1978). Это делает мир не случайным, а в значительной степени постоянным. То есть причина повторяемости, упорядоченности объектов мира отчасти состоит в том, что мы сами её создаём, используя категоризацию восприятия. Ранги категорий в естественной классификации находят соответствия в «степени прототипичности».

Помимо этого, согласно гипотезе Рош, каждая категория полностью и целиком включается в одну более общую категорию: это означает, что нет пересеканности категорий, иерархия их строгая и упорядоченная (Rosch, 1978). В качестве примера Рош ссылается на систему живых существ Линнея. Все эти аспекты строения категорий были исследованы экспериментально, изучались самые разные классификации — деревьев, рыб, птиц, фруктов, музыкальных инструментов, одежды и пр. В экспериментах выяснилось, что действительно выделяется базовый уровень классификации, но получающиеся категории не имеют чётко выраженных границ. Чёткая разделённость категорий исходит из принципа когнитивной экономии и возникает при переклассификации предложенных множеств, а не в процессе первичной категоризации. Точно так же прототипы оказываются конструктивными элементами, которые возникают при попытке понять процедуру категоризации (Verschueren, Bertucelli-Papi, 1987). Прототип — это инструмент, с помощью которого человек справляется с бесконечным числом разнообразных стимулов действительности.

В основе теории прототипов объединяющая все её варианты (семантика прототипов Рош; семантика стереотипов Патнэма; теория семейного сходства Витгенштейна и др.) лежит глубокая идея: концептуальные структуры происходят из

нашего опыта и обладают смыслом. Сам опыт как деятельность ведёт себя таким образом, что организуются некоторые прототипические, категориальные структуры. Это теория очень высокого уровня, имеющая развёртку в соответствующей философии (феноменология Гуссерля, Мерло-Понти). Считается, что эти прототипы даны человеческой мысли от рождения, они актуализируются опытом (Fillmore, 1975, 1985, 1994). Тем более интересно проверять отдельные положения этой теории на эмпирическом материале народных систематик.

Были попытки сравнить изученные народные систематики и предсказания разных теорий о прототипе (Givón, 1984). Витгенштейновские семейные сходства предполагают равномерный разброс элементов категории (все сходны со всеми); платоновский подход связал бы все элементы с центральной точкой; в принятой теории прототипов картина выглядит «правдоподобнее»: имеют место сгущения элементов вокруг нескольких разных прототипов. В той или иной степени все теории из группы теорий прототипов обладают двумя важными свойствами (Кубрякова, 1995): все признаки-свойства имеют вес (значимость); все члены категории относятся к определённому рангу, отвечающему числу свойств данного прототипа в данной (под)категории (Wittgenstein, 1969).

Интересно, что народные классификации изменяются примерно так же, как и научные, — включают новых членов, меняют диагнозы и т. п. (Givón, 1984). При появлении нового члена таксона сначала некое название употребляется метафорически: метафора своим устройством сравнивает и указывает на нечто похожее. Потом метафорический оттенок словоупотребления уходит, или иногда

даётся новое имя. При этом происходит переопределение набора характерных свойств прототипа, а иногда меняется его ранг. Таковы общие правила изменения лексики, они относятся не только к народной таксономии биоразнообразия. При этом важно, что разные носители языка по-разному понимают объём категорий, устройство прототипа и его признаки (Демьянков, 1994), так что разные эксперты могут давать противоречащие друг другу сообщения об устройстве языка и предметной области.

Рош придерживается познавательной позиции конструкционизма: она не становится на ту точку зрения, согласно которой все возникающие в анализе понятия относятся к внешнему миру, ей ближе позиция, что сам процесс понимания категоризации образует некую структуру, которую мы должны считать постоянно присущей процессу категоризации. Точка зрения Рош легла в основу целого философского направления — критического конструктивизма, который весьма моден и многими философами рассматривается как истинно-научный взгляд на мир. Ф. Варела вместе с Э. Рош написали работу, в которой рассмотрены проблемы наблюдателя, самоорганизации, возникновения феномена жизни (Varela et al., 1991). В связи с нашей темой важно заметить, что широкое движение по изучению естественных классификаций, которое было стимулировано работами Рош, обнаружило, что практически все народные таксономии образуют категории, эти категории вложены друг в друга и образуют такие иерархии, в которых существуют определённые уровни общности — ранги, на которые разделяются эти категории. В этом смысле иногда говорят, что появление научной таксономии в XVIII в. было «второй» таксономией — после первой, эпохи народной таксономии (Sanga, Ortalli, 2003).

Можно спорить о том, следует ли отделять влияние языка от других факторов при построении картины мира, существуют ли они вместе или раздельно. Но по крайней мере ясно то, что первичная категоризация мира предопределена языком. Причём не определённым языком, а языком «вообще», который в качестве набора потенциалов имеет некие встроенные предпочтения. Народная систематика (некая потенция классификации объектов) определяется уже тем фактом, что её строитель имеет язык. В языке присутствует категориальное деление, которое фиксирует воспринимаемую сегментированность мира. В системе понятий Ю.Д. Апресяна это называется «наивной картиной мира» (Апресян, 1974), в которой имеется некое множество общепонимаемых и общепишываемых фактов.

3. Универсальные ранги в фолк-систематике

Изучая то, каким образом в сознании людей представлены сведения об окружающем их мире, специалисты — психологи и антропологи — начали изучать в том числе т. н. примитивные «теории биологии», т. е. представления об устройстве биоразнообразия, имеющиеся в разных культурах. Это помогает понять, каким люди видят мир. Изучаются и мифологические представления о творении живых существ, отношениях между ними, и вопросы «культурной селекции», отбора из всех возможных высказываний наиболее согласующихся с картиной мира у людей данной культуры (Norenzayan et al., 2006). Сближая те или иные виды, называя их относящимися к какой-то одной группе, обозначая их одним словом, носители данной культуры свидетельствуют о наличии определённых группировок живых существ в их сознании — и эти народные

классификации можно выявить, подтвердить опросом многих информантов и сопоставить между собой и с научной классификацией живых существ (Berlin et al., 1973; Waxman, 1990; Berlin, 1992; Atran, 1998; Atran et al., 2004).

Изучая универсалии восприятия и мышления, в т. ч. «частные универсалии» данной предметной области (Tyler, 1969; Casson, 1983), исследователи приходят к концепции трёхуровневого строения «мира универсалий» (Norenzayan, Heine, 2005). То есть сами универсалии образуют некую иерархическую систему, в которой каждая универсалия относится к определённому иерархическому уровню. Универсалии в таких исследованиях понимаются как рабочие инструменты сознания (Piaget, 1952; Выготский, 1960; Stich, 1990; Resnick, 1994; Cole, 1996) — как те организующие принципы, с помощью которых сознание справляется с неформальным разнообразием восприятий.

Когнитивисты пока не договорились о том, как мыслить систему языка и мышления в целом. Предложено несколько вариантов теорий. Самые популярные системы — язык *семантических деревьев* или *смысловых сетей* (как в модели «Смысл-текст», см.: Мельчук, 1995, 1999; Mel'čuk, 1997); язык *признаков* (Katz, Fodor, 1964); *интенциональная логика* (Maingueneau, 1987; Stegmüller, 1987; Chambreuil, Pariente, 1990) и другие (Демьянков, 1995). С другой стороны, ряд исследователей считает, что в качестве метаязыка должен служить *естественный язык* (Вежбицкая, 1996; Падучева, 2004, 2010): в этом случае в качестве привилегированного выступает сконструированный язык примитивов как некий *минимальный язык*.

Среди множества когнитивных иерархий внимание исследователей привлекли

«естественные систематики» — группировки живых организмах, фигурирующие в народном знании. Фолк-систематика в последние десятилетия бурно развивается, однако на русском языке пока мало обзоров этой новой дисциплины (Куприянов, 2005; Павлинов, Любарский, 2011; Павлинов, 2013а). Изучением народного знания о названиях растений и животных занимались многие специалисты, очень известными стали работы Берлина и Брауна (Berlin, 1973, 1992; Berlin et al., 1973; Brown, 1974, 1979, 1984, 1986, 1987). Благодаря их исследованиям очень многое стало понятным относительно структуры народных классификаций, закономерностей их организации и изменений. Самым известным открытием стало введённое Берлином (Berlin et al., 1973; Berlin, 1992) понятие *этнобиологического ранга*.

Работа этнобиологов состояла в описании названий, которыми пользовались люди разных культур и языков для обозначения животных и растений. Для каждого языка приходилось строить сводную этнобиологическую классификацию (Brown et al., 1986). Были трудности и кросс-культурного соотнесения названий тех существ, к которым они относятся: ведь некоторые общие названия нельзя было определить остенсивно. Невозможность остенсивных определений в общем случае — предмет давнего и громоздкого спора (Вежбицкая, 1996). Кратко говоря, остенсивно можно указать на ядро (центр) значений, но не на периферию и границы, так что очень многие расхождения значений ускользают от остенсивных определений.

Понятно, что проблема научной классификации — это в том числе проблема перевода с языка на язык. С точки зрения европейского «научоцентризма», научная классификация служит универсальным языком, привилегированным по отноше-

нию ко всем частным языкам и индивидуальным языкам восприятий, именно на этот язык следует переводить с других языков для достижения точности. Если всерьёз воспринять, что «простые и очевидные» единицы значения не равны друг другу и всякое их сближение связано с нетривиальной операцией сравнения и сопоставления, то ясно, что категоризация пронизывает всё языковое мышление — ведь общение с другим человеком (другим идиолектом) это тоже ситуация «перевода». Любое общение выводит на операцию категоризации со свойственными ей проблемами — поиском уровней (рангов), семантических сетей, решение проблем несходства сходного, выделением частично неработающих признаков, попытками найти привилегированный ранг, уровень, на котором в данном случае удобнее всего остановиться в поисках «точности общения».

Все эти проблемы возникают, конечно, и в попытках понять системы названий животных и растений, существующих в местных языках. С этим связана обширная критика исходных работ Берлина. Например, не всегда удавалось назвать выделяемую экспертами группировку каким-то названием, имеющим смысл с точки зрения современной научной классификации. Другая сложность состояла в оценке «правильности» имеющейся классификации. Последующая критика выявила, что в некоторых этнобиологических работах современная научная классификация попросту признавалась объективно-истинной (отражающей то, что есть «на самом деле»), хотя это положение имеет оговорки и в некоторых случаях может приводить к ошибочным суждениям. Например, народная систематика не различает виды-двойники, которые, допустим, различаются при ана-

лизе ДНК. Как в таком случае относится к суждению, что народная систематика различает меньше видов, чем научная? Не следует ли считать, что это неразличение — «правильное» с точки зрения творца народной систематики? В других случаях народная систематика различает разные жизненные стадии как разные виды — и тогда в ней насчитывается больше видов, чем в научной. В общем, прямое соотношение с научной классификацией по числу видов может давать самые разные результаты и, главное, не очень ясно, как их оценивать — видимо, надо внимательно смотреть, в чём причина расхождений (Павлинов, 2013а).

Основным результатом ранних исследований фолк-систематики стало понимание того, что во всех языках живые организмы группируются в иерархически вложенные непересекающиеся классы. Несколько неожиданным был вывод о детальности некоторых фолк-классификаций. Конечно, разные фолк-системы совсем не полностью соответствовали научной классификации и отличались друг от друга. При этом значительный резонанс вызвал тот факт, что в некоторых народных классификациях какие-то части живого разнообразия были названы вполне верно. Например, когда туземцы различали те же виды птиц, что и орнитологи-систематики (Maug, 1988).

Помимо этих частных и до некоторой степени ожидаемых результатов, были получены и неожиданные. Большинство этнобиологических классификаций оказались *иерархическими*. Помимо этого, они членились на уровни, причём самым удивительным оказалось то, что между разными системами оказалось возможным установить соответствие уровней. Тогда возникло представление, что системы живых существ в разных культурах разные,

но вот уровни, на которые разбивается иерархия названий, действительно представляют собой *универсалии*.

Эти уровни в этнобиологической классификации были названы рангами (Berlin, 1973, 1992). Берлин, который первым выдвинул эту гипотезу развёрнуто и с большим количеством обоснований, выделил в фолк-таксономических классификациях пять рангов. Это ранги начал (*unique beginner*), жизненных форм (*life form*), родовидов (*generic species*), фолк-видов (*folk-species*), вариететов (*folk-variatal*). Берлин показал, что фолк-родовой ранг (т. е. родовиды) составляет ядро этнобиологических классификаций, это подтверждается также другими авторами (Coley et al., 1997; Medin et al., 1997). Глубина иерархии, используемой в народных таксономиях, сильно ограничена и редко достигает 6 уровней.

Природа выделяемых рангов представляет собой отдельную проблему. В качестве начал повсюду выделяют растения и животных, но не «живое», это понятие появляется только в научных исследованиях XIX в. Точно так же выделяют «жизненные формы» физических субстанций: в большинстве языков выделяются агрегатные состояния, но не вещества: нет слова для оксида водорода, есть только «лёд», «вода», «пар». Эта проблема соотносится с тем, как выделяются первоэлементы у Аристотеля (сухое, влажное, тёплое, холодное). Видимо, народная (интуитивно-понятная) система обобщений выстроена совсем не так, как получается в результате абстрагирования научных понятий. Высокие ступени обобщения в народных системах многообразия исходят из человеческих чувств, а не выстроены как научные понятия. Живое не ощущается — и потому такого начала нет.

Выбираемый основным ранг определяет метаязык описания. Например, исследователи фолк-биологических классификаций отмечают привилегированный уровень рода (родовида) среди прочих универсалий (Medin et al., 1996, 1997; Atran et al., 1997; Coley et al., 1997). В современной систематике привилегированной категорией является вид. История систематики может быть представлена как «концептуальные качели» — борьба между номиналистами и реалистами. Сейчас ситуация смещена в сторону номинализма (по сравнению с народным знанием), хотя имеется большое разнообразие точек зрения: одним исследователям и вид кажется «не настоящей» единицей природы, они выделяют более мелкие единицы (лины, популяции и т. п.); другие отстаивают реальность высших таксонов (Павлинов, Любарский, 2011).

То, что в народной систематике род представляет собой привилегированную категорию, хорошо согласуется с результатами Грина и Бартлетта, которые изучали историю становления разных рангов в научной ботанической систематике (Bartlett, 1940; Greene, 1983). Род в истории ботаники — наиболее часто используемая категория, во многих случаях это та низшая группа, которая обозначается отдельным однословным именем (Павлинов, 2014). Такое понимание хорошо согласуется с лингвистическими механизмами именования разных объектов (Diesendruck, 2003; Trumper, 2003) и с научной категорией рода, т. е. народные классификации в наибольшей степени совпадают с научными по категориям родового ранга (Berlin, 1992; Malt, 1995; Malt et al., 1999).

Надо признать, что наряду с множеством исследований, которые легко находят ранжированные категории в на-

родных классификациях, есть и те, что таких рангов не нашли (Boster, Johnson, 1989). Бостер и Джонсон изучали оценки рыболовов относительно разных рыб. Рыболовы опирались и на морфологические, и на функциональные критерии, но иерархически соподчинённых уровней авторы исследования у них не увидели.

На основании этого и других исследований Бостер пришёл к выводу, что категории в самом деле можно отыскать, но они в большей степени зависят от структурированности восприятия, чем от культурно-обусловленной организации знаний о мире, т. е. универсальные ранги — скорее психологический феномен, чем классификация (Boster, d' Andrade, 1989). Эта точка зрения развёрнута в обобщающей работе, рассматривающей категоризацию со всех сторон — от эмоций и биохимического обеспечения до психологических и культурных типов категоризации, вопросов машинного обучения и пр. (Cohen, Lefebvre, 2005).

Критика концепции фолк-биологических рангов идёт с разных сторон, одной из самых серьёзных является точка зрения Сесила Брауна. Этот исследователь и его сторонники развивали иную концепцию фолк-биологических форм (Brown, 1974, 1977, 1979, 1984, 1986, 1987; Brown, Witkowski, 1982; Dwyer, 2005). Как уже упоминалось выше, фундаментальные универсалии применимы также и к артефактам — к мебели, инструментам и пр. (Brown et al., 1976). В работах антропологов показано, что самые разные вещи классифицируются в иерархические классификации из 3–5 уровней. Классификации болезней и духов, ведьм и колдунов (гремлинов) в некоторых культурах похожи на используемые горожанами классификации искусственных объектов — автомобилей, спортивного снаряжения и

т. п. Кроме того, Браун заметил, что эти классификации обычно построены как *партономии*, т. е. это не организация независимых элементов в классы, а расчленение единого тела на части.

Балмер (Bulmer, 1974) также выдвинул альтернативную идею по отношению к интеллектуалистской, универсалистской позиции Берлина. Балмер считает, что фолк-биологическая классификация определяется спецификой окружающей среды и хозяйства, используемого в данной культуре. Проще говоря, горожане, охотники и земледельцы расчленяют живое окружение совершенно различно, в соответствии со своими целями. Высшие категории фолк-систематики — не универсалии, а результат приспособления к конкретной хозяйственной ситуации. Наиболее естественными Балмер считает самые мелкие единицы (*specieme*), обозначающие, по Балмеру, конкретные виды, а всё прочее — культурные надстройки, определяемые ситуацией.

Эта позиция поддержана и развита Брауном (Brown, 1984, 1986), который увязывал фолк-таксономическую классификацию не только с типом хозяйства, но и со сложностью социальной структуры. Он утверждал, что люди в социально-сложных городских сообществах выделяют больше жизненных форм, чем в социально-простых сельских сообществах (Medin, Atran, 2004). Результаты Брауна критиковались (Randall, Hunn, 1984) за методические нарушения, он весьма расширил состав таксонов, которых относили к фолк-таксономическим жизненным формам, в его данных нашли зависимость от того, были ли информанты знакомы с английским языком; видимо, язык подсказывает говорящим, какого обобщения от них хочет англо-говорящий интервьюер (Rozin, 2001).

Критика концепции Берлина заключалась и в том, что во многих случаях как раз фолк-роды используются редко. Появилась теория, что фолк-роды становятся заметным компонентом лексики в тех культурах, которые сильно взаимодействуют с природным окружением — например, в лесных охотничьих культурах. А в городских культурах чаще используются либо названия фолк-видов, либо — ещё чаще — жизненных форм: говорят о «голубях» и «кустах», «собаках» и «деревьях» (Medin et al., 1996). Тем самым способ социальной жизни, особенности экономики сильно влияют на использование рангов этнобиологической классификации. Живущие обработкой земли склонны к «биномиализации» своей фолк-таксономической системы, у них много названий состоят из двух слов: названия родовида и фолк-вида. А у охотничьих племен, перемещающихся по лесу в поисках добычи, названия преимущественно однословны, указывают на родовиды, которые являются терминальными классами системы, ниже их категорий нет (Brown et al., 1986). Цели классифицирования, видимо, влияют на вид классификации, поэтому не во всех условиях родовой ранг оказывается привилегированным.

В множестве других работ обращают внимание на нечёткость выявленных закономерностей. Фолк-таксоны могут иногда пересекаться, так что получаются не в точности иерархические классификации (ядро и периферия), группы могут быть выстроены не как дедуктивно определяемые классы, а как нечёткие множества, иногда высшие уровни классификации практически отсутствуют и тогда вся система оказывается «плоской», в виде цепей в той или иной мере сходных форм (Павлинов, 2013а), как-то соединённых

блоков, и в таких системах нет возможности говорить о рангах.

Однако вряд ли можно сказать, что эти поправки разрушили саму концепцию этнобиологических рангов. Возникла конструкция, которая предполагает, что при наличии целей в обществе людей возникают представления о полезных функциях, и наличное многообразие классифицируется по этим функциям, так что образуется неглубокая иерархическая классификация. Эту позицию можно назвать утилитаристской — целевое использование представлений о разнообразии живых существ влияет на то, каким образом происходит категоризация и какие объекты во внешнем мире выделяются.

Позиция Брауна, в свою очередь, критикуется с помощью указаний на неуниверсальность универсалий (Randall, Hunn, 1984). Рэндолл и Ханн полагают, что якобы универсальные категории встречаются лишь локально, в некоторых культурах, и гораздо важнее утилитарная цель классификаций. В зависимости от конкретной цели и способов использования классификация изобретается *ad hoc*. Можно группировать живых существ по функции, местообитанию, морфологии или другим свойствам — и получать самые разные классификации. Рэндолл и Ханн разворачивают те определения жизненных форм, которые смог вывести из высказываний респондентов Браун, и показывают, что эти определения не точны: «птицы» не включают летучих мышей, хотя это тоже «сравнительно крупные животные с крыльями», в другом месте говорится о соотношении рыб и китов. Короче, происходит разбор многочисленных случаев несовпадения таксона и биоморфы, при этом авторы обращают расхождения против концепции Брауна. Народные определения жизненных форм не детальны и до-

вольно расплывчаты, и если их понимать как логические определения, то окажется, что они во многих случаях ошибочны. Некие животные подходят под определение жизненной формы, а называются иначе, и осознаётся их отличие; змееобразное тело — не только у змей, но и у червей, ящериц и т. п., их различают, не смешивают, называют разными именами, хотя есть жизненная форма «змей», которую характеризуют как «с длинным извивающимся телом».

Этрен с соавторами в многочисленных публикациях проверял идею фолк-таксономического ранга (Atran et al., 2002, 2004). Они исследовали как американские народности, ведущие примитивное хозяйство, так и горожан, студентов и учёных. Оказалось, что родовидовой уровень иерархии спонтанно выделяют в природе самые разные эксперты — в том числе бёдвочеры, рабочие парков, студенты, профессиональные таксономисты и пр.

В результате сравнения многих групп экспертов разных народов и культур названные авторы пришли к выводу о наличии инвариантов в фолк-таксономических описаниях. Инварианты следующие: 1. Растения и животные классифицируются в видоподобные группы. Этнобиологи называют эти группы «родовидами». Живые существа, относящиеся к этим категориям, обычно наиболее легко распознаются, легко выучиваются детьми. 2. Каждый родовид имеет собственную сущность, собственную природу, чему отвечает особенное поведение и особенное место в мире. 3. Во всех обществах фолк-биологические группировки организованы иерархически, образуют систему рангов. В большинстве фолк-таксономических систем от 3 до 6 рангов. Группы не пересекаются, близкие в этнобиологической классификации группы часто близки также по лингвисти-

ческим, биологическим и психологическим характеристикам. Ранги отражают фундаментальные различия в уровне реальности, обычно не имеют отношения к соображениям удобства и полезности. 4. Как и научные классификации, фолк-таксономические классификации служат пользователям для таксономических экстраполяций — то есть сведения о способе питания или болезнях одних животных легко переносятся на тех, которые близко расположены в классификации.

Ещё одна сторона фолк-рангов — наличие внутри одного ранга скрытых различных концептуальных процессов, и тем самым в пределе и разных категорий. Берлин в своих исследованиях обнаружил ранг, названный им промежуточным, он располагался между фолк-родами и жизненными формами. При детальном разборе (Atran, 1983) оказалось, что этот промежуточный ранг покрывает концептуальные процессы разного характера: 1) внедрение ранее неизвестных групп в данную таксономическую систему; 2) возникновение новых жизненных форм; 3) формирование скрытых фрагментов ранга, который мы называем семействами. При этом ранг семейства на фоне других уровней намечен, можно сказать, пунктиром. Не все фолк-роды относятся к какому-то фолк-семейству; некоторые фолк-роды мыслятся относящимися то к одному фолк-семейству, то к другому. То есть фолк-семейства представляют собой нечёткие цепочки, которые не целиком покрывают локальную фауну или флору, и тем не менее в некоторых ситуациях отчётливо прослеживаются. Тем самым разные категории фолк-рангов обладают разной чёткостью и полнотой, одни могут быть приписаны любому элементу фауны и флоры, обладают свойством исключительности, а другие покрывают

многообразие лишь частично и частично пересекаются (Павлинов, 2013а).

Отдельная сторона критики и уточнения теории фолк-таксономических универсалий — обсуждение того, с чем следует сопоставлять классификацию, полученную от экспертов. Хотелось бы разные классификации разных культур сопоставлять с тем, что «на самом деле» существует. Для этой цели исследователи обычно выбирают современные научные классификации (López et al., 1997; Medin et al., 1997). Чаще всего такое решение принимают те, кто сравнивает уровень видов. Однако с таким решением связано множество проблем. Научная классификация обычно практически несопоставима по принципам устройства с фолк-таксономиями, которые совершенно не озабочены проблемами избегания парафилии, составления эволюционно-осмысленного древа, методами его получения и проч. В высших таксонах расхождения могут быть очень велики, но и на уровне видов не всё гладко. Можно обнаружить все варианты результатов — от полного совпадения с научной классификацией до завышения и занижения числа видов (Павлинов, 2013а). В результате этнобиологи остаются без образца для сравнения, научная таксономия может помочь решить лишь некоторые проблемы, обычно довольно банальные (различение видов), но вот по поводу «правильности» группировки надвидовых категорий возникает множество вопросов.

Проверка теории об универсальных этнобиологических рангах ведётся в том числе и на конкретном материале, например, оценивая соответствия предсказаний теории и реальной этнобиологической классификации уникальных биоморф растений (Zent, Zent, 1999). В северных Андах находится уникальная неотропиче-

ская экосистема парамо — своеобразные влажные высокогорные луга. Растения разной таксономической принадлежности имеют там особенную биоморфу, называемую *frailejon*. Растения этой биоморфы похожи на подушки, выпускающие на вершине «ежа» из листьев. В случае с такой оригинальной жизненной формой возникало много вопросов — ведь эта форма не входит в принятые распространённые жизненные формы, как травы, деревья, кусты и проч. Растения парамо образуют фолк-таксономическую категорию, не подчинённую никакой другой категории в фолк-таксономической системе аборигенов. Этот пример показывает, как фолк-таксономическая система образует т. н. «несвязанные роды», не подчинённые высшим категориям. Выясняется, что взаимодействие категорий в фолк-таксономии идёт не по жёстким правилам формальной логики, а скорее по правилам нечёткой логики в смысле Л. Заде (Randall, Hunn, 1984), взаимодействуют прототипическое ядро и с разной силой связанная с ним периферия. При этом, как было обнаружено при классификации растительности парамо, применяют одновременно разные классификации, основанные на разных принципах — морфологическом, экологическом, утилитарном (Zent, Zent, 1999). Мало кто из говорящих использует абстрактные атрибуты, обычно люди ориентируются на характерную внешность растений, розетку торчащих листьев, и этого вполне достаточно для указания на предмет речи.

Резюмируя эти и другие исследования, связанные с поиском кросс-культурных универсалий, Дуайер (Dwyer, 2005) печально замечает, что универсалий в строгом смысле отыскать не удалось. То есть абсолютных правил, не имеющих вариаций и исключений, которые бы строго

выполнялись на всем культурном многообразии, — нет. Однако другие авторы, не столь строгие в представлении о том, какой должна быть универсалия, всё же оперируют этим термином. Менее строгое понимание указывает, что «универсалии» выполняются в большей части случаев, что в остальных случаях удастся показать, что мы имеем дело с разрушением системы всё тех же универсалий и т. п. Однако разные исследователи отыскивают разное число рангов и характеризуют ранги по-разному, так что системы универсалий у разных исследователей не сходятся друг с другом (Bulmer, 1973; Berlin, 1976, 1992). И опять — с помощью некоторой интерпретационной работы разные системы можно сблизить. То, что у Балмера называется *specieme* и предстаёт как группа организмов, отличиями в признаках отделённая от прочих животных, по-видимому, то же самое, что *generic species* у Берлина, наиболее часто и легко выделяемые дискретности среди группировок живых существ. Понятно, что разные исследователи, работая с разными культурами и не сговариваясь о единообразии наименований, описывали полученный материал несколько по-разному, но может оказаться, что даже довольно сильные отличия при переводе на язык другой системы понятий выведут к достаточно устойчивым регулярностям в самом материале. Однако такой работы пока не проделано.

Идеи Брауна с соавторами относительно очень широкой применимости понятия категоризации, о том, что найденные Берлином фолк-таксономические ранги используются и при совсем других классификациях (автомобилей, оружия и пр.), критикуются Вежбицкой (Wierzbicka, 1984). Она характеризует эти открытые Брауном сходства разных классифика-

ций как поверхностные. По её мнению, классификации искусственных предметов фундаментально отличаются от классификаций живых существ. По мнению Вежбицкой, классификации искусственных предметов не основаны на базовой семантике «вид вещей (существ)». Это живые организмы классифицируются как «виды существ», а артефакты — как «виды функций». По мнению Вежбицкой, которая занимается изучением «первичной семантики», это крайне важное различие. То есть «видов вообще» в человеческой семантике нет, это очень абстрактная категория, виды вещей и виды использования вещей — совсем разные смыслы слова «вид». В результате, по мнению Вежбицкой, фолк-классификации животных представляют собой кросс-культурные универсалии, а вот классификации артефактов привязаны к той или иной культуре.

Конечно, рассматривается и такая возможность, что этнобиологические универсалии — не более чем артефакт использования языка. Может быть, наш язык приспособлен так категоризировать явления? Этот вариант рассмотрен во многих работах (например, Mandler, 1984, 2004; Gelman et al., 2000). Такую гипотезу — о ведущей роли языка в категоризации — легко защищать, поскольку, как уже говорилось, существуют даже нейробиологические механизмы категоризации восприятий, и тем самым категоризация до самого дна пронизывает человеческое поведение и, разумеется, язык в самом деле приспособлен к категоризации. Но дело этим не исчерпывается, что показывают результаты исследований категоризации у маленьких детей и животных. В отсутствие языка категоризация также имеет место, хотя при наличии языка для категоризации, видимо, прежде всего исполь-

зуется язык. Категоризация — «умение психики», возникающее задолго до языка.

Причём у детей происходит очень интересное развитие (Stross, 1973; Eimas, 1994; Diesendruck, 2003), которое обозначается термином «концептуальная автономия категорий». До определённого возраста дети мыслят так, что движение понятий происходит в рамках, ограниченных «доменом», которому соподчинены понятия. Мышление ограничено рамками этих доменов, между доменами развитие и перенос навыков идёт значительно сложнее. Можно вспомнить то, что говорилось в начале этой статьи о относительно перцептуально-ограниченных обобщениях у животных и работе с высшими уровнями категорийного обобщения как отличительном признаке людей. Можно видеть некоторое сходство в развитии психики человека и в высших проявлениях психики животных в том, как первоначально ограниченные рамками (доменами) способности мышления впоследствии осваивают высшие уровни категорий и могут строить заключения «через барьеры», работать со «скрытыми качествами», т. е. неощутимыми высшими рангами системы категорий.

Описанное выше противоречие между концепциями Берлина и Брауна, т. е. между иерархической и утилитаристской моделями, можно лучше понять с помощью исследований Поузи (Posey, 1984). Он показал, что эти две модели не противоречат друг другу, а дополняют. Поузи исследовал, как бразильские индейцы каяпо различают насекомых — ос, муравьёв и пчёл, по несколько десятков видов каждой упомянутой группы. Главным критерием при различении групп животных для индейцев является сила духа этих животных. От этой силы зависит причиняемый ущерб. Говорить с духами может лишь

шаман, и он может снизить нанесённый ущерб, вылечить пострадавшего. Тем самым ранжирование животных является в то же время связанным с ранжированием шаманов по их силе и престижу. Фолк-классификация этих жалящих насекомых очень мало иерархизована. Прямокрылых индейцы различают на основе иных принципов — по форме и экологической приуроченности. Одни насекомые известны многим и занимают определённое место в картине мира индейцев, другие известны лишь «специалистам» — это связано с утилитарным значением этих насекомых. Чем большей значимостью обладает данная группа насекомых, тем более иерархично выглядит её классификация, тем более дифференцированно воспринимаются разные насекомые этой группы. При этом, конечно, далеко не все группы означены с точки зрения научной классификации. Например, существует группа, включающая некоторых ящериц, некоторых змей, некоторых личинок насекомых и мелких грызунов. Видимо, это была значимая группировка во времена собирательства, ещё до этапа, когда каяпо перешли к земледелию и стали возделывать маниок.

С точки зрения Поузи, противоречие между концепциями иерархической и утилитарной решается следующим образом. Процесс фолк-классификации, сам способ её организации и создания — иерархический, а цель этой классификации — утилитарная. С этим связано то, где будет прерван процесс иерархической классификации, в насколько полном виде он будет существовать. В большинстве случаев, по данным Поузи, результат выглядит так. Над уровнем базовых объектов, то есть различаемых животных, надстроена не очень обширная иерархия классов. Все случаи создания высших категорий связаны с утилитарным или экономическим

значением. То есть с появлением утилитарной цели создают классификацию, создают всё новые подразделы, категории и даже уровни категорий.

Сейчас многие исследователи согласны, что в упорядочивании разнообразия живых существ в самом деле можно отыскать некие универсальные классифицирующие стратегии, и хотя множество вопросов ещё не выяснено, вся эта проблематика прочно установлена (Ellen, 1993, 2003, 2006). В большей степени согласие достигнуто относительно принципов и способов категоризации, чем о статусе продуктов категоризации, группировок категорий. Однако всё чаще появляются работы, где отыскивают в фолк-таксономии как «виды», так и столь же реальные «высшие таксоны» (Begossi et al., 2008).

4. Партономические и таксономические деления

Изучение классификаций, которые можно найти в народных знаниях о живых организмах, привело к выводу, что по своему устройству это несколько иной тип систем, нежели используемые в науке. Это *партономические* классификации (Brown et al., 1976; McClure, 1976; Andersen, 1978; Brown, 1978; Burton, Kirk, 1979; Чебанов, 1983; Casson, 1983; Вежбицкая, 2001; Фрумкина, 2003). Высший и низший уровни категорий в этих системах связаны отношениями целое-часть. В «линнеевской» систематике принято считать, что элементы (организмы, или низшие классификационные единицы — виды) образуют множества, и классификационные отношения — это отношения множеств, низшие категории входят в высшие, как подмножество в множество. В народных таксономиях подразумеваются иные отношения: тут речь не об элементарных еди-

ницах, собранных в множества разного размера, а о едином организме, разделённом на более общие и менее общие части. В том же смысле, как палец — часть руки, а рука — часть тела, собака — это часть рода собак и семейства псовых.

В одном случае элементы относятся друг к другу как виды к роду, а в другом — как части к целому. Это принципиально разные виды отношений. За научной систематикой, в которой описывают системы отношений родов и видов, закрепилось название таксономии, а её элементы называются таксонами. Таксономическая классификация (состоящая из множеств) опирается на интуицию равенства и полной заменяемости элементов (элементы гомотомны). Из любого таксона может быть изъят элемент и перенесён в другой, при этом поменяются связи элемента, однако сам элемент не изменится. В партономических классификациях элементы гетерономны, «неподвижны», они не могут быть перемещены в иную общность — как фаланге пальца не место среди частей головы. В этом смысле действует древнее правило «вассал моего вассала — не мой вассал», т. е. часть части не управляется целым, а лишь непосредственно охватывающей её частью. Иначе можно сказать, что партономические классификации построены из частей индивида, а таксономические — из индивидов. В этом смысле партономические классификации более жёсткие, с большим количеством ограничений, а таксономические — более свободные.

Привычно считать, что наш научный аппарат во многом берёт начало в античной традиции. Считалось, что в древнегреческой натурфилософии, в воззрениях Аристотеля, заложены основы систематики живых организмов. Однако в свете известного теперь о фолк-таксономической

традиции разных народов можно считать, что в античной традиции до нас дошло именно народное знание о систематике (Raven et al., 1971; Atran et al., 2004). Греки знали несколько сотен видов живых существ (около 600), это — примерно тот объём знаний, который встречается у самых разных племён и народов.

Для Аристотеля, Теофраста, Плиния и Диоскорида существовали виды — «*atomon eidos*», или «*species*»: согласно классификации этнотаксономистов это родовиды, т. е. «орёл», «собака», «дуб» в общем смысле. Кроме того, античные учёные различали роды «*megiston genos*», или «*genus*»: по этнобиологической классификации это жизненные формы — птицы, четвероногие звери, деревья, трава (Atran, 1990). Привычная нам по Аристотелю и Теофрасту классификация — нечто в значительной мере иное, чем линнеевская классификация, и она входит в один ряд с тем, что антропологи и этнографы открывают у индейцев или обитателей Микронезии, а также с теми начатками классификации, которыми обладает каждый горожанин в повседневной жизни, привычно именуя окружающих живых существ.

Новейшие исследования классификации животных у Аристотеля выявили удивительную вещь: она изменялась от сочинения к сочинению в зависимости от предмета разговора. Мы уже привыкли к тому, что сквозь Средние века, в схоластике, шла система с относительными рангами, когда понятия «род» и «вид» определялись ходом данного рассуждения и не были привязаны к какой-то группе живых существ. Но у Аристотеля не только названия «род» и «вид», но и сама структура системы относительна. Она зависит от цели исследования — от того, о чём пойдет речь. В разных отношениях Аристотель

выделяет разные группы животных и различно их соподчиняет.

Само по себе выделение иерархии частей отдельно от иерархии видов начинается по меньшей мере с Аристотеля и сквозь всю историю схоластики можно протянуть нить упоминаний о различии этих двух типов делений. В XX в. о наличии двух понятийно схожих типов делений не то чтобы забыли, но, скажем так, лишь время от времени вспоминали. Почти каждый раз «открытия» партономии не получали распространения, не были поняты современниками. Была создана, например, *мереология* Лесневского (Лесневский, 1913; Lesniewski, 1916, 1927, 1992; Москвицова, 2012), противопоставляемая теории множеств. Пытаясь выстроить систему полной и непротиворечивой логики (оснований математики), Лесневский создал прототетику (обобщённое исчисление высказываний), а на её основе — надстройки в виде онтологии (исчисление имён) и мереологии. Мереология у Лесневского была альтернативна теории множеств (где он критиковал понятие пустого множества и которая была теорией частей), в ней не существуют парадоксы Рассела (то есть это один из способов решить парадоксы логики, как аксиомы Цермело, теория типов Рассела). Теория Лесневского не была замечена: по крайней мере, через 16 лет была создана сходная с мереологией теория исчисления индивидов без ссылок на работы Лесневского (Leonard, Goodman, 1940).

Обсуждая вопросы формализации биологии, о противопоставлении разных типов иерархий писал теоретик биологии Вуджер (Woodger, 1937, 1945, 1952). Затем это иногда обсуждалось кладистами в связи с дискуссией о таксоне как индивиде. Речь шла о том, что отдельные клады являются на деле не классами, а частями

филогенетического дерева в целом. Отношения множество-элемент и целое-часть продуцируют разные типы систем. Эти системы похожи по общим принципам — они устроены иерархически, но весьма отличаются по многим другим свойствам. Вуджер считал иерархическое устройство организмов ключём к органической природе и решением проблемы соотношения витализма и механицизма. В неорганических системах системные (целостные) связи слишком слабы и не изменяют существенно свойства систем, в органических системах свойства частей определяются целым.

В 1970-е гг. переоткрытие двух видов систем проявилось в иных традициях.

Так, С.В. Мейен, изучая теорию типологии, в 1975 г. опубликовал концепцию о разных типах делений (Мейен, 1975, 1977, 1978; Мейен, Шрейдер, 1976). В результате он пришёл к выводу о необходимости различения таксономии, оперирующей с таксонами, и мерономии — созданной им новой дисциплины, названной от слов «meros» часть и «nomos» закон. В его концепции таксономия и мерономия организованы по разным принципам, различие между ними не в степени научности. Например, районирование является операцией мерономической, в результате районы более общие делятся на меньшие районы, которые входят в них как части.

В те же годы, внимательно исследуя и проверяя данные, полученные первыми фолк-систематиками (Berlin et al., 1973), т. е. исследователями народного знания о взаимоотношениях и именовании разных групп организмов, антрополог Сесил Браун, занимающийся языками американских индейцев, в 1976 г. пришёл к выводу, что в народных систематиках действуют принципы, отличающие их от привычных научных таксономий: систе-

мы фолк-таксономии — нетаксономические системы (Brown, 1976). Это значит, что народное знание классифицирует живых существ таким образом, что в порядке этой классификации создаёт некое глобальное тело, определяя упорядоченность и соподчинённость его частей. То, что описывают антропологи как фолк-биологические ранги, является уровнями общности частей, или уровнями меронов (Мейен, 1977, 1978; Любарский, 1996).

По аналогии с таксонами и таксономией Браун предложил в 1976 г. название «партономии», а их элементы называются «партонами», где *parton* (мн.: *parta*) — элемент партономической системы, связан с другими элементами связями «принадлежать как часть к целому» (Brown, 1976). Насколько можно судить, большого интереса концепция Брауна в англоязычной литературе не вызвала, однако его работы иногда упоминаются исследователями лингвистических универсалий (Greenberg, 1978; Casson, 1983; Tversky, Nemenway, 1984; Tversky, 2003). Эти авторы не вспоминали о работах Лесневского и Вуджера.

В отличие от этого, в русскоязычной литературе идея Мейена вызвала большой энтузиазм в рамках двух идейных направлений — т. н. «классификационного движения» и типологии (Чебанов, 1977, 1983, 1984, 1996, 2004; Кожара, 1982; Воронин, 1985; Урманцев, 1988; Чайковский, 1990; Любарский, 1991, 1992, 1993а,б, 1996; Павлинов, 2006; Чебанов, Мартыненко, 2008; Дунаев, 2012). Концепция Мейена не только упоминалась и пересказывалась, её также пытались расширять, развивать, применять к разным областям знаний и вводить в новые теоретические контексты.

Связную традицию обсуждения эти работы не образовали, о них «забывали»

очень скоро. Исследователи из разных областей знания, работающие вполне независимо, пришли к очень близким представлениям относительно новой, до того не изученной системы классификации явлений. Новые названия для новой области знаний были даны с разницей в один год, и долгое время эти две традиции не слышали друг о друге. Хотя существуют две традиции употребления и той, и другой терминологии, можно говорить о единой дисциплине — мерономии = партономии биологического разнообразия. У Брауна дан набор основных положений для обращения с понятиями новой теоретической системы. У Мейена из общей концепции типологии выведены два вида взаимоотношений, которые можно задать на множестве целых — рассматриваемых как элементы классов или реализации архетипа, и множестве частей, относящихся к одному целому.

Обе получающиеся системы — таксономическая и партономическая — похожи: они устроены иерархически, элементы ранжированы. Таксоны ранжируются либо относительно, как в схоластических системах, либо фиксированными рангами — на виды, роды, семейства, отряды и т. п. Партоны ранжируются по уровням в системе органов целого органического тела. Браун предлагает целое нумеровать уровнем 0, его части — уровнем 1, части частей будут на уровне 2 и т. п. Можно соотнести эти уровни партонов с результатами сравнительной анатомии, приурочив их к системам органов, органам, частям органов и т. п. Тем самым был предложен важный метод объективированного определения ранга группы: ранг в системе таксонов определяется по уровню в системе меронов (Любарский, 1996).

Однако есть и разница таксономии и мерономии, подробно описанная С.В.

Мейеном (1977, 1978). Связи частей гораздо более сильные, чем связи элементов, и целое, к которому части непосредственно относятся, их сильно изменяет. То есть контакт элементов в множестве «логический», таксоны соотносятся не непосредственно. А части в целом взаимодействуют совершенно непосредственно и потому отношения их много сильнее. По этой причине до сих пор не выстроены формальные системы частей — так, как это сделано для таксонов. Части очень сильно определяются своими непосредственными связями с другими частями в том же целом, и потому в партономических отношениях действует правило «целое, в которое входит целое данной части — не целое для данной части»: целое не управляет частями своих частей. К сожалению, пока полностью не осознано всё своеобразие отношений часть-целое по сравнению с отношением класс-элемент (Valentine, May, 1996).

Можно зафиксировать т. н. мероно-таксономическое несоответствие (Мейен, 1984). Фиксируя некий мерон, мы получаем некое множество таксонов, у которых есть такая часть, но она есть разным образом — в качестве обязательной, необходимой и важной, а также в качестве вариации или редкого уродства. И потому, фиксируя мерон, не удаётся однозначно и на равных основаниях сопоставить ему список таксонов, у которых такая часть имеется. И наоборот, фиксируя таксон, не удастся на равных основаниях и сквозным образом задать списком совокупность частей, наличествующих у данного таксона. То есть в таксоне будут «свои» части, а при попытке указать для списка таксонов набор наличных частей, возникнут проблемы — части могут быть полностью представлены и функциональны, или наличны лишь в виде следов, или от них есть

лишь остатки, которые указывают, что часть тут была. То есть таксономическая и мерономическая система несовместимы без остатка, нацело таксоны и мероны друг на друга не делятся. Для установления связей между ними предложена теория общего мероно-таксономического отношения (Любарский, 1996), в которой для установления ранга таксона используются интенциональные характеристики, в том числе уровень специфицирующего данный таксон мерона.

При этом важно отметить, что выше упомянуты лишь осознанные попытки провести партономическую классификацию как отдельную от таксономической. Много более частные попытки представить нечто, называемое привычно «таксономией», но на деле во многом оперирующее интуициями партономической онтологии. Начало у этого частичного смешения разных систем очень почтенное: наверное, это было уже у К. Линнея (Чебанов, 2007): Линней занимался не «классифицированием», а делил целое на части. Учёные в рамках мощной традиции «лестничников», которые строили лестницы существ разного уровня организации, сочетали партономическую онтологию с таксономической методологией. Во многом так же действовали организмысты (Окен и др.). Партономическая идея стоит и в самых основах филогенетики: Геккель был прежде всего морфологом-партономистом и писал о филогенезе как о развитии «генеалогического индивида». В этом отношении новейшие филогенетики от него отличаются разве что фразеологией. И в современном кладизме регулярно возобновляются рассуждения о целостности линий (филеем), понятия разрабатываются исходя из интуиции разделения единого ствола на подчинённые ветки.

В результате можно сказать, что традиция партономического рассмотрения никогда не утрачивалась наукой, хотя и не часто осознавалось, что же именно мыслится в том или ином случае.

Другое течение, таксономическое, начинается с основателей — Цезальпина и Юнга, создателей аналитической морфологии, которые с особенным вниманием относились к логике научного исследования (схоластическая, Аристотелева выучка). Несомненными «таксономистами» являются фенетики и многие производные от них школы, признающие реальными лишь организмы, из которых исследователь собирает таксоны.

Как показал Браун (Brown, 1976), народные систематики оперируют преимущественно партономическими системами. Это самый древний, обычный для любой культуры и языка способ организации названий живых существ, способ группировки сведений о них. Причём партономии бывают не только для живых существ — есть примеры партономии, созданной апачами для обозначения автомобилей (и их частей). И наоборот, привычные сейчас системы, понимаемые в рамках теории множеств, где есть классы (= множества), включающие элементы, где отношения классов определяются экстенциональными отношениями объёмов соответствующих понятий, — такие таксономические системы появились недавно, это научные системы, отличающиеся от систем народного знания.

Более того, Браун различает классификации-перцепции и классификации-номенклатуры. Речь о том, что в экспериментах Рош и её коллег сам процесс восприятия оказался связан с категоризацией, и это — одна категоризация, вполне бессознательная. А номенклатура и группировка живых созданий или подобных

отдельностей подразумевает уже иную категоризацию, не столь непосредственную, преломлённую через язык и культуру, хотя тоже в значительной мере бессознательную. Эти столь разные системы категоризаций трудно сопоставить. При изучении лингвистических компонент номенклатуры оказалось, что при обозначении уровней в фолк-таксономиях используют один тип лексем для обозначения первого и второго уровня иерархии, и другой тип — для третьего, четвёртого, пятого уровней. При исследовании классификаций-перцепций такой связи с лексемами выявить не удалось, там автор обнаруживает более сложные зависимости, хотя сходство с обозначением таксонов в классификациях-номенклатурах имеется. Более того, обнаруживается тождество не то что между лексемами, означающими уровни таксонов или таксоны, уровни партонов или партоны, а просто тождественные обозначения партонов и таксонов. Это неудивительно — ведь названия многих таксонов происходили из наименований частей тела человека. Названия сравнительной анатомии и таксономии строятся «вниз» — от названия частей тела человека к обозначению частей тел у других животных и целых животных.

После изучения лексических обозначений разных партонов Браун предпринимает исследование принципов построения партономии. Это тем более интересная попытка, что у Мейена этого раздела нет. Мейен занимался углублённым сопоставлением и различением таксономии и мерономии, он показал глубокую обоснованность сходства и в то же время несимметричность построения этих систем. Специально теорией мерономии он занимался не столь активно, поскольку эта область в некотором смысле выстроена — это сравнительная анатомия во всём

богатстве её подразделов. Для Мейена мерономия выступала как «готовая» часть узора, которая может быть встроена в более общую теорию, и задача — в поиске чётких формализмов, которые позволили бы вписать в общую теорию огромные эмпирические наработки. Мейен попытался обрисовать устройство наиболее общих понятий мерономии, например, указать, что классическое понятие гомологии является понятием о классификации меронов; обозначить представление о рефренах и тем самым обратиться к закономерностям мерономической классификации. То есть основной пафос работы Мейена — переброска мостов между уже более или менее разработанными областями биологии, создание общего теоретического языка, позволяющего обсуждать некоторые очень важные проблемы биологии. Браун, поскольку он пришел к этой теме из лингвистики и антропологии, не имел сравнительно-анатомического багажа, и потому прямо занялся формулированием принципов обозначения органов.

Правда, эти принципы касаются не научных систем сравнительной анатомии, а народных партономий. Поскольку эта система понятий народной сравнительной анатомии, точнее фолк-партономии, крайне интересна, приведём эти 12 принципов. Они могут показаться банальными, но интересны по крайней мере в том отношении, что исследователь попытался обобщить как можно более тщательно материал, с которым никто таким образом не работал. Принципы народной партономии таковы (Brown, 1976).

1. Партономии, описывающие устройство тела человека, редко имеют более пяти иерархических уровней в глубину (уровень 0—уровень 4) и никогда не превышают шести иерархических уровней (уровень 0—уровень 5). Если партоно-

мия в индивидуальной партономической системе выходит за рамки пяти уровней, то не более двух частей, находящихся на пятом уровне (уровень 4) обладают частями, находящимися на шестом уровне (уровень 5).

2. Целое, т. е. человеческое тело, входит во все изученные партономии.

3. Все части на уровне 1 обозначаются первичными лексемами.

4. Часть (партон) «рука/кисть руки» входит во все партономии. Эта часть всегда обозначена первичной лексемой.

5. Часть (партон) «нога/ступня», если обозначена, то всегда с помощью не поддающейся анализу первичной лексемы. Это иное обозначение, чем для лексемы «рука/кисть».

6. Часть (партон) «кисть», если обозначена, то всегда с помощью не поддающейся анализу первичной лексемы.

7. Часть (партон) «ступня», если обозначена, то всегда с помощью не поддающейся анализу первичной лексемы. Если первичная лексема «ступня» такая же, как та, что обозначает «ногу (со ступней)», то последнее обозначение части может иногда применяться альтернативно как вторичная лексема.

8. Если оба партона «кисть» и «ступня» обозначены, они обозначаются разными не поддающимися анализу первичными лексемами.

9. Части «палец руки» и «палец ноги» всегда обозначены в партономиях. Найденны четыре модели обозначений: а) части «палец руки» и «палец ноги» обозначаются не поддающимися анализу первичными лексемами; б) части «палец руки» и «палец ноги» обозначены одной и той же не поддающейся анализу первичной лексемой; в) и «палец руки», и «палец ноги» обозначены различными вторичными лексемами. Когда действует эта модель,

две вторичные лексемы имеют одни и те же партономические дополнения; г) одна часть, «палец руки», обозначена не поддающейся анализу первичной лексемой, а другая часть, «палец ноги», обозначена вторичной лексемой. Первичная лексема служит партономическим дополнением к вторичной лексеме.

10. Части «ноготь на пальце руки» и «ноготь на пальце ноги» всегда обозначены. Действуют две номенклатурные модели: а) оба «ноготь на пальце руки» и «ноготь на пальце ноги» обозначены одной и той же не поддающейся анализу первичной лексемой; б) «ноготь на пальце руки» и «ноготь на пальце ноги» обозначены различными вторичными лексемами. Когда эта модель проявляется, две вторичные лексемы имеют общие партономические дополнения.

11. Если обе части, «палец руки» и «ноготь на пальце руки» и «палец ноги» и «ноготь на пальце ноги» обозначены вторичными лексемами, они имеют общую партономическую основу, которая также служит в качестве основной лексемы, именуемой непосредственно или опосредованно вышестоящую часть (партон более высокого уровня).

12. Если «палец руки» обозначен первичной лексемой, то «ноготь на пальце руки» и «ноготь на пальце ноги» обозначаются первичными лексемами, кроме случаев, когда «палец ноги» обозначается первичной лексемой, отличной от той, которой обозначается «палец руки», в этом случае «ноготь на пальце руки» и «ноготь на пальце ноги» могут быть, обозначены вторичными лексемами.

Таковы закономерности, которые Брауну удалось извлечь из рассмотрения фолк-партономий. Интересно, что даже при небольшом числе частей, относительно которых удалось установить за-

кономерности обозначений, видно, как чётко выполняются ранговые отношения. Собственно, почти все универсалии, найденные в партономиях, касаются именно ранговых (уровневых) отношений между обозначениями. Браун также анализирует способы развития партономических классификаций: выяснилось, что детализация партономии (обозначаемая как развитие системы обозначений) 1) движется уровнями и 2) необратима. В рамках нормального языкового развития достигнутый уровень детализации не теряется, и раз произошедшее движение так и остаётся, заняв очередной уровень обозначений. Деградация идёт лишь в особых процессах — при пиджинизации, креолизации и проч. В целом Браун считает возможным заключить, что разные виды классификации взаимосвязаны, категоризация восприятий и номенклатурная категоризация, партономии и классификация цветов, народная медицина и структура восприятия вселенной — все эти процедуры наименования и классификации взаимосвязаны. Здесь задействовано представление, что категоризация является единым и общим процессом, захватывающим разные этажи психической деятельности (Bruner et al., 1956; Rips et al., 1973; Ashby, Maddox, 2005; Cosmides, Tooby, 2013).

5. Кто же создал таксономическую систему живого?

Итак, у Аристотеля мы имеем дело с преимущественно партономической системой. И есть основания полагать, что в большинстве примеров фолк-систематики мы также столкнёмся с партономиями, хотя и не всегда строго выдержанными. И тогда возникает вопрос: когда и как появилась таксономия?

Рассказ о том, как это произошло, должен быть весьма длинным, и здесь

придётся его исключить. Это разговор о реформе Порфирия, проведённой в системе Аристотеля, о появлении вопроса об универсалиях, о длинном пути через Средние века до Линнея. Ведь ещё у Линнея система уподоблена армии, части которой — легионы, когорты и т. п. — делаются всё дальше, т. е. Линней имел в виду образ партономической системы. Это длительное философское развитие, благодаря усиливающемуся номинализму, привело к тому, что удалось нечувствительно перейти от партономической системы (точнее, множества партономических систем) к таксономической системе. Линия номинализма, сенсуализма, создания западноевропейской формальной логики — это линия создания таксономической системы вместо «обычной» для всех партономической. Через Порфирия и Боэция, через Росцелина, Абеяра, Аквината, Дунса Скотта, Оккама можно проследить становление таксономических понятий, проникновение их в культуру. Средневековая схоластика создала этот новый аппарат номиналистической (экстенциональной) логики, который подразумевал построение таксономии, а не партономии.

А когда была создана таксономическая система живого? Первый значительный шаг был сделан Юнгом, который вслед за Цезальпином развивал аналитическую морфологию, а относительно таксономии писал, что задача систематики есть «строгое деление истинных родов на виды по их различиям согласно правилам логики» (Jung, 1747). Здесь логика прямо указана как руководящий принцип построения системы, так что подразумеваются строго логические, а не партономические деления. Говорить о современной системе рангов следует с конца XVII в., когда Турнефор в классификации растений зафиксировал термины «classis», «sectio»,

«genus» и «species» для обозначения фиксированных, а не «скользящих» (как у схоластов) рангов. Линнеевская система считается таксономической, однако «линнеевская реформа» — во многом дело рук последователей Линнея (Павлинов, Любарский, 2011; Павлинов, 2013б, 2014). Мне кажется, что значительный шаг к таксономизации систематики был сделан Адансоном, который стал мыслить систему как индуктивное объединение одинаковых элементов в группы (Adanson, 1763). Однако при этом Адансона интересовал только один ранг — семейство, другими рангами он почти не занимался, так что его кандидатура на роль «отца таксономии» легко может быть оспорена.

Наконец, с ещё одной стороны с народной систематикой тесно сплетена судьба сравнительной анатомии. Древний круг понятий народной систематики был разрушен лишь в 1829 г., когда Кювье ввёл понятие «ветви» (Atran, 1998). В этом понятии группы животных получили чёткое определение в соответствии с планом строения, приняли сравнительно-анатомическое содержание — и потеряли богатую периферию, всевозможные сопутствующие представления о повадках и обитании, (под)группы, находящиеся на периферии разнообразия, ранее с сомнением включавшиеся в общий таксон, а теперь ставшие предметом отдельного исследования. Сравнительная анатомия отделилась от таксономии, изучение целого, состоящего из частей, и элементов, объединяемых во множества, пошли разными путями. Впрочем, начало этому отделению морфологии от таксономии положили опять-таки Цезальпин и Юнг с разработанной ими аналитической морфологией.

Способы соединения теории морфологии (сравнительной анатомии, эмбриоло-

гии, мерономии и т. п.) и теории таксономии оказывают сильнейшее влияние на развитие представлений о разнообразии. Кратко говоря, когда теории таксономии выстраиваются согласно рациональной морфологии, возникает представление о рангах (Любарский, 1996), таксономическая система получает онтологическое обоснование. Когда морфология мыслится отделённой от таксономии, таксономическое деление становится условным, определяется только логическими закономерностями.

Долгий путь от разных партономических систем к единой таксономической системе занял в Европе более 2000 лет. Завершить можно вопросом, на который не так легко ответить: на что потрачено это время? Не слишком ли это странно — когда переход от системы, устроенной на одних принципах, к системе, построенной на других, занимает многие столетия? Можно понять, чем отличается партономия от таксономии, можно мысленно создать идею такой таксономической системы — на это требуется очень небольшое время и сравнительно небольшие интеллектуальные усилия. Так что же это за процесс, на который одному уму требуется несколько часов или дней, а культуре требуются тысячи лет?

Литература

- Апресян Ю.Д. 1974. Лексическая семантика (синонимические средства языка). Москва: Наука. 368 с.
- Бурлак С.А. 2011. Происхождение языка: Факты, исследования, гипотезы. Москва: Астрель. CORPUS. 464 с.
- Бэр К. 1959. Об искусственных и естественных классификациях животных и растений. — *Анналы биологии*, 1: 367–405.
- Вежбицкая А. 1996. Язык. Культура. Познание. Москва: Русские словари. 416 с.
- Вежбицкая А. 2001. Сопоставление культур через посредство лексики и прагматики. Москва: Языки славянской культуры. С. 218–272.
- Венер А., Уэллс П. 2011. Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? Москва: Языки славянских культур. 488 с.
- Воронин Ю.А. 1985. Теория классифицирования и её приложения. Новосибирск: Наука. 232 с.
- Выготский Л.С. 1960. Развитие высших психических функций. Москва: Изд-во Акад. пед. наук РСФСР. 304 с.
- Гайденко П.П. 1997. Христианство и генезис новоевропейского естествознания. — *Философско-религиозные истоки науки*. Москва: Инст. философии РАН. С.45–87.
- Демьянков В.З. 1994. Когнитивная лингвистика как разновидность интерпретирующего подхода. — *Вопросы языкознания*, 4: 17–33.
- Демьянков В.З. 1995. Доминирующие лингвистические теории в конце XX века. — *Степанов Ю.С. (ред.). Язык и наука конца 20 века*. Москва: Институт языкознания РАН. С. 239–320.
- Дунаев В.В. 2012. Занимательная математика. Множества и отношения. Санкт-Петербург: БХВ-Петербург. 336 с.
- Зорина З.А., Полетаева И.И. 2002. Элементарное мышление животных. Москва: Аспект Пресс. 320 с.
- Кожара В.Л. 1982. Функции классификаций. — *Воронин Ю.А. (ред.). Теория классификаций и анализ данных*. Мат-лы Всесоюз. совещ. Новосибирск: ВЦ СО АН СССР. С. 5–19.
- Кубрякова Е.С. 1995. Эволюция лингвистических идей во второй половине XX века. *Степанов Ю.С. (ред.). Язык и наука конца 20 века*. Москва: Российский государственный гуманитарный университет. С. 144–238.
- Куприянов А.В. 2005. Предыстория биологической систематики. Санкт-Петербург: Издательство Европейского университета в СПб. 61 с.
- Ладыгина-Котс Н.Н. 1923. Исследование познавательных способностей шимпанзе. Москва: Госиздат. 504 с.
- Лесневский С.И. 1913. Логические рассуждения: I. Опыт обоснования онтологического закона противоречия. II. К анализу экзистенциальных предложений. Санкт-Петербург: [тип. А. Смолинского]. 91 с.

- Любарский Г.Ю. 1991. Изменение представлений о типологическом универсуме в западноевропейской науке. — Журнал общей биологии, 52 (3): 319–333.
- Любарский Г.Ю. 1992. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм. — Журнал общей биологии, 53 (5): 649–661.
- Любарский Г.Ю. 1993а. Метод общей типологии в биологических исследованиях. 1. Сравнительный метод. — Журнал общей биологии, 54 (4): 408–429.
- Любарский Г.Ю. 1993б. Метод общей типологии в биологических исследованиях. 2. Гипотетико-дедуктивный метод. — Журнал общей биологии, 54 (5): 516–527.
- Любарский Г.Ю. 1996. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. Москва: КМК. 432 с.
- Любарский Г.Ю., Мазохин-Поршняков Г.А., Семёнова С.А. 1987. О способности пчел и ос к альтернативному выбору. — Бюллетень Московского общества испытателей природы, 92 (5): 63–67.
- Мейен С.В. 1975. Систематика и формализация. — Биология и современное научное познание (материалы к конференции). Ч. 1. Москва: Ин-т филос. АН СССР. С. 32–34.
- Мейен С.В. 1977. Таксономия и мерономия. — Поваренных А.С., Оноприенко В.И. (ред.). Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова Думка. С. 25–33.
- Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов. — Журнал общей биологии, 39 (4): 495–508.
- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии. — Шрейдер Ю.А. (ред.). Системность и эволюция. Москва: Наука. С. 7–32.
- Мейен С.В., Шрейдер Ю.А. 1976. Методологические аспекты теории классификации. — Вопр. философии, 12: 67–79.
- Мельчук И.А. 1995. Русский язык в модели «Смысл ⇔ Текст». Москва–Вена: Школа «Языки русской культуры». 714 с.
- Мельчук И.А. 1999. Опыт теории лингвистических моделей «Смысл ⇔ Текст». Москва: Школа «Языки русской культуры». 346 с.
- Москвицова Н.Г. 2012. Логические системы Лесневского. — Логические исследования. Вып. 18. Москва–Санкт-Петербург: ЦГИ. 320 с.
- Павлинов И.Я. 2006. Классическая и неклассическая систематика: где проходит граница? — Журнал общей биологии, 67 (2): 83–108.
- Павлинов И.Я. 2013а. Таксономическая номенклатура. Книга 1. От Адама до Линнея. — Зоологические исследования, 12. 140 с.
- Павлинов И.Я. 2013б. История биологической систематики: эволюция идей. Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing. 476 с.
- Павлинов И.Я. 2014. Таксономическая номенклатура 2. От Линнея до первых кодексов. — Зоологические исследования, 15. 223 с.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. 2011. Биологическая систематика: Эволюция идей. Москва: КМК. 667 с.
- Падучева Е.В. 2004. Динамические модели в семантике лексики. Москва: Языки славянских культур. 607 с.
- Падучева Е.В. 2010. Семантические исследования. Семантика времени и вида в русском языке. Семантика нарратива. Москва: Языки русской культуры. 480 с.
- Панов Е.Н. 2012. Парадокс непрерывности: языковой Рубикон. О непроходимой пропасти между языком человека и коммуникационными системами животных. Москва: Языки славянских культур. 400 с.
- Толстая С.М. 2010. Семантические категории языка культуры. Очерки по славянской этнолингвистике. Москва: Книжный дом «Либроком». 368 с.
- Толстой Н.И. 1995. Язык и народная культура. Очерки по славянской мифологии и этнолингвистике. Москва: Индрик. 512 с.
- Урманцев Ю.А. 1988. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития. — Тюхтина В.С. (ред.). Система. Симметрия. Гармония. Москва: Мысль. С. 38–124.
- Фрумкина Р.М. 1984. Цвет, смысл, сходство: аспекты психолингвистического анализа. Москва: Наука. 176 с.
- Фрумкина Р.М. 2001. Психолингвистика. Москва: Academia. 318 с.
- Фрумкина Р.М. 2003. Психолингвистика. Москва: Издат. центр «Академия». 320 с.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. Москва: Наука. 271 с.

- Чебанов С.В. 1977. Теория классификаций и методика классифицирования. — Научно-техническая информация. Сер. 2. Информационные процессы и системы. 10: 1–10.
- Чебанов С.В. 1983. Единство теоретизирования о способах упорядочивания. — Шрейдер Ю.А., Шорников Б.С. (ред.). Теория и методология биологических классификаций. Москва: Наука. С. 18–28.
- Чебанов С.В. 1984. Представления о форме в естествознании и основания общей морфологии. — *Orgaanilise vormi teoria. X teoreetilise bioloogia kevadkool*. Tartu: Tartu Riiklik Ülikool. P. 25–40
- Чебанов С.В. 1996. Логические основания лингвистической типологии. — Чебанов С.В. Собрание сочинений. Т. 1. Вильнюс: VLANI. С. 4–66.
- Чебанов С.В. 2004. О стиле организмов. — Прикладная и структурная лингвистика. Вып. 6. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского гос. унив. С. 38–71.
- Чебанов С.В. 2007. В какой мере Линней не занимался классификацией? — Павлинов И.Я. (ред.). Линнеевский сборник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 48). С. 437–454.
- Чебанов С.В., Мартыненко Г.Я. 2008. Из истории типологических представлений. — Прикладная и структурная лингвистика, 6. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского гос. унив. С. 328–390.
- Adanson M. 1763. *Familles des plantes*. Paris: Brion. chez Vincent. 2 vols. 640 p.
- Andersen E. 1978. Lexical universals of body-part terminology. — Greenberg J.H. (ed.). *Universals of human language*. Vol. 3. Word Structure. Stanford: Stanford University Press. P. 335–368.
- Ashby F.G., Maddox W.T. 2005. Human category learning. — *Annual Review of Psychology*, 56: 149–178.
- Atran S. 1983. Covert fragmenta and the origins of the botanical family. — *Man, New Series*, 18 (1): 51–71.
- Atran S. 1987. Origin of the species and genus concepts: An anthropological perspective. — *Journal of the History of Biology*, 20 (2): 195–279.
- Atran S. 1990. Cognitive foundations of natural history: Towards an anthropology of science. Cambridge: Cambridge University Press. 360 p.
- Atran S. 1998. Folk biology and the anthropology of science: Cognitive universals and cultural particulars. — *Behavioral and brain sciences*, 21 (4): 547–569.
- Atran S. 1999. The universal primacy of generic species in folk biological taxonomy: Implications for human biological, cultural, and scientific evolution. — Wilson R.A. (ed.). *Species: New interdisciplinary essays*. Cambridge (MA): MIT Press. P. 231–261.
- Atran S., Medin D.L., Ross N. 2002. Thinking about biology: Modular constraints on categorization and reasoning in the everyday life of Americans, Maya, and scientists. — *Mind and Society*, 6 (3): 31–63.
- Atran S., Medin D., Ross N. 2004. Evolution and devolution of knowledge: A tale of two biologies. — *Journal of the Royal Anthropological Institute (NS)*, 10: 395–420.
- Atran S., Estin P.A., Coley J.D., Medin D.L. 1997. Generic species and basic levels: Essence and appearance in folk biology. — *Journal of Ethnobiology*, 17: 22–45.
- Baron-Cohen S. 1995. *Mindblindness: An essay on autism and theory of mind*. Cambridge (MA): MIT Press. 183 p.
- Baron-Cohen S. 2000. The cognitive neuroscience of autism: evolutionary approaches. — M.S. Gazzaniga (ed.). *The new cognitive neurosciences*. Cambridge (MA): MIT Press. P. 1249–1257.
- Baron-Cohen S., Ring H., Moriarty J. et al. 1994. Recognition of mental state terms. — *British journal of psychiatry*, 165: 640–649.
- Baron-Cohen S., Tager-Flusberg H., Cohen D.J. (eds). 2000. *Understanding other minds: Perspectives from developmental cognitive neuroscience*. New York: Oxford University Press. 530 p.
- Bartlett H.H. 1940. The concept of the genus. Part 1. History of the generic concept in botany. — *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 67 (5): 349–362.
- Begossi A., Clauzet M., Garuana L., Ramires M. 2008. Are biological species and higher-ranking categories real? Fish folk taxonomy on Brazil's Atlantic forest coast and in the

- Amazon. — *Current Anthropology*, 49 (2): 291–306.
- Berlin B. 1973. Folk systematics in relation to biological classification and nomenclature. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 259–271.
- Berlin B. 1976. The concept of rank in ethnobiological classification: Some evidence from Aguaruna folk botany. — *American Ethnologist*, 3 (3): 381–399.
- Berlin B. 1992. *Ethnobiological classification: principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton (NJ): Princeton University Press. 364 p.
- Berlin B., Kay P. 1969. *Basic Color Terms: Their Universality and Evolution*. Berkeley: University of California Press. 178 p.
- Berlin B., Breedlove D.E., Raven P.H. 1973. General principles of classification and nomenclature in folk biology. — *American anthropologist*, 75 (1): 214–242.
- Boster J., D'Andrade R. 1989. Natural and human sources of cross-cultural agreement in ornithological classification. — *American Anthropologist*, 91 (1): 132–142.
- Boster J.S., Johnson J.C. 1989. Form or function: A comparison of expert and novice judgments of similarity among fish. — *American Anthropologist*, 91 (4): 866–889.
- Brothers L. 1990. The social brain. — *Concept of Neuroscience*, 1: 27–51.
- Brothers L., Ring B. 1992. A neuroethological framework for the representation of mind. — *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4: 107–118.
- Brown C.H. 1974. Unique beginners and covert categories in folk biological taxonomies — *American Anthropologist*, 76: 325–327.
- Brown C. 1976. General principles of human anatomical partonomy and speculation on the growth of partonomic nomenclature. — *American Ethnologist*, 3 (3): 400–424.
- Brown C.H. 1977. Folk botanical life-forms: Their universality and growth. — *American Anthropologist*. New Series, 79 (2): 317–342.
- Brown C.H. 1978. General principles of human anatomical partonomy and speculations on the growth of partonomic nomenclature. — *American Ethnologist*, 3 (3): 400–424.
- Brown C.H. 1979. Folk Zoological Life-Forms: Their Universality and Growth. — *American Anthropologist*, 81 (4): 791–817.
- Brown C.H. 1984. *Language and living things, uniformities in folk classification and naming*. New Brunswick (NJ): Rutgers University Press. 306 p.
- Brown C.H. 1986. The growth of ethnobiological nomenclature. — *Current Anthropology*, 27: 1–19.
- Brown C.H. 1987. The folk subgenus: a new ethnobiological rank. — *Journal of Ethnobiology*, 7 (2): 181–192.
- Brown C.H., Witkowski S.R. 1982. Growth and development of folk zoological life-forms in the Mayan language family. — *American Ethnologist*, 18: 97–112.
- Brown C., Kolar J., Torrey B. et al. 1976. Some general principles of biological and non-biological classification. — *American Ethnologist*, (3): 73–85.
- Brown C.H., Anderson E.N., Berlin B. 1986. The growth of ethnobiological nomenclature [and comments and reply]. — *Current Anthropology*, 27 (1): 1–19.
- Brown D.E. 1991. *Human universals*. Philadelphia (PA): Temple University Press. 220 p.
- Bruner J.S., Goodnow J.J., Austin G.A. 1956. *A study of thinking*. New York: Wiley. 350 p.
- Bulmer R.N.H. 1973. General principles of classification and nomenclature in folk biology. — *American anthropologist*, 75: 214–242.
- Bulmer R. 1974. Folk biology in the New Guinea highlands. — *Social Science Information*, 13: 9–28.
- Burton M., Kirk L. 1979. Ethnoclassification of body parts: a three-culture study. — *Anthropological linguistics*, 21: 379–399.
- Casson R.W. 1983. Schemata in cognitive anthropology. — *Annual Review of Anthropology*, 12: 429–462.
- Chambreuil M., Pariente J.-C. 1990. *Langue naturelle et logique: La sémantique intensionnelle de Richard Montague*. Berne etc.: Lang. 312 p.
- Cohen H., Lefebvre C. (eds). 2005. *Handbook of categorization in cognitive science*. Burlington (MA): Elsevier. 1136 p.

- Cole M. 1996. Cultural psychology: A once and future discipline. Cambridge (MA): Belknap Press of Harvard University Press. 400 p.
- Coley J.D., Medin D.L., Atran S. 1997. Does rank have its privilege? Inductive inferences within folkbiological taxonomies. — *Cognition*, 64 (1): 73–112.
- Cosmides L., Tooby J. 2013. Evolutionary psychology: New perspectives on cognition and motivation. — *Annual Review of Psychology*, 64: 201–229.
- Davidoff J., Davies I.R.L., Roberson D. 1999. Is color categorisation universal? New evidence from a stone-age culture. Colour categories in a stone-age tribe. — *Nature*, 398: 203–204.
- Diesendruck G. 2003. Categories for names or names for categories? The interplay between domain-specific conceptual structure and language. — *Language and cognitive processes*, 18 (5/6): 759–787.
- Dwyer P.D. 2005. Ethnoclassification, ethnoecology and the imagination. — *Le Journal de la Société des Océanistes*, 120–121: 11–25.
- Eimas P.D. 1994. Categorization in early infancy and the continuity of development. — *Cognition*, 50: 83–93.
- Elga A. 2007. Isolation and folk physics. — Price H., Corry R. (eds). *Causation, physics, and the constitution of reality: Russell's Republic revisited*. Oxford: Oxford University Press. P. 106–119.
- Ellen R. 1993. The cultural relations of classification: an analysis of Nuauulu animal categories from central Seram. Cambridge: Cambridge University Press. 344 p.
- Ellen R. 2003. Arbitrariness and necessity in ethnobiological classification: notes on some persisting issues. — Sanga G., Ortalli G. (eds). *Nature knowledge: Ethnoscience, cognition and utility*. New York: Berghahn Books. P. 47–56.
- Ellen R. (ed.). 2006. *Ethnobiology and the science of humankind*. Oxford: Blackwell. 176 p.
- Fillmore Ch.J. 1975. An alternative to checklist theories of meaning. — *Proceedings of the First Annual Meeting of the Berkeley Linguistics Society*. Berkeley: Berkeley Linguistics Society. P. 123–131.
- Fillmore Ch.J. 1985. Frames and the semantics of understanding. — *Quaderni di Semantica*, 6 (2): 222–254
- Fillmore Ch.J. 1994. The hard road from verbs to nouns. — Chen M.Y., Tzeng O.J.L., Wang W. S.Y. (eds). *Honor of William S.Y. Wang: Interdisciplinary studies on language and language change*. Taipei: Pyramid Press. P. 105–129.
- Gallistel C.R. 1990. *The Organization of learning*. Cambridge (MA): MIT Press. 648 p.
- Geary D.C. 2005. *The origin of mind: Evolution of brain, cognition, and general intelligence*. Washington (DC): American Psychological Association. 459 p.
- Gelman S.A., Hollander M., Star J., Heyman G.D. 2000. The role of language in the construction of kinds. — Medin D. (ed.). *Psychology of learning and motivation*, 39: 201–263.
- Givón T. 1984. *Syntax: A functional-typological introduction*. Vol. I. Amsterdam: John Benjamins. 464 p.
- Goswami U. 2001. Analogical reasoning in children. — Gentner D., Holyoak K.J., Kokinov B.N. (eds). *The analogical mind: Perspectives from cognitive science*. Cambridge (MA): MIT Press. P. 437–471.
- Greenberg J.H. 1978. *Universals of human language: Word structure*. Stanford (CA): Stanford University Press. 286 p.
- Greene E.L. 1983. Landmarks of botanical history. 2 vols. Edgerton F.N. (eds). Stanford (CA): Stanford University Press. 1139 p.
- Hirschfeld L.A., Gelman S.A. 1994. *Mapping the mind: Domain specificity in cognition and culture*. New York: Cambridge University Press. 516 p.
- Humphrey N.K. 1976. The social function of intellect. — Bateson P., Hinde R.A. (eds). *Growing points in ethology*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 303–321.
- Humphrey N.K. 1984. *Consciousness regained: Chapters in the development of mind*. Oxford: Oxford University Press. 222 p.
- Jackendoff R. 1983. *Semantics and cognition*. Cambridge (MA): MIT Press. 283 p.
- Jackendoff R. 1985. Multiple subcategorization: The case of 'climb'. — *Natural Language and Linguistic Theory*, 3 (3): 271–295.

- Jackendoff R. 1990. *Semantic structures*. Cambridge (MA): MIT Press. 354 p.
- Johnson-Laird P.N. 1983. *Mental models: Towards a cognitive science of language, inference and consciousness*. Cambridge: Cambridge University Press. 513 p.
- Jung J. 1747. *Opuscula botanico-physica... Coburgi: Georgii Ottonis*. 183 p.
- Katz J.J., Fodor J.A. 1964. The structure of semantic theory. — Fodor J.A., Katz J.J. (eds). *The structure of language*. Englewood Cliffs (NJ): Prentice-Hall. P. 479–518.
- Kay P., Maffi L. 1999. Color appearance and the emergence and evolution of basic color lexicons. — *American Anthropologist*, 101 (4): 743–760.
- Koehler O. 1956. Thinking without words. — *Proceedings of the 14th International Congress of Zoology, 1953, Copenhagen*. Copenhagen: Danish Science Publ. P. 75–88.
- Kuhlmeier V.A., Boysen S.T. 2002. Chimpanzees' recognition of the spatial and object similarities between a scale model and its referent. — *Psychological Science*, 13: 60–63.
- Lakoff G. 1973. Hedges: A study in meaning criteria and the logic of fuzzy concepts. — *Journal of Philosophical Logic*, 2 (4): 458–508.
- Leonard H.S., Goodman N. 1940. The calculus of individuals and its uses. — *Journal of Symbolic Logic*, 5 (2): 45–55.
- Lesniewski St. 1916. *Podstawy ogólnej teorii mnogości (dt. Die Grundlagen der allgemeinen Mengenlehre)*. — *Prace Polskiego Kola Naukowego w Moskwie, Sekcja matematyczno-przyrodnicza. N 2 (dt. Arbeiten des Polnischen Wissenschaftskreises in Moskau, Mathematisch-Naturwissenschaftliche. Sektion 2)*. Moscow: Popławski. 44 p.
- Leśniewski St. 1927. *O podstawach Matematyki. Introduction and Chs. I–III*. — *Przegląd Filozoficzny*, 30: 164–206.
- Lesniewski St. 1992. *Collected works. Vol. I*. Warszawa: PWN-Polish Scientific Publishers. 382 p.
- Levinson S.C. 1996. Language and Space. — *Annual Review of Anthropology*, 25: 353–382.
- López A., Atran S., Coley J.D. et al. 1997. The Tree of Life: Universal and cultural features of folkbiological taxonomies and inductions. — *Cognitive Psychology*, 32 (3): 251–295.
- Loreto V., Mukherjee A., Tria F. 2012. On the origin of the hierarchy of color names. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (18): 6819–6824.
- McClure E.F. 1976. Ethnoanatomy in a multilingual community: An analysis of semantic change. — *American Ethnologist*, 3 (3): 525–542.
- Mackintosh N.J., Wilson B., Boakes R.A. 1985. Differences in mechanisms of intelligence among vertebrates. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*, 308B: 53–66.
- Mackintosh N.J. 1986. The biology of intelligence? — *British Journal of Psychology*, 77: 1–18.
- McIntyre J., Zago M., Berthoz A., Lacquaniti F. 2001. Does the brain model Newton's laws? — *Nature Neuroscience*, 4 (7): 693–694.
- Maingueneau D. 1987. *Nouvelles tendances en analyse du discours*. Paris: Hachette. 143 p.
- Malt B.C. 1995. Category coherence in cross-cultural perspective. — *Cognitive Psychology*, 29 (2): 85–148.
- Malt B.C., Sloman S.A., Gennari S. et al. 1999. Knowing versus naming: Similarity and the linguistic categorization of artifacts. — *Journal of Memory and Language*, 40 (2): 230–262.
- Mandler J.M. 1984. *Stories, scripts, and scenes: Aspects of schema theory*. Hillsdale (NJ): Lawrence Erlbaum Associates. 144 p.
- Mandler J.M. 2004. *The foundations of mind: The origins of conceptual thought*. New York: Oxford University Press. 376 p.
- Mayr E. 1988. *Toward a new philosophy of biology*. New York: Cambridge University Press. 564 p.
- Medin D.L., Atran S. 2004. The native mind: Biological categorization and reasoning in development and across cultures. — *Psychological Review*, 111 (4): 960–983.
- Medin D.L., Lynch E.B., Atran S. 1996. The basic level and privilege in relation to goals, theories, and similarity. — Michalski R., Wnek J. (eds). *Proceedings of the Third International Conference on Multistrategy Learning*. Harpers Ferry (WV): Association for

- the Advancement of Artificial Intelligence. P. 68–80.
- Medin D.L., Lynch E.B., Coley J.D., Atran S. 1997. Categorization and reasoning among tree experts: Do all roads lead to Rome? — *Cognitive Psychology*, 32 (1): 49–96.
- Mel'čuk I.A. 1997. Vers une linguistique Sens-Texte. Leçon inaugurale. Paris: Collège de France, Chaire internationale. 78 p.
- Newell A. 1980. Physical symbol systems. — *Cognitive Science*, 4 (2): 135–183.
- Norenzayan A., Heine S.J. 2005. Psychological universals: What are they and how can we know? — *Psychological Bulletin*, 131 (5): 763–784.
- Norenzayan A., Atran S., Faulkner J., Schaller M. 2006. Memory and mystery: The cultural selection of minimally counterintuitive narratives. — *Cognitive Science*, 30 (3): 531–553
- Penn D.C., Holyoak K.J., Povinelli D.J. 2008. Darwin's mistake: Explaining the discontinuity between human and nonhuman minds. — *Behavioral and brain sciences*, 31 (2): 109–178.
- Piaget J. 1952. The origins of intelligence in children. New York: The International Universities Press. 418 p.
- Pinker S. 1994. The language instinct. New York: William Morrow. 494 p.
- Pinker S. 1997. How the mind works. New York: Norton. 660 p.
- Pinker S. 1999. Words and rules. New York: Basic Books. 348 p.
- Pinker S. 2003. The blank slate. The modern denial of human nature. Penguin Books. 528 p.
- Posay D.A. 1984. Hierarchy and utility in a folk biological taxonomic system: patterns in classification of arthropods by the Kayapó Indians of Brazil. — *Journal of Ethnobiology*, 4 (2): 123–139.
- Povinelli D.J. 2000. Folk physics for apes: The chimpanzees theory of how the world works. New York: Oxford University Press. 394 p.
- Povinelli D.J., Bering J.M. 2002. The mentality of apes revisited. — *Current Directions in Psychological Science*, 11 (4): 115–119.
- Povinelli D.J., Preuss T.M. 1995. Theory of mind: evolutionary history of a cognitive specialization. — *Trends in Neuroscience*, 18 (9): 418–424.
- Povinelli D.J., Vonk J. 2003. Chimpanzee minds. — *Trends in cognitive sciences*, 7 (4): 157–160.
- Randall R.A., Hunn E.S. 1984. Do life-forms evolve or do uses for life-forms? Some doubts about Brown's universal hypothesis. — *American Ethnologist*, 11 (2): 329–349.
- Raven P.H., Berlin B., Breedlove D.E. 1971. The origins of taxonomy. — *Science*, 174: 1210–1213.
- Resnick M. 1994. Turtles, termites, and traffic jams: Explorations in massively parallel microworlds. Cambridge (MA): MIT Press. 163 p.
- Rips L.J., Shoben E.J., Smith E.E. 1973. Semantic distance and the verification of semantic relations. — *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 12 (1): 1–20.
- Roberson D., Davidoff J., Davies, I.R.L., Shapiro L.R. 2004. The development of color categories in two languages: A longitudinal study. — *Journal of Experimental Psychology: General*, 133 (4): 554–571.
- Rosch E.H. 1973. Natural categories. — *Cognitive Psychology*, 4 (3): 328–350.
- Rosch E. 1978. Principles of categorization. — Rosch E., Lloyd B.B. (eds). *Cognition and categorization*. Hillsdale (NJ): Lawrence Erlbaum. Pp. 27–48.
- Rosch E.H., Mervis C.B., Gray W.D. et al. 1976. Basic objects in natural categories. — *Cognitive Psychology*, 8 (3): 382–439.
- Rozin P. 2001. Social psychology and science: Some lessons from Solomon Asch. — *Personality and Social Psychology Review*, 5 (1): 2–14.
- Sanga G., Ortalli G. (eds). 2003. Nature knowledge: Ethnoscience, cognition, and utility. Venice: Association with the Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, Berghahn Books. 417 p.
- Segall M.H., Campbell D.T., Herskovits M.J. 1963. Cultural differences in the perception of geometric illusions. — *Science*, 139: 769–771.
- Shepard R.N. 1992. The perceptual organization of colors: An adaptation to regularities of the terrestrial world? — Barkow J.H., Cosmides L., Tooby J. (eds). *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*. New York: Oxford University Press. P. 495–532.

- Shepard R.N. 1994. Perceptual-cognitive universals as reflections of the world. — *Psychonomic Bulletin & Review*, 1: 2–28.
- Shweder R., Bourne E. 1984. Does the concept of person vary cross culturally? — Shweder R., LeVine R. (eds). *Culture theory: Essays on mind, self and emotion*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 158–199.
- Silva F.J., Page D.M., Silva K.M. 2005. Methodological-conceptual problems in the study of chimpanzees' folk physics: how studies with adult humans can help. — *Animal Learning & Behavior*, 33 (1): 47–58.
- Simon H.A. 1962. The architecture of complexity. — *Proceedings of the American Philosophical Society*, 106 (6): 467–482.
- Simon H.A. 1972. Complexity and the representation of patterned sequences of symbols. — *Psychological Review*, 79: 369–382.
- Simon H.A. 1990. Invariants of human behavior. — *Annual Review of Psychology*, 41: 1–19.
- Spelke E.S. 1990. Principles of object perception. — *Cognitive science*, 14 (1): 29–56.
- Stegmüller W. 1987. *Hauptströmungen der Gegenwartsphilosophie: Eine kritische Einführung*. Bd. 2, 8 Aufl. Stuttgart: Alfred Kröner. 708 S.
- Stich S.P. 1990. *The fragmentation of reason: Preface to a pragmatic theory of cognitive evaluation*. Cambridge (MA): MIT Press. 181 p.
- Stross B.M. 1973. Acquisition of botanical terminology by Tzeltal children. — Edmonson M.S. (ed.). *Meaning in Mayan Languages*. Hague: Mouton and Co. P. 107–141.
- Trumper J.B. 2003. The pertinent linguistic mechanisms whereby nature is “named”: which is the pertinent level at which naming processes begin? A discussion of plant and seed, pip and stone. — Sanga G., Ortalli G. (eds). *Nature knowledge: Ethnoscience, cognition, and utility*. New York: Berghahn Books. P. 201–220.
- Tversky B., Hemenway K. 1984. Objects, parts, and categories. — *Journal of Experimental Psychology: General*, 113 (2): 169–193.
- Tversky B. 2003. Structures of mental spaces. How people think about space. — *Environment and Behavior* January, 35 (1): 66–80.
- Tyler S.A. 1969. Introduction. — Tyler S.A. (ed.). *Cognitive anthropology*. New York: Holt, Reinhart and Winston. P. 1–23.
- Valentine J.W., May C.L. 1996. Hierarchies in biology and paleontology. — *Palaeobiology*, 22 (1): 23–33.
- Varela F.J., Thompson E., Rosch E. 1991. *The embodied mind: Cognitive science and human experience*. Cambridge (MA): MIT Press. 308 p.
- Verschueren J., Bertucelli-Papi M. (eds). 1987. *The pragmatics perspectives*. Amsterdam: J. Benjamins. 730 p.
- Waxman S.R. 1990. Linguistic biases and the establishment of conceptual hierarchies: evidence from preschool children. — *Cognitive Development*, 5 (2): 123–150.
- Wierzbicka A. 1984. Apples are not a “kind of fruit”: The semantics of human categorization. — *American Ethnologist*, 11 (2): 313–328.
- Wierzbicka A. 1996. *Semantics: Primes and universals*. Oxford: Oxford University Press. 512 p.
- Wilson B.J., Mackintosh N.J., Boakes R.A. 1985a. Matching and oddity learning in the pigeon: Transfer effects and the absence of relational learning. — *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37B: 295–311.
- Wilson B.J., Mackintosh N.J., Boakes R.A. 1985b. Transfer of relational rules in matching and oddity learning by pigeons and corvids. — *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 37B: 313–332.
- Wittgenstein L. 1969. *On certainty*. Oxford: Blackwell. 144 pp.
- Woogor J.H. 1937. *The axiomatic method in biology*. Cambridge: Cambridge University Press. 174 p.
- Woogor J.H. 1945. On biological transformations. — Le Gros Clark W.E., Medawar P.B. (eds). *Essays on growth and form*, presented to D'Arcy Wentworth Thompson. Oxford: Oxford University Press. P. 94–120.
- Woogor J.H. 1952. *Biology and language. An introduction to the methodology of the biological sciences including medicine*. Cambridge: Cambridge University Press. 364 p.
- Zent E.L., Zent S.R. 1999. Is the Frailejón a life form or an unaffiliated generic?: Examining the rank of an endemic Paramo plant. — *Journal of Ethnobiology*, 19 (2): 143–176.

ЗНАЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДЛЯ ТИПОЛОГИЧЕСКОГО ПОВОРОТА XX ВЕКА

С.В. Чебанов

*Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра математической лингвистики; s.chebanov@gmail.com; s.chebanov@spbu.ru*

Вероучитель гонит пред собой
Лишь стадо изнасилованных правдой:
Насилье истиной
Гнуснее всех убийств:
Кто хочет бунта — сей противоречья,
Кто хочет дать свободу — соблазней,
Будь поджигателем,
Будь ядом, будь трихиной,
Будь оводом, безумящим стада...

М.А. Волошин. Путями Каина.

На протяжении XX в. произошёл поворот (с точкой перегиба в 1970–1980-е гг.) в развитии индустриальной цивилизации евро-североамериканского типа с инвариантного подхода к действительности, господствовавшего во второй половине XIX в. и первые три четверти XX в. в науке, технике и организации различных сторон жизни людей (образовании, сельском хозяйстве, лечебной деятельности, дизайне, средствах массовой информации, системе ценностей и т. д.), на типологический подход, ориентированный на признание существования организованного многообразия как фундаментального свойства мира, которое должно быть отражено во всех сферах человеческой деятельности.

Заметный вклад в этот поворот внесла биология, выступавшая в инвариантно ориентированной культуре в качестве «культурного заповедника». Существующая в ней систематика является областью деятельности с очень высокой степенью идиографичности (претендует при этом на статус науки, а не отрасли прикладного знания наподобие бухгалтерского или кадастрового учёта, таможенных и товароведческих перечней и т. п.), значительным перевесом качественного, а не количественного характера представления данных, минимальным числом номотетических обобщений, неразрывностью содержания знания и его истории, сохранением значения цехового обучения и усвоением образцов профессионального поведения (включая и не-

которые стороны повседневной жизни, такие как отношения с пространством и временем).

Сыграв заметную роль в типологическом повороте, биология ныне изменяет характер выделенности своего положения в ряду типологических (систематических, классифицирующих, таксономических) дисциплин ввиду как номотетизации биологии, так и возрастания роли типологического мышления во всех других предметных областях и в особенности в технике, глобальной торговле и космологии.

SIGNIFICANCE OF BIOLOGICAL DIVERSITY FOR TYPOLOGICAL TURN OF THE 20th CENTURY

Sergey Chebanov

*Department of Mathematical Linguistics, Saint-Petersburg State University;
s.chebanov@gmail.com; s.chebanov@spbu.ru*

Throughout the 20th century, there was a turn (with an inflection point at the 1970s–1980s) in the development of industrial civilization of the Euro-North-American type from an invariant approach to reality, which was dominating from the second half of the 19th century to the first three quarters of the 20th century in science, technology, and the organization of various aspects of human life (education, agriculture, medical activity, design, mass media, value systems, etc.), to a typological approach focused on the recognition of the existence of organized diversity as a fundamental property of the world which has to be reflected in all spheres of human activity.

A noticeable contribution to this turn was made by biology, which acted in the invariant-focused culture as a “cultural reserve”. Systematics functioning in it represents a sphere of activity with a very high degree of idiographicity (aspiring at the same time towards the status of science, as opposed to the branches of applied knowledge like accounting or cadastral registration, customs and merchandising lists, etc.), a considerable preponderance of qualitative over quantitative character of representation of the data, a minimum number of nomothetical generalizations, continuity of contents of the knowledge from its history, the preservation of the value of corporative training, and assimilation of examples of professional behavior (including some aspects of everyday life such as the relationship with space and time).

Having played a noticeable role in this typological turn, biology is nowadays changing its position in marking the situation among typological (systematic, classifying, taxonomical) disciplines due to both nomothetization of biology and increase of typological thinking in all other subject domains, particularly in technology, global trade, and cosmology.

1. Типологический поворот и его отношение к типологии

1.1. Типология, типологический подход, типологическое отношение к действительности

Прежде, чем обратиться к рассмотрению сути типологического поворота, необходимо уточнить и разъяснить предмет обсуждения.

В истории европейской мысли есть несколько пар противостояния разных направлений мысли, которые по сути являются однотипными.

Во-первых, это античное противостояние платонизма и аристотелианства как направлений мысли, ориентированных, соответственно, либо на постижение мира относительно немногочисленных идей, чьими тенями являются бесчисленные их воплощения в материальном мире, которые (в силу того, что это тени) не заслуживают пристального внимания, либо на прицельное изучение многообразия воплощений умопостигаемых форм. Это противостояние имеет принципиальное значение в обсуждаемом контексте, потому что оно определило актуальное на протяжении многих последовавших столетий обсуждение того, как единое порождает многообразие (особенно подробно разработанное неоплатониками).

Во-вторых, это средневековое противопоставление реализма и номинализма, первый из которых признаёт реальность общих понятий, а второй принимает реальность только конкретных воплощений.

В-третьих, таково же и противостояние рационализма и эмпиризма в поздней схоластике.

В-четвёртых, так же соотносятся предписывающее математическое естествознание (основанное — с тем, чтобы сделать его аподиктическим и не зависящим

от ассерторичности наблюдаемого, — на доводах разума), эталоном которого являются труды Галилея, и описательное естествознание XVII–XIX вв., ориентированное на фиксацию деталей наблюдений, прежде всего качественных. В этом контексте принципиально то, что описательное естествознание не предшествует пре-скриптивно-математическому как эталону науки картезианско-галилеевского типа, а является альтернативой ему.

В-пятых, это противопоставление номотетики и идеографии у В. Виндельбанда и Г. Риккерта.

Наконец, в-шестых, это обсуждаемое далее противостояние инвариантного и типологического подхода к действительности (см. раздел 2).

Во всех этих парах первый член связан с универсальным началом, которое может быть предметом умопостижения, рациональностью, закономерностью, а второй предполагает наличие в мире непредсказуемого и необозримого многообразия, которое может быть только предметом эмпирического исследования, созерцания, коллекционирования (ср. демонстрацию постмодернистами того, что в результате попыток исчисления полного универсума объектов некоторого класса удаётся построить только более или менее полную их коллекцию) и описания. Для части этих пар может быть прослежена ясная историческая преемственность, отношения других являются более сложными, однако во всех парах представлено противопоставление универсальности принципов и неповторимости реализации. Тенденция, связанная с первым членом пары, будет далее обозначаться как инвариантная, со вторым членом — как типологическая (в самом широком понимании). На их противопоставленность и опирается дальнейшее обсуждение.

Только после признания полиморфизма как фундаментального свойства сущего становится возможным выявление какой-то его организованности, номотетичности, первым шагом к чему является типология, явно представленная уже у Аристотеля (в представлении о родовидовых отношениях, выделении форм правления, систематизации знания, растений и животных и многом другом).

Следует также подчеркнуть, что целью настоящей работы является не рассмотрение истории, а попытка осознать сложившееся текущее положение дел с тем, чтобы получить отправные точки для оценки имеющейся ситуации и выбора наиболее подходящих для неё стратегий деятельности в самых разных областях — исследовательской, педагогической, производственной и т. д. Подобная оценка может быть критерием как для вынесения заключений о качестве каждой отдельно взятой ныне планируемой, осуществляемой и осуществлённой работы, так и их совокупности, суммарно достигнутых результатов, для прогнозирования и/или целенаправленного планирования развития той или иной области деятельности.

1.2. Типологический поворот

Потребовавший стандартизации всех областей практики промышленный бум рубежа XIX–XX вв., бурное развитие физики в начале XX в., обеспечившее развитие энергетики и военной техники, необходимость международного научно-технического и коммерческого сотрудничества предопределили резкое ценностное доминирование *номотетического* знания, которое и стало эталонным для неопозитивизма. В итоге можно говорить об абсолютном доминировании *инвариантного подхода*, ориентированного на работу с количественными инварианта-

ми — параметрами (характеризующими отдельные экземпляры и их группы) и константами (имеющими универсальный характер), который определил лицо евро-североамериканской цивилизации XX в.¹

Однако глобальные проблемы и кризисы второй половины XX в., так же как и достижения науки и техники, позволяют говорить о складывании к последней четверти XX в. в качестве антипода инвариантному подходу *подхода типологического*, который нацелен на работу с *многообразием* и на который возлагаются большие надежды в разрешении насущных проблем человечества.

При этом если смена парадигм в отдельных отраслях науки, искусства, общественной мысли сопряжена с появлением манифестов, программных заявлений, концептуальных образцов и т. д., по поводу которых возникает общественно значимая профессиональная, а иногда и общекультурная дискуссия, то ситуация с переориентацией цивилизации с инвариантного на типологический подход иная. Парадигматические дискуссии возникали внутри каждой из далее указанных областей, в результате чего происходит общий *типологический разворот цивилизации*, который не зафиксирован ни в каких программных документах, манифестах, декларациях, а лишь иногда фиксируется некоторыми наблюдателями.

1.3. Вехи типологического поворота

С учётом сказанного на пути становления типологического подхода² можно отметить следующие важнейшие вехи³.

— Формулирование в начале XX в. типологического метода М. Вебером, которому свойственна неизбежная редуктивность (необходимость обобщать индивидуальные характеристики отдельных экземпляров до идеальных типов), но от-

сутствует редукционизм (сведение всего многообразия экземпляров к минимальному — часто единственному — числу моделей организации).

— Становление к концу XIX в. вероятно-статистической картины мира и осознание даже её ограниченности при описании биологического (в частности, генетического) многообразия.

— Осознание (В.И. Вернадский) полиморфизма как фундаментального свойства материи (фактически у Вернадского речь идёт только о полиморфизме веществ).

— Формулирование представления о множественности способов обоснования представлений о мире,

в том числе:

– – формулирование представлений об эстетических критериях реальности,

– – постановка вопроса о нравственных критериях реальности,

– – различение истины и пользы и формулирование их критериев.

— Осознание с начала XX в. различия миров, свойственных разным психологическим типам людей (в понимании К. Юнга).

— Установление неединственности видов рациональности, множественности логик, эпистемологий, критериев истинности, множественности модусов существования — всего того, что составляет суть неклассической, постнеклассической науки В.С. Стёпина или постнауки Г. Стента.

— Типология соматической конституции человека⁴, являющаяся примечательной иллюстрацией того, насколько трудно обоснованно эксплицировать типологические различия, бросающиеся в глаза носителю обыденного сознания.

— Формулирование идеи слоистой онтологии Н. Гартмана.

— Формулирование С. Крипке концепции семантически (а не количественно) инвариантных возможных миров.

— Формулирование представления о работе не с отдельными онтологиями, а с пучками онтологий, включая мягкое моделирование в понимании В.И. Арнольда.

— Провал в 1930-е гг. позитивистской программы создания языка науки.

— Формулирование приблизительно в это же время гипотезы лингвистической относительности Сепира—Уорфа и формирование представлений о языковой картине мира, развитой в конце XX в. в когнитивной лингвистике.

— Осознание изменчивости как фундаментального свойства живого (по сути есть уже у Ч. Дарвина, хотя заслонено рассмотрением вопроса о судьбе изменчивости во времени).

— Становление этнокультурной антропологии (К. Леви-Стросс).

— Осознание самооценности культурного многообразия.

— Представление об угрозе глобального экологического кризиса и осознание ценности биоразнообразия,

в частности

– – формирование в общественном мнении ощущения опасности биоразнообразию со стороны генетически модифицированных организмов (Берлинский манифест «О зонах, свободных от ГМО регионах и биоразнообразии в Европе», 2006).

— Осознание уникальности жизни (биологической, культурной) и необходимости её охраны (охраны природы и культуры — Конвенция об охране всемирного культурного и природного наследия. ЮНЕСКО, 1972),

в частности

– – негативный опыт нацизма и осознание ценности разных этносов на фоне

актуализации национального самосознания;

— открытие феномена культурного ландшафта (В.Л. Каганский) и осознание его ценности.

— Осознание необходимости жить в мире более разнообразном и более тесно взаимосвязанном, чем это традиционно считалось,

в частности

— развал системы колониализма и появление большого числа новых государств,

— преодоление европоцентризма и перемещение центра мировой истории в Азиатско-Тихоокеанский регион, предвиденные еще в конце второго десятилетия XX в. О. Шпенглером,

— становление гуманистической типологии и формирование представления об особых людях и, в частности, особых детях (а не об инвалидах), связанное с переориентацией с медицинской на социальную модель понимания инвалидности.

— Формирование представления о географически оптимальных этнокультурных типах хозяйства (Г.С. Лебедев).

— Трактовка Тартуско-Московской школой семиотики культуры Ю.М. Лотмана в 1960–1970-е гг. культуры как перевода непереводаемого, что требует многоязычия как условия существования культуры.

— Формулирование в середине XX в. представления о языке респондента и типология респондентов массовых коммуникаций.

— Формулирование концепции семантического инварианта Р. Якобсоном, сохраняющегося при вариациях фигур, воплощающих форму.

— Производство десятков миллионов видов промышленной продукции, которые слагают закономерные комплексы в форме техноценозов (Б.И. Кудрин).

— Методологический анархизм П. Фейерабенда, призывающий каждого исследователя, конструктора, педагога и т. д. самостоятельно и индивидуализированно избирать форму реализации эпистемологического плюрализма, наиболее подходящего для конкретной ситуации.

— Выявление в областях высокономететического знания непредсказуемых эмерджентных эффектов, описываемых идиографическими средствами (теория катастроф, неравновесная термодинамика).

— Формирование персонализированной медицины.

— Развитие компьютерной техники, позволяющей работать с большими массивами данных.

— Формирование теории классификации (классиологии), отличной от логики⁵.

— Обнаружение почти универсальной распространённости *H*-распределений с неопределёнными центральными моментами (Б.И. Кудрин).

— Создание образцов универсального упорядочивания полных многообразий объектов некоторого класса, служащих примером для подражания в нескольких дисциплинах (таблица химических элементов Д.И. Менделеева, группы симметрии кристаллов Е.С. Федорова, треугольник гласных Л.В. Щербы и т. д.; см. далее о рефренах).

— Развитие формальных методов классифицирования (иерархической кластеризации, ординатных методов, метода рангово-энтропийного кодирования $RNA(T)$ и алфавитного упорядочения составов любой природы Т.Г. Петрова, и т. д.).

— Формулирование Г.П. Щедровицким представления о популятивном объекте (по сути эксплицирующем представлении о полиморфизме Ч. Дарвина).

Кумулятивный эффект действия перечисленных и неупомянутых представлений и событий и определил тот поворот в культуре, который привёл к становлению *типологического подхода* как к отдельным сферам действительности, так и к миру в целом как характерной черте последних десятилетий, итогом чего является типологический разворот культуры.

Представляется, что «точкой перегиба» обсуждаемого здесь поворота были 1970–1980-е гг., когда типологическое мышление стало достоянием не только академической мысли, но и влиятельных социальных практик, таких как развитие гибких автоматизированных производств, развал системы колониализма, сопровождавшееся появлением множества новых государств, набравшее за 1970-е гг. силу движение неприсоединения, заложившее основу складывания многополярного мира, становление зелёного движения (ср.: 1970 г. — Европейский год охраны природы, 1972 г. — конференция ООН по проблемам окружающей среды в Стокгольме; деятельность «Римского клуба» и т. д.).

2. Типологический подход

2.1. Суть типологического подхода

Суть типологического подхода можно сформулировать в виде следующих основных положений:

— *Разнообразие* (в том числе, разнообразие живых организмов — микроорганизмов, грибов, растений, животных, людей) является *фундаментальным свойством* мира, изучаемым особой дисциплиной — *диатропикой*. Если какой-то объект предстает как лишенный разнообразия, требуется поиск специальных причин, которые определяют такое положение дел.

— Разнообразию предстаёт в двух основных формах: *полиморфизма*, выраженного в нетождественности разных экземпляров (что изучается *таксономией*, оперирующей с *разделительными* категориями), и *гетерогенности* — неоднородности одной особи (изучаемой *мерономией*, работающей с *собирательными* категориями).

— Изучение *полиморфизма* является исследованием прежде всего *умозрительным*, поскольку только конкретный экземпляр может быть объектом эмпирического исследования⁶. *Гетерогенность* может изучаться и эмпирически (рассматривая конкретный экземпляр или содержимое разборного ящика) и умозрительно (строая обобщённые образы классов объектов и вычлняя в них разнородные детали)⁷.

— Основным отношением в типологии является отношение *тип-вариант*, задаваемое *семантическим инвариантом* Р. Якобсона, на основании которого происходит отождествление конкретных конструкций, реализующих данный тип организации, — вариантов данного типа.

— Полиморфизм возникает как *множество вариантов* существования одного гетерогенного образования (ср. идею Ю.А. Шрейдера о том, что внутренняя система реализуется в некотором наборе вариантов, относящихся к внешней системе).

— Если осмысленно рассмотрение исторического аспекта *разнообразия*, то исторический процесс есть *процесс смены разнообразий* (транзитивный полиморфизм), а не порождение разнообразия из единообразия (особым случаем является только порождение многообразия из точки сингулярности).

— Разнообразию, будучи ограниченным какими-либо внешними воздействиями, имеет тенденцию к *самовосстанов-*

лению (хотя, возможно, и в других формах того же универсума, а не в точности тех, которые были свойственны предыдущему состоянию; об устойчивом распределении неустойчивых частот и теореме Гнеденко–Дёблина, см. далее).

— Разнообразие определённым образом организовано, номотетично, а не беспорядочно (ср. ниже о рефрене).

— Единицы разной природы различаются степенями полиморфизма и гетерогенности (у физических объектов она наименьшая, у биологических — больше, а у психических — ещё больше и т. д.). Однако охарактеризовать эти степени количественно затруднительно (см. далее).

Формирование типологического подхода привело к складыванию череды принципиально новых представлений о действительности, в частности:

— Разнообразие обладает самостоятельной ценностью (когнитивной — как источник эвристик, деятельностной — как особый ресурс, эстетической — как источник вдохновения, и т. д.).

— То обстоятельство, что *разнообразие является самостоятельным ресурсом*⁸, позволяет надеяться на развитие типологического подхода, даже несмотря на необходимость больших (но значительно меньших, чем при реализации индивидуального подхода) затрат на его осуществление, чем в случае инвариантного.

2.2. Гетерогенность и ценозологичность

Одной из составляющих типологического поворота является формирование представления о том, что большинство объектов (и, в частности, большинство объектов, которым присущ полиморфизм) существует не в изолированном состоянии, а в виде тех или иных совокупностей эмпирически данных экземпляров.

Эта идея формулировалась многократно и применительно к разным предметным областям.

С одной стороны, это тривиально, т. к. для того, чтобы имел место полиморфизм хотя бы в минимальном виде, необходимо наличие по крайней мере двух экземпляров. Это свойственно физическим (ферми-ансамбли и бозе-конденсаты элементарных частиц, кристаллические решётки и молекулярные плёнки, планетные системы и галактики и т. д.), биологическим (популяции, синузии, биоценозы, биосфера), социальным (пары, малые группы, семьи, коллективы, организации, классы и т. д.), информационно-семиотическим (предложения, тексты, архитектурные ансамбли и т. д.), техническим (оборудование цеха, завода и т. д.) и прочим объектам.

С другой стороны, представление о популятивном объекте таково, что он вообще не мыслим, если нет некоторого отличного от единицы числа разных экземпляров, причём эту идею можно отнести по крайней мере с Ч. Дарвиным⁹.

Помимо того, что существует предметное рассмотрение таких совокупностей¹⁰, три области знания дали понятийный аппарат рассмотрения, описания и изучения таких образований (совокупностей), который переносится далеко за пределы конкретной дисциплины и претендуют на универсальность. Этими областями являются социология, биология и лингвистика, в которых такие совокупности обозначаются как (со)общества, биоценозы и тексты.

Появление указанных представлений связывается с зарождением социологии (О. Конт, 1838), возникновением экологии (Э. Геккель, 1866, К.А. Мёбиус, 1877) и формулированием базиса структурной лингвистики (Ф. де Соссюр, 1916)¹¹.

Какое-то время категориальный аппарат этих дисциплин практически в равной мере использовался при описании всех подобных совокупностей (сообщество единомышленников, молекул, моллюсков, слов, журналов...; биоценоз, город, спектакль, карнавал, ритуал ... как текст; текст, завод, кристалл, коллектив ... как (био) ценоз и т. д.). Введение Б.И. Кудриным представления о техноценозах и техноценологии, а затем и об общей ценологии (ценозологии) привело к тому, что техника (технетика) стала четвёртой областью-источником междисциплинарных представлений о совокупностях. Позже Б.И. Кудрин представление о биоценозах и техноценозах распространил на сообщества любой природы так, что обозначение «ценоз» стало безусловно лидирующим по сравнению с «сообществом» и «текстом», сохраняя указание на своё происхождение из биологии.¹²

2.3. Разнообразие как универсальное свойство сущего

Привлечение представлений типологического подхода, использование инструментов ценозологии делает очевидными следующие ключевые положения.

— Фундаментальным свойством минеральных, биологических, человеческих и иных индивидов, их малых и больших совокупностей, культур и обществ, ценозов в целом является многоаспектное разнообразие. Отсутствие или узкий спектр разнообразия является указанием на неадекватность выбранного способа рассмотрения или (в случае их адекватности) на пребывание этих совокупностей индивидов в принципиально неравновесном состоянии — в процессе быстрых изменений, критического неблагоприятия данного ценоза (организмов, культур, текстов, ценозов иной при-

роды), жёстком ограничении каких-то ресурсов и т. д.

— Каждый вид объектов, их частей (меронов) и ценозов может существовать только при наличии других объектов, меронов, ценозов, так что главной проблемой существования объектов, меронов и ценозов является проблема оптимального уровня их совместимости, характеризующегося такой степенью толерантности, которая не оборачивается эклектикой, уничтожающей идентичность этих объектов, меронов и ценозов, но и не приводящим к ксенофобской самоизоляции, оборачивающейся застоём, дегенерацией и гибелью.

— Разнообразие компонентов ценозов обладает специфическими как качественными (наличие рефреноподобных структур), так и количественными (описываются ципфоподобными распределениями) особенностями. При этом ценозы различаются не столько набором тех или иных членов рефренов компонентов, сколько их частотой — члены рефрена, частые для одного ценоза (одного биоценоза, одной культуры, одного предприятия, одного текста), будут редкими для другого и наоборот.

— Разные члены рефрена (биоценозов, культур, субкультур, этносоциокультурных групп, способов осуществления одной культурной функции, текстов и т. д.) обладают сопоставимой функциональной значимостью и одинаковой качественной ценностью, что делает их объектом потенциальной охраны. При этом принято считать, что тождественные индивидуальные физико-химические объекты, лишённые наследственности (генома), могут возникать повторно неограниченное число раз (ср. закон постоянства состава в химии, неразличимость элементарных частиц, возникших в результате разных процес-

сов, и т. д.) и не требуют охраны. Однако их ансамбли и конструкции из них (например, молекулы ДНК) уже обладают уникальной историей и поэтому могут быть предметом охраны.

— Насильственное сокращение спектра разнообразия объектов некоторого класса (но не ниже критического уровня, за которым следует уничтожение всего универсума объектов определённого типа) оборачивается регенерацией этого спектра при ослаблении действующего фактора, однако широта и характер спектра регенерированного разнообразия при этом непредсказуемы.

— Временная («историческая») динамика многообразия есть процесс смены многообразий, которому свойствен транзитивный полиморфизм; этим она отличается от процессов диверсификации или унификации, которые могут доминировать лишь на отдельных этапах истории, например, вблизи точки сингулярности, бифуркации.

2.4. Пути изучения разнообразия

Принятие разнообразия как универсального фундаментального свойства сущего ставит вопрос о том, как далее обращаться с этим многообразием.

Так, во-первых, можно просто созерцать это многообразие, стремясь зафиксировать его в описаниях и обеспечить представленность в коллекциях того или иного типа.

Во-вторых, можно углубиться в детали этого многообразия и тогда перейти к подробному изучению отдельных экземпляров, событий, случаев. Революция в информационных технологиях 1990-х гг., связанная с переходом от тезаурусных к фреймовым представлениям данных, появление персональных компьютеров, Интернета и распределённых способов обра-

ботки данных, с одной стороны, создали для этого технические предпосылки, а с другой — позволили заниматься внешне respectable деятельностью без какой-либо содержательной концептуализации накапливаемых данных.

Этот путь создаёт предпосылки для развития индивидуального подхода к изучению вариабельности объектов того или иного класса. Однако собственно индивидуальный подход безмерно дорог в своей реализации — он предполагает создание особого категориального представления для каждого индивида. Так, например, у какого-то человека может быть ощущение от сочетания запахов шафрана и корицы со звуками морского прибоя как наиболее приятного для него, а для другого таким сочетанием будет вкус семян чесночницы (*Alliaria petiolata*) с куявским полонезом. Тогда для этих двух индивидов это будут точки отсчёта состояния наибольшего наслаждения, которые можно использовать в качестве реперов при оценке интенсивности всех остальных их состояний. В таком случае для описания каждого функционального состояния каждого индивида надо найти подобное уникальное сочетание обстоятельств, характеризующее каждую из необходимых для исследования реперных точек. Сравнение же разных индивидов будет при этом осуществляться не за счёт соположения значений характеризующих их универсальных параметров, а по приближению к индивидуальным реперным точкам, которые рассматриваются как эквивалентные.

Ввиду дороговизны подобной работы более практичным оказывается полуиндивидуальный подход, методология которого разработана Е.Э. Смирновой: в нём типологические характеристики используются для описания индивидуальных характеристик конкретного лица. Такой

способ работы является самым обычным для многих исследований, однако в подавляющем большинстве из них не осознаётся, что речь идёт не об изучении уникального объекта, а о его замещении универсальной конструкцией, характеризующейся только особым (возможно и уникальным) набором значений универсальных параметров.

Реализация первых двух подходов может осуществляться в рамках тех или иных концепций представления о разнообразии, таких как вариология в лингвистике (К.Я. Авербух) или диатропика в биологии (Ю.В. Чайковский).

В-третьих, можно пойти по пути номотетизации идеографического знания — выявления закономерностей организации многообразий. Проблема эта в высшей степени сложна, ещё не в полной мере осознана, а число полученных результатов в этой области очень невелико. Однако именно он представляется наиболее перспективным, так как позволяет сохранить основные ценности и достижения европейской культуры, но реализовать их несколько нетрадиционным образом. Типология как экспликация немонотонности многообразия является первым шагом на этом пути и выступает поэтому в качестве простейшего варианта номотетизации. При этом оказывается, что концептуально и организационно самым сложным является принятие самого факта наличия разнообразия сущего, что выступает как необходимое, хотя и недостаточное, условие появления какого бы то ни было зачатка типологии.

Так или иначе, все эти три линии изучения многообразия существуют в настоящее время. Очевидно, что выделенные способы оперирования с многообразием не исключают друг друга, а могут так или иначе взаимодействовать.

2.5. Итоги номотетизации идиографии: рефрен как основное обобщение типологии

На пути номотетизации идиографии *основным номотетическим обобщением типологии*, пожалуй, можно считать представление о *рефрене* или *повторяющемся полиморфическом множестве* (введённое С.В. Мейеном на биологическом материале). Рефрен относится к той или иной черте организации, которая имеет несколько вариантов реализации — *модусов* рефрена. В случае рефренов отношение мерон—модус является конкретизацией ключевого для типологии отношения тип—вариант.

Эмпирически обнаруживаются следующие закономерности.

1) Один и тот же набор модусов рефрена описывает разные аспекты разнообразия — таксономического, временного, географического, индивидуального и т. д.

2) Между некоторыми модусами есть переходы, которые могут по-разному интерпретироваться — как изменения в историческом или индивидуальном времени, переход от характерного варианта к редкому, переход от одного экземпляра серийного образования к другому, от представителя из центра ареала к представителю с периферии и т. д.

3) Если есть подобный прямой переход, то есть и обратный. Если же таковой отсутствует, то это требует особого объяснения.

4) Частоты разных модусов рефрена резко неравночисленны и статистически неустойчивы.

5) Модус рефрена может быть *развёрнут* в рефрен большей степени детализации, а рефрен *свёрнут* в модус обобщённого рефрена (т. е. рефрен автомоделен).

Модусы рефрена являются разными *фигурами* реализации одной *формы* — ме-

рона, причём эти фигуры являются метаморфозами (в понимании И. Гёте) данного мерона (например, органа), в то время как, следуя Гёте, изучение фигур, фрагментов составляет предмет анатомии, а форм, меронов — морфологии. При этом в ходе изучения рефренов интересно не только преобразование прототипической фигуры в метаморфическую (например, стебля типа стебля томата в клубень картофеля), но и преобразования разных метаморфических фигур друг в друга (клубня в корневище, корневища в стolon). Кроме того, в связи с рассмотрением рефренов встаёт вопрос о численности разных модусов рефрена (фигур формы).

После того как С.В. Мейеном представление о рефрене было введено на биологическом материале, стало понятно, что подобные построения существуют и в других областях знания. Таковы группы симметрии кристаллов Е.С. Фёдорова, таблица Д.И. Менделеева, трапеция гласных Л.В. Щербы, периодические таблицы элементов костюма Т.В. Козловой, типы литых четырёхсторонних складней старообрядцев Выга Э.П. Винокуровой и т. д. Аналогичные результаты получены и на географическом материале В. Бунге. Универсальным является рефрен размеров объектов любой природы, описанный С.И. Сухоносом и Л.Л. Численко, — отношение логарифмов размеров соседних размерных классов объектов есть величина постоянная, равная 0.5.

При этом распределения частот модусов одного рефрена в разных ценозах описывается распределениями с неопределёнными центральными моментами: Цифа–Мандельброта–Лотки–Парето. Эти распределения характеризуются устойчивостью интегрального распределения (для них выполняется предельная теорема Гнеденко–Дёблина), но частота

каждой величины непредсказуема¹³. Такие распределения (как было показано Ю.А. Шрейдером) не имеют характеристических совокупностей. Поэтому для получения значимых результатов необходимо изучение генеральной совокупности целиком (например, при изучении изменчивости листьев деревьев значимые результаты были получены Н.П. Кренке при выборках в миллионы экземпляров).

В итоге можно утверждать, что рефренность является важнейшим универсальным принципом организации мира. При этом выявление рефренности крайне примечательно в двух неотделимых друг от друга, но вместе с тем и противоположных по интенциям аспектах.

С одной стороны, идиографические многообразия оказываются каким-то образом номотетически организованными, т. е. обнаруживается, что они подлежат не только описанию как наборы феноменов, но и могут быть упорядочены и объяснены на основании каких-то закономерностей. С другой стороны, рефренность как способ закономерного представления многообразия резко сокращает то, что относится к сфере непредсказуемого варьирования, составляя проявление уникальной индивидуальности объектов. На фоне достижений физико-химической биологии (в самых разных её разделах от биофизики до биологии развития), реализующей принципы аналитической биологии А.Г. Гурвича, выявление уникальности становится всё более сложным. Поэтому для того, чтобы усмотреть и зафиксировать эту уникальность, которая именно и требует идиографического мышления, нужны всё новые и всё более изощрённые средства. Разработка последних и является ключом к постижению многообразия (см. выше об индивидуальном подходе).

Именно поэтому, с другой стороны, ныне перед биологической систематикой (а в некотором смысле перед сравнительной морфологией) остро стоит вопрос о том, какие из традиций работы могут и должны быть сохранены (в частности, для того, чтобы обеспечить сохранение ценности ранее накопленного знания и организации преемственности имеющегося и вновь формирующегося — на принципиально иной технической основе! — знания), какие кардинально реформированы, а какие отвергнуты как анахронизмы. Это относится к вопросам сбора и фиксации материала, его камеральной обработки, создания коллекций и приёмов работы с ними, представления в первичных (статьях, монографиях) и вторичных (рефератах, аннотациях, справочниках) документах, таксономической номенклатуры и т. д.

2.6. Временные преобразования биологического подхода: вызовы небiosистематических дисциплин

Контуры описанной ситуации стали очерчиваться в 1970–1980-е гг. (без сделанных к настоящему времени уточнений, конкретизации математических описаний, возможностей, обнаружившихся в связи с появлением персональных компьютеров и Интернета и т. д.). Анализируя эту ситуацию в указанный период, видно, что значительный вклад в её формирование внесла разработка типологического подхода к разнообразию в биологии, что даёт основания говорить о лидерстве биологии на тот период в осуществлении типологического подхода. Тем самым биология, сохранившись на фоне доминирования номотетики количественных инвариантов в качестве «культурного заповедника» и образца идеографического знания, внесла тем самым значительный вклад в развитие типологи-

ческого подхода в целом, позволив осознать полиморфизм как фундаментальное свойство живого, создав способы работы с таксономией, мерономией, номенклатурой, систематическими коллекциями, сформулировав представления о транзитивном полиморфизме, рефренности как принципе номотетики идеографии, об охране биоразнообразия (таксономического, биоценологического) от антропогенных (в том числе генноинженерных, урбанистических, агротехнических) вмешательств.

Однако ситуация с тех пор несколько изменилась за счёт вкладов дисциплин, не связанных непосредственно с биологической систематикой, причём можно выделить несколько групп таких дисциплин.

3. Экспансия типологического мировидения: вызовы небiosистематических дисциплин

3.1. Небиологические дисциплины

3.1.1. Химия

Химия обращает на себя внимание методологов, занимающихся как общими проблемами методологии познания, так и методологии постижения многообразия, тем, что занимает промежуточное положение между номотетически и идиографически ориентированными областями знания. Такое положение химии является следствием того, что, с одной стороны, она включает в себя физическую и частично коллоидную химию, такие разделы которых как кинетика и термодинамика реакций, квантовая химия, теория химической связи и т. д. представляют собою типично номотетические построения. Именно поэтому во многих странах в структуре среднего образования химия не выделена в качестве самостоятельного учебного предмета, а относящиеся

к ней знания сообщаются в разделах о строении вещества, молекулярно-кинетической теории, квантовой механики в курсах физики (см. в качестве примера такой подачи химии знаменитый учебник под редакцией создателя ядерной химии Г. Сиборга «Химия», 1967). Вместе с тем значительную долю химических знаний представляют разделы систематической химии, изучающие отдельные группы простых и сложных (как неорганических, так и органических) веществ.

В настоящее время известно (по данным базы PubChem, <http://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov>) более 30 млн химических соединений. Эта величина на порядок больше известного видового биоразнообразия. Вместе с тем, за ней стоит нетривиально организованный смысл, который приходится восстанавливать путем соотнесения данных из довольно большого числа различных источников.

Так, из этих 30 млн примерно 500 тыс. составляют неорганические соединения, выделенные в чистом виде в лабораторных условиях. Из них только около 400 субстанций являются простыми веществами. Однако при этом известно всего лишь около 4800 минералов (ср. камни — третье, наряду с растениями и животными, царство натуралий К. Линнея) — устойчивых природных твёрдофазных вариантов неорганического вещества, т. е. спонтанно возникающее разнообразие устойчивых веществ несоизмеримо меньше того, которое возможно при синтезе их в лаборатории. Примерно 92% из них различаются на основании представления через ранговую формулу R , содержащую перечень первых невозрастающих по содержанию элементов (начало слова на языке *RNA* Т.Г. Петрова). Таким образом, речь идёт о разнообразии, которое заметно меньше биоразнообразия.

Однако уже в 1970-е гг. на этом фоне существовало несколько миллионов синтетических полимеров, каждый из которых мог быть представлен многими торговыми марками (например, существует около 200 таких марок полиэтилена) и речь шла о многих миллионах соединений, т. е. о разнообразии, вполне сопоставимом с биоразнообразием. Тем не менее, этому разнообразию не придавалось должного значения, поскольку представлялось, что это разнообразие лишь искусственно синтезированных соединений, относящихся к довольно узкому типу полимеров. Ситуация кардинально изменилась за последние лет сорок, в течение которых интенсивно развивалась химия природных соединений и биохимия, что и позволяет говорить ныне о существовании 25–27 млн органических соединений¹⁴.

Итак, химия, история изучения разнообразия в которой переплетена с историей изучения таксономического разнообразия в биологии, имеет дело ныне с разнообразием значительно (на порядок или вообще необозримо) большим, чем разнообразие таксонов организмов. При этом значительная часть этого разнообразия связана с компонентами организмов, относимых к биологическим таксонам.

Принципиальной особенностью изучения многообразий в химии является то, что если типологические построения в ней соотносить не с типами молекул, а с веществами, то оказывается, что эти многообразия лишены экстенционала, а представлены только интенционалами, слагающимися не классификации, а номинальные (в ряде случаев порядковые) шкалы.

3.1.2. Технетика

При обращении к области техники было отрефлектировано (школа Б.И. Ку-

дрина), что число видов различных технических изделий измеряется десятками миллионов, т. е. на порядок превышает разнообразие описанных биологических видов, приближаясь к ожидаемому их числу. При этом возникает целенаправленная деятельность по вариофикации — увеличению разнообразия, с целью более полного удовлетворения потенциального спроса потребителей, причём использование технических изделий происходит совместно, что делает неизбежной асортитицу. Принципиально важно и то, что технические изделия существуют в виде более или менее устойчивых техноценозов (см. выше).

3.1.3 Товарная номенклатура

Каждое из изделий (продуктов) в зависимости от производителя, расфасовки, упаковки порождает десятки видов товаров, т. е. в сумме сотни миллионов видов товаров, которые описываются Гармонизированной системой описания и кодирования товаров Международной таможенной организации (<http://www.wcoomd.org/en/topics/nomenclature>). Эти товары могут храниться на сотнях и тысячах складов в разных частях мира. В результате речь идёт о 10^{10-11} лотах товаров, которые в ситуации современной международной торговли через Интернет должны быть за минуты разысканы в любой части мира и за считанные часы (в крайнем случае немногие сутки!) должны быть доставлены потребителю, у которого возникло желание приобрести этот лот целиком или частично. Таким образом, продавец должен оперативно манипулировать с разнообразием на 4–5 порядков большим, чем разнообразие видов живых организмов. При этом невозможно предугадать, в каком сочетании будут заказываться покупателем товары (причём описание

такого составного лота наталкивается на значительные сложности), так что необходимо оперировать одновременно со всем многообразием товаров (в то время как систематику бабочек не обязательно одновременно оперировать многообразием не только морских клопов, но и большого числа других систематических групп организмов).

3.1.4. Космология

Совершенно новый класс задач изучения многообразия возникает при рассмотрении многообразия космических объектов. Речь идет о 10^{22-24} очень различных (свойства многих из которых совершенно невозможно даже представить) космических объектов во Вселенной (в основном известных на основе автоматически зафиксированных данных, полученных при использовании рентгеновских телескопов). Очевидно, что подавляющая часть этих объектов никогда не станет предметом визуального наблюдения, а относящиеся к ним имеющиеся в компьютерах данные не попадут на глаза астрономов ближайших нескольких столетий (а значит — тоже никогда). Тем не менее, данные о какой-то части этих объектов хранятся в специальных базах данных и подвергаются автоматической обработке, некоторые результаты которой могут быть запрошены тем или другим астрономом. Безусловно, это совершенно другой тип многообразий и способ обработки данных о нём, причём это многообразие неизмеримо большее, чем видовое разнообразие. При этом используются методы, радикально отличающиеся от тех, которые используются при изучении биоразнообразия.

3.2. Биологические дисциплины

На основании вышесказанного можно зафиксировать, что развитие техники,

торговли и космологии привело к тому, что биология стала утрачивать позицию бесспорного лидера в области развития и поддержания типологического подхода. Однако это безусловно справедливо, если принимать во внимание только изучение биоразнообразия как разнообразия таксономического — видов, родов, семейств и т. д. Если же принять во внимание мерономическое разнообразие, то ситуация оказывается несколько иной.

3.2.1. Нейробиология

Прежде всего, в этом контексте можно говорить о разнообразии структур мозга — мозга высших приматов и человека. Так, головной мозг человека содержит порядка 10^{10} нейронов (примерно столько же, сколько звёзд в Млечном пути) с большим числом типов, которые выделяются по нескольким основаниям (по форме тела — звёздчатые, веретенообразные, пирамидные и др.; по локализации — центральные и периферические; по числу отростков — униполярные, биполярные и мультиполярные; по функциональному признаку — рецепторные, эфферентные, вставочные и т. д.), давая комбинативную (фасетную) систему.

3.2.2. Геномика

Во-вторых, это число пар нуклеотидных оснований в геноме: так, в гаплоидном геноме человека 3.2×10^9 пар, которые слагают большое число разнообразных структур тех или иных конкретных хромосом.

Понятно, что такие мерономические разнообразия могут обрабатываться только компьютерными средствами, а данные о них должны храниться в электронных базах данных. С учётом этого оказывается, что работа с такими мерономическими многообразиями живых организмов

технологически сходна с работой с разнообразием лотов товаров или со звёздами Млечного пути. Чисто формально это позволяет говорить о том, что биология и ныне не является аутсайдером изучения разнообразия, однако её положение среди лидеров связано теперь не с изучением полиморфизма, а с изучением гетерогенности.

При этом возникает вопрос: имеют ли обсуждаемые представления о гетерогенности, в том числе гетерогенности генома и мозга, отношение к представлениям о полиморфизме, которые обеспечивали таксономической биологии лидирующее положение среди типологически ориентированных дисциплин?

Представляется, что имеет.

3.2.3. Биоразнообразие на фоне других многообразий

Как показывает опыт развития других направлений биологии, вновь обнаруженная структура или функция организма, может быть даже и казавшаяся в начале единообразной или даже универсальной, всегда со временем обнаруживает полиморфизм, что и порождает новое направление систематики как изучения таксономического полиморфизма (цитосистематика, геносистематика, морфологическая, биохимическая, экологическая и т. д. систематика). Поэтому можно с уверенностью говорить о том, что дальнейшее изучение гетерогенности генома и мозга откроет новые горизонты представлений и об их полиморфизме: в случае геномов этому способствует создание банков расшифровок отсеквенированных геномов (Gene Bank в США; EMPL в Германии).

Оперирование с банками данных смыкается с проблематикой работы с коллекциями, представленными в садах, парках,

гербариях и музеях, необходимыми для занятий традиционной биологической систематикой, важное место в которой имеет практика работы с номенклатурными типами и эталонами.

Кроме того, надо заметить, что в целом практически не разработан вопрос о связи степени гетерогенности и спектра полиморфизма. В этом контексте можно указать на то, что три стандартные устойчивые элементарные частицы (протон, нейтрон и электрон) порождают потенциально неограниченное, а практически близкое к сотне, число химических элементов; эти химические элементы дают, с одной стороны, около 30 млн (10^7) химических соединений, а с другой — значительная часть элементов (так же как и большое число химических соединений) закономерно входит в состав живых организмов. В тоже время примерно из десятка типов органелл построены все сотни видов клеток организмов, несколько сот видов клеток входит в состав нескольких сот видов тканей 1.5–2 млн видов организмов, причём, скажем, тело человека состоит из 10^{14} клеток (в то время как самолёт «Боинг» содержит всего лишь около 3 млн деталей). Наряду с этим небольшое число десятков (редко до 80) фонем (букв) в каждом языке порождает сотни тысяч слов, с помощью которых можно создать бесчисленное число текстов, относящихся к сотням (первым тысячам) жанров.

С другой стороны, организмы слагают биоценозы, разнообразие которых описывается синтаксономией, более или менее систематическая разработка которой началась только ближе к середине XX в. Наиболее разработана эта таксономия на примере растительности и ныне выделяется огромное количество синтаксонов (Н.А. Юрицына), которое очень трудно

(по ряду причин, специфичных для разных групп, например в синтаксономии водорослей) оценить для Земли в целом и которое колеблется от 4 тыс. (при ориентации на работы В.Н. Сукачёва) до 10 тыс. (при ориентации на систему Ж. Брун-Бланке) низших таксонов, причём для них разработана своя система номенклатуры, включающая и принцип типификации. Примечательно, что и в этом случае формулируется принцип множественности синтаксономических решений (Б.М. Миркин). Подобно этому примерно 100 из упомянутых 4800 минералов слагает несколько тысяч горных пород. Количество видов технозоценозов вообще пока не оценено.

Так или иначе, вопрос о связи характера таксономического и меронономического разнообразия, полиморфизма и гетерогенности представляется, с одной стороны, очень интересным, а с другой, совершенно неразработанным. При этом очевидно наличие большого числа меронономических разнообразий в биологии, каждое из которых тоже довольно велико (измеряется тысячами меротаксонов, синтаксонов и их аналогов), причём оно больше (ввиду как большего экспертно оцениваемого разнообразия, так и большей изученности) многих абиогенных многообразий. Большой интерес в связи с этим представляют работы Г.А. Савостьянова о предельном варианте связи разнообразий клеток и тканей.

3.3. Парки, музеи и работа с многообразиями

Одним из инструментов, необходимым для охраны и изучения биоразнообразия, являются сады и парки. Таким образом, обсуждаемая проблематика оказывается вовлеченной в музейную и садово-парковую тематику, тесно связанную с тради-

ционной биологической систематикой¹⁵, важное место в которой имеет практика работы систематиков с номенклатурными типами и эталонами¹⁶.

Номенклатурные типы (обычно¹⁷ мёртвые гербарные или музейные экземпляры организмов¹⁸, являющиеся носителями названий таксонов, к которым они принадлежат) хранятся в музеях, что представляется весьма примечательным в связи с музейным бумом последних нескольких десятилетий.

При этом надо иметь в виду, что музей, с одной стороны, делает значимое явление доступным для всего общества, превращая его в общечеловеческое достояние, а с другой — изымает музейфицированный объект из органичного для него окружения, мумифицирует его. В связи с этим весьма примечательным является то, что для Линнея так важна была техника гербаризации, а вся созданная им традиция систематической работы ориентирована на работу с трупами. Возникают соответствующие проблемы и с музейфикацией стратотипов (обнажений, содержащих слои отложений, называемых соответствующим именем) в геологии, причём в этом случае речь идёт уже о довольно значительных территориях и целых ландшафтах. Если же думать о том, чтобы рассматриваемые процедуры классификационной работы стали всеобъемлющими, типифицируя все вещи и процессы в мире, придется значительную часть его изъять из жизни, музейфицировать.

Вместе с тем, однако, надо иметь в виду, что некротизм музейных экземпляров оправдывается надеждой на витализацию соответствующей сферы деятельности, что позволяет сопоставлять типы скорее не с трупами, а с мощами.

Кроме музеев существует другой путь наделения вещей знаковой функцией —

создание из них парков и садов. В настоящее время семиотика садов привлекает значительный интерес. Сад при этом выступает как книга, школа, т. е. как часть жизни, правда рукотворная и окультуренная. Могут быть сады растений (ботанические сады), животных (зоосады), камней (минералогические заповедники, например, Ильменский государственный заповедник), что соответствует выделению К. Линнеем трёх царств природы — растений, животных и камней. Все сады такого типа — один из возможных вариантов представления эталонов, которые «хранятся» в условиях с минимальными антропогенными воздействиями.

Создание национальных парков в этом контексте — путь, наиболее полно выявляющий свойства эталонов в среде обитания, что соответствует задачам третьей (по М. Джекобсу) революции в описаниях растений — созданию экологизированных описаний растений. На это ориентировано и создание минералогических заповедников.

В зависимости от того, какие концепции кладутся в основу создания парков или заповедников, они в разной степени тяготеют к природным музеям или паркам. То же самое можно сказать и об историко-этнографических музеях¹⁹ или парках под открытым небом и заповедниках.

Конкретные культурные роли сада, парка, заповедника и т. д. должны выясняться для каждого случая в отдельности, но факт существования отмеченных явлений культуры указывает на то, что имеются возможности для расширения процедур типификации и эталонирования. При этом важно то, что сад сохраняет жизнь в её уникальности, он нужен для передачи именно уникального представления систематика о таксоне, что определяется неповторимостью фунда-

ментальных классификаций, а музей, по сути дела, делает тип общезначимым, позволяет организовать коммуникацию с помощью общедоступных средств. В рамках этого направления находится и

стремление более жёстко увязать классификацию и номенклатуру в прикладных разработках.

Сказанное можно представить следующим образом:

Эталоны	Типы
Ориентация на жизнь	Ориентация на фиксацию явлений жизни
Уникальность	Общезначимость
Сад	Музей
Классификация	Номенклатура
Фундаментальные классификации	Прикладные классификации
Экспертная работа	Нормативная работа

Идея парка как места высокой концентрации большого числа разных представителей некоторого многообразия находит воплощение и в создании технопарков — скопления большого количества разнообразных производств на компактной территории с инфраструктурой, единой для разных предприятий, находящихся как в отношениях кооперации, так и конкурирующих между собой. Название «технопарк» при этом оказывается действительно уместным, т. к. при этом возникают отношения, подобные отношениям организмов в парковом биоценозе, характеризующимся тем, что агротехнические мероприятия (полив, осушение, удобрение, подкормка, обрезка, пересадка и т. д., аналогом чего является вышеуказанная общая инфраструктура) обеспечивают ослабление конкуренции входящих в парковый биоценоз организмов на фоне проявления эффектов их кооперации. В связи с этим вся проблематика, связанная в биологии с обращением к парку как способу концентрирования биоразнообразия в каком-то определённом месте и поддержания его желаемой структуры, оказывается востребованной в полном объёме. Таким образом, и эта сфера технетики оказывается зависящей от практики и принципов работы с биологическим разнообразием.

3.4. Банки биоматериалов при работе с биоразнообразием

Ещё одним направлением современной работы с многообразием биологических объектов является создание банков клеток (например, спермы, яйцеклеток, стволовых клеток), тканей (пуповинной крови с целью получения стволовых клеток, www.gemabank.ru), органов (сердец, печеней, лёгких, сосудов и т. д.) для целей трансплантологии, коррекции пороков развития, лечения злокачественных новообразований, замедления и предупреждения преждевременного старения как самого донора, так и возможных реципиентов и т. д. При этом речь идёт либо об очень дробной, а порой и нетривиальной (прежде всего, иммунологической) типологии такого рода биоматериалов (например, совместимости крови по сочетанию групп крови донора и реципиента), либо о выявлении индивидуальной комбинации донора и реципиента по их трансплантологической совместимости при том, что возможные варианты совместимости должны быть выявлены на индивидуальном уровне, т. е. для нескольких миллионов человек.

Создание подобных банков и сам принцип сохранения (может быть в неактивном состоянии — в виде спор, в лиофилизиро-

ванном состоянии, посредством криоконсервации), а не синтез необходимой биологической структуры *ex tempore* связано с тем, что живые организмы обладают уникальной историей, которая не может быть повторена какими-либо другими организмами (что неверно, скажем, для химических соединений в силу закона постоянства состава Ж.Л. Пруста для небертоллидов). Поэтому и возникает идея охраны многообразия организмов, в то время как охранять многообразие атомов или молекул не надо, т. к. при определённом стечении обстоятельств они самовоспроизведутся из имеющегося субстрата.

4. Место изучения, использования и охраны биоразнообразия в постижении разнообразия

Таким образом, можно констатировать, что современная биология и связанные с нею изучение, использование и охрана биоразнообразия смогли принять вызовы времени, связанные со скачкообразным (имея ввиду развитие техники, мировой торговли, космологии, нейробиологии и геномики, а также в известной мере и корпусной лингвистики) расширением представлений о разнообразии и отчасти ответить на них (опираясь на свой опыт работы и достижения в работе с таксономическим биоразнообразием, решением номенклатурных проблем его изучения, опыт работы с музейными коллекциями, ботаническими и зоологическими садами и т. д.).

Вместе с тем, биология и предбиологическое изучение живых организмов (включая сказки и басни о животных, бестиарии, травники и лечебники, фармакогнозию, агрономию) утратили своё бесспорное лидерство в постижении многообразия, которое принадлежало им с незапамятных времен (в европейской

традиции по крайней мере с Аристотеля) до последней четверти XX в.

Тем не менее, биология и смежные с ней области (биотехнология, медицина, включая фармакологию, нейропсихологию) активно используют новейшие концепции многообразия (*H*-распределений, рефрентной организации, транзитивного полиморфизма, горизонтального переноса, сетчатой эволюции и т. д.) и технологии обработки данных (компьютерная техника, Интернет, автоматизированное проведение исследований, математические методы), а также опыт предыдущей типологической работы (принципы типификации, оперирование с коллекциями, комбинирование работы с живым и мёртвым материалом и т. д.).

Кроме того, среди биологов есть довольно большое число тех, кто сознательно и целенаправленно, кто действуя по образцам, заданным учителями, способен воспроизводить технику типологической работы (включая способность к генерализации наблюдения, умение отсеивать бессодержательные подробности и отличать их от значимых, усматривать идеальные формы во всегда несовершенном, а иногда и дефектном эмпирическом материале и т. д.), а не гоняться за фиксацией произвольных подробностей конкретного материала, как это делают «ползучие эмпирики», дорвавшиеся до работы с престижным оборудованием. Отсутствие умения обобщать делает их работу полностью зависящей от стечения обстоятельств жизни конкретной лаборатории.

Рассмотрение представленного материала позволят утверждать, что постижение мира животных, растений, а в последние века и микроорганизмов с древнейших времён и до настоящего времени было и остается важнейшим источником представлений о многообразии

мира в целом, причем как в аспекте знания конкретного многообразия, так и образца отношения к другим сферам существования. В какие-то периоды истории это многообразие было некоторым компонентом фоновых представлений о мире, в какие-то — альтернативой доминирующей картине мира и даже островком-заповедником описательного естествознания в инвариантно ориентированной технологической цивилизации, в другие — например, в последней четверти XX в. — центром типологически ориентированного взгляда на мир.

Сейчас же в связи с развитием новых методов исследования имеет место перенесения центра внимания в изучении многообразий организмов с таксономического полиморфизма на структурно-функциональную гетерогенность (которая, в свою очередь, открывает новые перспективы изучения полиморфизма), что потенциально (но — пока! — не фактически) сближает концептуально, методологически, методически и технически традиционные таксономические изыскания с изучением многообразия в современной геномике и нейробиологии, а их вместе — с технетикой, торговлей и космологией, которые с технико-технологической точки зрения претендуют ныне на лидерство в изучении полиморфизма.

Наконец, следует обратить внимание на то, что осознание того, что разнообразие (как полиморфизм, так и гетерогенность) является фундаментальным свойством живого, формирование адекватных оценок характера и степени этого разнообразия влечёт множество последствий как для обыденной жизни людей, так и для их профессиональной деятельности. Так, например, кардинально меняются представления о социальном нормировании, границах и вариантах нормы и патоло-

гии, разнообразии потребностей людей, ценности разнообразия среды обитания, требованиях к конструированию одежды, архитектуре и градостроительству, стратегиях лечения и реабилитации, отношении к возрастным особенностям людей и т. д. В области методологии становится очевидным, что нужны совершенно иные принципы как исторических реконструкций, так и прогнозирования (а тем более планирования) будущего.

Учитывая разнообразие людей (в том, числе и биологическое), совершенно иначе приходится понимать и «золотое правило нравственности» в любой из его трактовок — поучении Конфуция: «Не делай другим того, чего не желаешь себе», в евангельской формулировке «И как хотите, чтобы с вами поступали люди, так и вы поступайте с ними» (Лук. 6: 31) или категорическом императиве И. Канта: «поступай только согласно такой максиме, руководствуясь которой ты в то же время можешь пожелать, чтобы она стала всеобщим законом». Как быть в том случае, если другой — не такой как ты?

Благодарности

Автор выражает благодарность за обсуждение, консультации и ценные советы С.А. Гашкову, Т.И. Герасименко, В.Л. Каганскому, И.В. Ковтуну, Д.В. Костыгину, Б.И. Кудрину, И.Б. Кучерову, И.Я. Павлинову, Т.Г. Петрову, Б.Б. Родоману; за техническую помощь А.В. Степуковой.

Примечания

¹ Суть инвариантного подхода в математическом естествознании как ядре инвариантного подхода заключается в том, что среди количественных характеристик того или иного объекта или класса объектов ищутся такие, которые сохраняют своё значение при осуществлении некоторого набора преобразований (замене системы координат, изменении

состояния объекта, замене метода исследования и т. д.). Такие сохраняющие своё значение характеристики и квалифицируются как *количественные* инварианты, которые в свою очередь могут разделяться на константы, параметры, переменные и т. д. Ввиду того, что в других парадигмах и областях знания также встречаются характеристики, сохраняющиеся при преобразованиях некоторого типа (такие как план строения, суть, сущность, замысел, план Творения, тип и т. д.), такие характеристики можно квалифицировать как *качественные* инварианты (хотя такое представление не получило широкого распространения), а применительно к объектам и ситуациям, имеющим семиотическую природу, Р. Якобсоном для обозначения таких характеристик было введено представление о *семантическом инварианте* (хотя с ними активно оперировало уже описательное естествознание раннего Нового времени).

2. Типология, типологический подход, типологическое отношение к действительности понимаются предельно широко — начиная от типологии элементарных частиц и кончая типологией переживаний. Ни один из оттенков смысла, возникающих при этом, с одной стороны, не может быть отвергнут как не имеющий отношения к делу; притом, с другой стороны, нет ни одного из этих оттенков который принимался бы всеми исследователями как обязательный для типологии. При этом и для автора значимы далеко не все из этих оттенков смысла. Но такое предельно широкое толкование типологии удобно для обсуждения сути далее рассматриваемого культурного феномена.

Кроме того, очерчиваемая область может называться не только типологией, но и классификацией, систематикой, таксономией и т. д. При этом все перечисленные термины используются разными авторами (а иногда и одним и тем же в разных сочинениях) в разном смысле. Здесь они приводятся как синонимы (в лингвистическом понимании, т. е. как близкие, но не тождественные по смыслу), притом, что автором каждый из них понимается в фиксированном смысле, используемом и в данной

работе. Огромное разнообразие трактовок типологии, резкая дискуссионность и даже демонстративная полемичность некоторых из них на фоне необязательности и, более того, случайности других в полной мере оцениваются автором, который несмотря на всё это считает целесообразным пользоваться развиваемой далее интерпретацией, не отвлекаясь на комментирование отношения развиваемой точки зрения с другими взглядами на рассматриваемую тематику.

В данной работе при указании на типологию для автора будет принципиально принятие следующих её характеристик:

— Признание полиморфизма как фундаментального свойства того или иного класса экземпляров.

— Фиксация немонотонности этого полиморфизма, что позволяет выделять типы.

— Экстенциональным представителем типа является группа сходных экземпляров. В общем случае допустимо пересечение этих групп, а их объединение не обязательно даёт генеральную совокупность, т. е. универсум типов не обязательно является разбиением, причём не каждый экземпляр может быть отнесен к какому-либо типу, а если может быть отнесен, то это отнесение не является единственным. В случае же разбиения структура экстенсионалов типологии совпадает со структурой экстенсионалов классификации для того же универсума.

Тип в интенциональном аспекте — характерное обобщённое строение экземпляров данной группы (данного типа). Тип может быть представлен несколькими характерными вариантами. Помимо характерных вариантов организации тип может реализоваться и в нехарактерных вариантах, а сами особенности тип-вариантных отношений являются характеристикой типа. В вырожденных случаях тип-вариантные отношения превращаются в признаки и их значения, а при ещё большей степени вырожденности — в инвариантные параметры, прежде всего количественные.

Отношение к действительности, которое реализует подобное представление о мире или приближение к нему, вне зависимости от нали-

чия рефлексии именно такого представления и использования соответствующей терминологии, квалифицируется как типологическое.

Типологический поворот касается публичной деятельности общественных организаций, государственных учреждений и надгосударственных структур Европы, Северной и отчасти Центральной и Южной Америки, Австралии, некоторых стран Азии и Африки и обыденного поведения некоторой части населения этих территорий, имеющей относительно высоких формальный уровень образования (хотя бы неполное среднее образование) и вовлечённой в публичную деятельность. Факт осуществления типологического поворота проявляется в том, что законодательно защищаются и могут публично отстаиваться права меньшинств (лиц с ограниченными возможностями, женщин, религиозных/атеистических объединений, расовых, национальных, сексуальных меньшинств), в публичной полемике или обыденной жизни используются аргументы, основанные на признании многообразия как само собой разумеющейся ценности (сохранение биоразнообразия, культурного своеобразия, вариативности образования, богатства среды обитания, различия эстетических вкусов, многообразия модных тенденций, разнообразие товаров и т. д.), возможность выбора рассматривается как неотъемлемое право человека в самых разных ситуациях (выбор места жительства, гражданства, сферы деятельности, матримониального статуса) и т. д.

3. В списке приведены не только и не столько новые факты, события, процессы, не только и не столько возникновение новых объектов (большой частью артефактов) и явлений (скажем, новых социокультурных процессов, тенденций развития), сколько изменение общественного сознания (социально-политических доктрин, идеалов, ценностей, культурных образцов, нормативных моделей поведения, стандартов образования, поведения и т. д.) как адекватных существующему положению дел (осознание того, что продовольствие является ресурсом, т. е. принципиально ограничено), так и совершенно призрачных (например, арминофобии — боязнь микробов, порождающая

культ стерильности, или канцерофобия на фоне успехов онкологии). Более того, в некоторых случаях более или менее ясно осознаётся текущий, кратко- и среднесрочный урон от реализации каких-то типологических по сути установок (например, падение уровня жизни при обретении независимости бывшими колониями). Однако важно то, что самые разные как фактические, так и ментальные изменения, вносят вклад в осуществление типологического поворота.

⁴ Выделение У. Шелдоном, Э. Кречмаром идущего от Гиппократова различия долихоморфного или астенического, брахиморфного или гиперстенического и мезоморфного или нормостенического типов телосложения.

⁵ Как и во многих подобных ситуациях, становление классиологии происходит в разных версиях. В основном при этом имеют место попытки создать некоторое универсальное построение, предписывающее единый способ действия во всех возможных случаях. Автором же последовательно развивается версия классиологии (при всех недостатках этого термина), которая имеет блочную организацию, позволяющую каждому блоку ситуативно принимать состояние, адекватное специфике рассматриваемого многообразия. Наиболее развернуто техника такой работы была изложена в выступлении в прениях — доклад был запрещён руководством МОИП по идеологическим причинам после выступления автора на семинаре по изучению времени А.П. Левича (17.07.1945–30.03.2016) — на Второй Всесоюзной школе-семинаре по методологии и теории классификации (Миасс, октябрь, 1985).

6. Изучение *полиморфизма* предполагает сопоставление хотя бы двух (обычно многих) экземпляров. Такое сопоставление осуществляется либо умозрительно («в уме»), либо пользуясь визуализацией, которая заключается в том, что эти экземпляры выкладываются рядом и являются предметом зрительного созерцания. В этом качестве два или более экземпляра становятся компонентами той поверхности, на которой они располагаются и имеет место восприятие этой поверхности

с находящимися на ней предметами, причём это восприятие выступает как выявление гетерогенности этой поверхности. Утверждение Г.И. Фишера о том, что размещение предметов в экспозиции должно повторять природу, чтобы посредством живого созерцания предметов была ясна система природы, очень показательна тем, что экспозиция при этом выступает как единый гетерогенный объект, соседствующие части которого обнаруживают большее сходство, чем не соседствующие. Такой принцип может переноситься и на ментальные образы. Так, таблица Менделеева является образцом представления разнообразия именно потому, что она подаёт ментальные отношения сходства экспонируемых элементов как соседство частей — клеток — чувственно (зрительно) воспринимаемого гетерогенного объекта — таблицы. Поэтому таблица Менделеева выступает не как классификация (как способ представления полиморфизма) элементов, а как их районирование, представляющее гетерогенное пространство свойств.

Те же отношения видны и на примере разборного ящика: это может быть как конкретный ящик или лоток, которым пользуются в своей работе энтомологи или геологи, распределяющие в нём группами (кучками) свои образцы (как и ботаник раскладывающий кучками гербарные листья), так и методологический конструкт, используемый Московским методологическим кружком. Кучки в разборном ящике презентуют группы сходных экземпляров, причём совершенно безразлично взаимное расположение экземпляров внутри кучки или расположение кучек относительно друг друга, как и расположение кучек в тех или иных частях разборного ящика, если речь идет о сопоставлении экземпляров, т. е. оперировании с полиморфизмом. Но сам факт расположения этих кучек в разборном ящике, а тем более взаимное расположение кучек или их положение относительно стенок ящика или сторон света наделяет содержимое ящика гетерогенностью, от которой надо абстрагироваться, если речь идёт о сопоставлении элементов, которые входят в эти кучки — чувственное созерцание будет здесь обнаруживать некоторое

гетерогенное образование, а умозрение будет вычленять полиморфизм элементов.

7. При этом одним из важнейших методов изучения гетерогенности является районирование — как эмпирически данной поверхности Земли в географии, так и ментальных пространств в парагеографии Б.Б. Родомана.

8. Географическое разнообразие определяет существование мировой торговли и туризма, генетическое — возможность селекционной работы, разнообразие способностей людей увеличивает их трудовой потенциал; ср. готовность Г. Форда обеспечить рабочими местами, не требующими использования всех потенциальных способностей человека, людей с ограниченными возможностями как с телесными, неврологическими и сенсорными, так и ментальными дефектами и т. д.

9. Так, в структурной лингвистике к середине XX в. сформировалось представление о лингвистических универсалиях, к числу которых относятся тезисы о том, что в каждом языке фонематического строя должно быть хотя бы по две фонемы, по две морфемы и по два слова. Аналогичные концепции появлялись в физике, химии, биологии, технике в XIX–XX вв.

10. Например, агрегатного состояния веществ, фазовых переходов, взрывов, горения с точки зрения молекулярно-кинетической теории, инфекции с точки зрения взаимодействия макро- и микроорганизмов и т. д.

11. Появление каждой из указанных областей и складывание их терминологии, как и всегда в подобных случаях, — процесс весьма запутанный и неочевидный. При этом появляются ряды близких, в той или иной степени конкурирующих (в особенности во время появления новой области знания) терминов, которые только со временем приобретают какое-то устоявшееся значение. Всё это имеется в виду и в данном случае, но не обсуждается, т. к. не имеет прямого отношения к рассматриваемой теме.

12. Для обозначения наддисциплинарной области, занимающейся изучением ценозов, Б.И. Кудрин ввёл термин «общая ценология», мотивируя это употреблением В.Н. Сукачёвым

и его последователями терминов «биоценология», «биогеоценология» (и производных от них — например, ценоареалы) для обозначения дисциплин, изучающих биоценозы и биогеоценозы. Однако, как показывает многолетний лекционный и педагогический опыт автора этих строк, термин «ценология» для многих оказывается дезориентирующим, в силу чего оказывается эффективнее говорить о ценозологии.

13. Б.И. Кудриным было показано, что речь идёт об особом классе аналитически не задаваемых дискретных распределениях (*H*-распределениях). Иначе это же обосновано Б.А. Трубниковым.

14. При этом указанная величина весьма условна в силу, по крайней мере, двух причин. Во-первых, природные соединения представляют собой комплексы (смеси) полимеров переменного состава и степени полимеризации, так что классическое понимание индивидуального вещества теряет смысл. Во-вторых, нуклеиновые кислоты и белки вообще имеют индивидуальные особенности, свойственные каждой конкретной особи, так что если подходить к подсчётам их числа с точки зрения классической химии, то речь пойдёт о несметном числе миллиардов соединений, которые оказываются предметом изучения в геномике и биоинформатике.

15. При обсуждении этой тематики надо иметь в виду наличие различий, как кодексов номенклатуры для различных групп организмов (животных, растений, микроорганизмов, культурных растений) и их сообществ, так и различие трактовок кодексов разными авторами. Здесь даётся изложение этого вопроса преимущественно с опорой на Международный кодекс ботанической номенклатуры, причём в жёсткой его трактовке, намеченной С.В. Мейеном.

16. Наличие в садах живых организмов предоставляет принципиальную возможность для их чувственного восприятия, формирование эмпатического витального образа организмов и основанных на нём экспертных оценок, рекогносцировочных оценок физиологических, этологических, репродуктивных

и прочих прижизненных признаков при попытках использовать их для характеристики биоразнообразия.

17. В некоторых случаях (например, для микроорганизмов) типами могут быть их изображения или живые культуры.

18. Такое положение дел вполне понятно, поскольку обеспечить преемственность могут только максимально инертные, статичные, консервативные компоненты целостного образования — неизменяемые платоновы идеи (средством презентации которых являются тексты), каменные надгробия, мумии, ритуалы и т. д. Поскольку история науки показывает, что при смене парадигм происходит кардинальная смена представлений о природе объекта (скажем, представление о цвете чашелистиков растений как важном систематическом признаке сменяется представлением о важности характеристик генома), то необходимо обеспечить преемственность систематик, созданных в рамках разных парадигм. Именно этому служат коллекционные *мёртвые* образцы, как наиболее инертные из всех возможных.

Альтернативой типификации является поиск признаков таксонов, инвариантных к их изменчивости. Сама такая идея, с одной стороны, противоречит признанию полиморфизма как фундаментального свойства живого, присущего всем его признакам, а с другой стороны, переопределяет таксон как объект постижения — не таксон обладает такими-то характеристиками (например, эталонных участков ДНК, включаемых в ДНК-баркод), а то, что обладает этими характеристиками, относится к такому-то таксону. Вместе с тем, сходство или различие ДНК-баркодов является только индикатором подозрения на сходство или различие таксонов, в других случаях указывая на сходство экологии организмов. Учитывая полиморфизм эталонных участков ДНК, включаемых в ДНК-баркод, и зная историю систематики, можно ожидать, что через 30–40 лет либо ДНК-баркоды превратятся в обычные таксономические признаки, либо вместо указания конкретной последовательности в эталонном участке ДНК

будет указываться набор вариантов таких последовательностей с частотами их встречаемости, причём распределение этих частот будет негауссовым.

19. Надо при этом учитывать, что этнографические коллекции заметно менее много-

предметные (многоэкземплярные), чем биологические вследствие того, что в этнографии речь идёт о нескольких тысячах (а не миллионах) этносов, а число используемых в обиходе предметов намного меньше числа нейронов в мозге или звёзд в Галактике.

АРАХНОЛОГИЯ В РОССИИ/СССР*

К.Г. Михайлов

Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова; mikhailov2000@gmail.com

Дан обзор арахнологических, в первую очередь арахно-фаунистических исследований в России/СССР; особое внимание обращено на важность и сохранность арахнологических коллекций на постсоветском пространстве. Представлены сведения о семи отрядах — скорпионах, жгутохвостых, щупальцеходных, ложноскорпионах, сольпугах, сенокосцах и пауках. Представлен очерк истории арахнологических исследований в России/СССР; выделено три этапа развития этих исследований; кратко охарактеризованы три основные арахнологические научные школы в России. Приведены сведения о 27 основных арахнологических коллекциях России и республик бывшего СССР и биографические справки о 69 ведущих арахнологах.

ARACHNOLOGY IN RUSSIA/USSR

K.G. Mikhailov

Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University; mikhailov2000@gmail.com

A review of arachnological, mainly arachnofaunistic research in Russia/USSR is provided, with special reference to importance and safety of arachnological collections in the post-Soviet realm. Respective data on seven arachnid orders, viz. scorpions, whip scorpions, palpigrades, false scorpions, solpugids, harvestmen, and spiders, are reviewed. Survey of history of arachnid research in Russia/USSR is provided, with three periods of this study being recognized; principal arachnological research schools are characterized. Data on 27 main arachnological collections in Russia and republics of the former Soviet Union are given, together with brief biographies of 69 leading arachnologists.

Статья композиционно состоит из нескольких разделов. Общий обзор разнообразия паукообразных в России/СССР переходит в очерк истории арахнологических исследований в нашей стране. В

последующих справочных разделах дан обзор арахнологических коллекций в музее и других учреждениях на территории России и республик бывшего СССР (крупнейшая из них хранится в Зооло-

гическом музее МГУ), а также биографические очерки российских/советских арахнологов.

Особый акцент сделан на сохранности и доступности арахнологических коллекций; без этого едва ли возможны полноценные арахно-фаунистические исследования. Теоретически, все коллекции, на основании которых сделаны фаунистические публикации, должны храниться в соответствующих учреждениях и быть доступны для повторного исследования. На практике такая рекомендация исполняется лишь изредка. Более того, при экологических исследованиях, предполагающих массовый сбор научного материала, такой материал хранят не полностью и, как правило, плохо этикетировывают и не передают в соответствующие музеи (например, Schilthuisen et al., 2015). Принятая ещё 30–40 лет назад в отечественных академических экологических лабораториях система, когда каждый эколог должен был быть ещё и систематиком по какой-то группе беспозвоночных, ныне не действует.

Другим важным аспектом является место и способ публикации результатов фаунистико-систематических исследований, которые здесь не обсуждаются. Эта сторона научной работы проанализирована в статье Е.М. Веселовой и А.Б. Рывкина (2012), к которой я отсылаю заинтересованного читателя.

1. Разнообразие паукообразных

Паукообразные (Arachnida) — класс подтипа хелицероных (Chelicerata), представляющий собой группировку сухопутных и вторичноводных форм. Он включает 14 рецентных отрядов (табл. 1*; Михайлов, 2014). Подразделение паукообразных на отряды спорно, особенно в группе кле-

щей, где разные авторы выделяют от 1 до 7 отрядов.

В XX в. исторически сложилось, что изучением паукообразных животных занимаются две науки: акарология (наука о клещах) и собственно арахнология, охватывающая общие вопросы и остальные отряды. Объём видового разнообразия, изучаемый обеими науками, примерно одинаков (см. табл. 1). Акарология как наука сложилась в середине XX в. в связи с большим медицинским, ветеринарным и сельскохозяйственным значением клещей. В ведущих университетах России (Москва, Санкт-Петербург) учебные курсы арахнологии и акарологии читают студентам отдельно, традиционно на кафедрах энтомологии.

Дальнейший текст настоящей статьи будет посвящён исключительно арахно-логическим исследованиям.

На территории России и республик бывшего СССР (далее — бСССР) к настоящему времени достоверно известны представители шести отрядов паукообразных (без клещей); указание ещё одного отряда спорно (табл. 2).

Обзорные работы по отрядам паукообразных, помимо пауков, фауны России/СССР немногочисленны. Обзор В. Стареньги (Starega, 1978) по сенокосцам сильно устарел, там пропущен ряд работ; вышедшие годом позже определители Б.П. Чевризова и Н.И. Гриценко не являются каталогами; каталог В.Я. Фета по скорпионам (Фет, 1989; Fet, 1990) нуждается в дополнении и корректировке. Итоговые работы по сольпугам (кроме тома в серии «Фауна СССР»: Бялыницкий-Бируля, 1938) и ложноскорпионам отсутствуют. В каталогах фауны мира (Harvey, 1990; World Spider Catalog, 2015

* Все таблицы помещены в конце статьи.

и др.) указаны только очень крупные географические подразделения (в основном независимые государства), что затрудняет детальный анализ фауны БССР. С 2015 г. составлением новых каталогов по скорпионам, ложноскорпионам, сольпугам и сенокосцам занимается К.Г. Михайлов.

Классический каталог пауков СССР составлен Д.Е. Харитоновым (1932, 1936). С начала 1980-х гг. работу над картотечкой такого каталога ведёт К.Г. Михайлов, опубликовано несколько обзорных работ (напр., Mikhailov, 1997, 2013b; Михайлов, 2012), но сам текст картотеки пока не удалось подготовить к публикации.

* * *

Отдельно следует рассмотреть вопрос о представленности в фауне России двух отрядов — жгутохвостых и щупальцеходных, ввиду спорности (в первом случае) и новизны (во втором случае) данных.

Отряд **жгутохвостые** (Uropugi), или телефоны, объединяет неядовитых медлительных рыже-коричневых или почти чёрных хищных членистоногих с двумя парами лёгких на брюшке и длинной членистой хвостовой нитью. Телефоны живут на поверхности почвы, прячась в укрытия из упавших стволов деревьев, старых пней и т. п.

Представители этого отряда известны из ряда стран Юж. и Юго-Вост. Азии и Центр. Америки. Но один вид — *Tyropeltis amurensis* (Tarnani, 1889) — был описан известным зоологом И.К. Тарнани (Tarnani, 1889) из Приморья (бухта Ольги), первоначально как *Thelyphonus amurensis*. С тех пор, несмотря на скрупулёзные арахнологические и почвенно-зоологические исследования (особенно в последние 50 лет), жгутохвостых в Приморье никто не ловил. Сведения об амурском телефоне отражены в соответствующем очерке в серии «Животный мир СССР» (Редикор-

цев, 1937), приведена даже иллюстрация. Ближайшие достоверные находки телефонов известны только с японского южного о. Кюсю, с Тайваня, а также из Центр. и Юж. Китая, за многие и многие сотни километров от Приморья.

Решением проблемы жгутохвостых в России занялся немецкий арахнолог Й. Хаупт (Haupt, Song, 1996). Оказалось, что хранившийся в коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге типовый экземпляр (самка), по которому был описан амурский телефон, ныне отсутствует; представлены только экземпляры из Китая, которые относятся к другому виду. Могу лишь предположить, что художник, работавший над иллюстрациями к «Животному миру СССР», забыл вернуть нужный экземпляр на место. По мнению Хаупта, амурский телефон — сомнительное название; возможно, вид является синонимом другого вида, описанного чуть позже из Китая. Скорее всего, телефон был завезен в порт бухты Ольги (об активной работе порта в этом месте писал, в частности, В.К. Арсеньев) откуда-то с юга и случайно пойман в Приморье единственный раз. Другие телефоны, если они и были завезены вместе с пойманной самкой, едва ли смогли перенести суровую приморскую зиму.

Отряд **щупальцеходные** (Palpigradi), или пальпиграды, объединяет мелких, длиной в несколько миллиметров, нетипичных паукообразных. Недаром первый описанный в 1885 г. вид пальпиград получил название *Koenenia mirabilis*, т. е. кёненения удивительная. Если у большинства арахнид все шесть сегментов головогруды покрыты цельным щитом-карапаксом, у кёнений, также как у сольпуг, щит покрывает только четыре передних сегмента и называется пропельтидий. Сегменты двух задних пар ног покрыты отдельными

щитами, редуцированным мезопельтидием и крупным метапельтидием. Брюшко 12-члениковое, полностью расчленено, на его конце расположена длинная хвостовая нить, снабженная многочисленными чувствительными волосками. По причине мелкого размера и обитания в скважинах почвы, насыщенных влагой, пальпиграды лишены специализированных органов дыхания, лёгких и трахей, характерных для арахнид; дыхание осуществляется через поверхность кутикулы. В отличие от других арахнид, ротовое отверстие находится на вершине особого сосочка, расположенного между основаниями хелицер. Педипальпы, как и у сольпуг, участвуют в передвижении и практически не служат как щупальца; отсюда латинское название отряда.

Отряд относится к самым неизобильным видами среди паукообразных, наряду с ризинулеями и двумя отрядами клещей (см. табл. 1). Пальпиграды распространены в тропических и субтропических странах. До последнего времени на территории бывшего СССР представители этого отряда не были известны; ближайшие находки зарегистрированы в Румынии (со стороны Европы), а также в Индии и Непале (со стороны Азии). В страны Средней Европы пальпиград часто завозят вместе с грунтом и растениями для теплиц.

В республиках Кавказа и Средней Азии находки пальпиград были более чем вероятны, но российско-советское арахнологическое сообщество ожидало этого открытия более 30 лет. Лишь в 2014 г. был описан новый вид пальпиграды *Eukoenia vargovitschi* Christian, 2014 по единственному экземпляру, найденному в Нижней Шакуранской пещере в Абхазии (Christian, 2014). Украинский спелеолог Р.С. Варгович обнаружил его в августе

2011 г. на поверхности воды (очевидно, случайно) в каменной чаше на расстоянии 700 м от входа в пещеру, в темноте и при температуре +12°C. Общая длина тела пойманного самца составляет всего лишь 1.34 мм. Следует ожидать новых находок пальпиград, возможно, и в пещерах Средней Азии.

2. Разнообразие пауков

В цикле публикаций (начиная с: Михайлов, 1992; сравнение данных за разные годы см.: Mikhailov, 2013a), посвящённых итогам изучения фауны пауков территории бСССР, распределение пауков проанализировано как по пост-советским республикам, так и по основным физико-географическим регионам (с небольшими изменениями по: Физико-географическое районирование..., 1968).

В связи с изменениями границ и возникновением новых государственных образований за последние 25 лет, затрудняющих сравнительные подсчёты, границы постсоветских республик в работах К.Г. Михайлова приняты по состоянию на 1 января 1992 г.

Последние вычисления по фауне пауков России и республик бСССР, а также соответствующих физико-географических регионов были проведены летом 2013 г. (табл. 3–5).

По состоянию на июнь 2013 г., на пост-советской территории отмечено 3340 вида пауков, относящихся к 629 родам и 50 семействам (табл. 3). По сравнению с предыдущей оценкой (2011 г.), списочный состав увеличился на 44 вида, в т. ч. в семействе Lycosidae — на 18, Gnaphosidae — на 8, Linyphiidae — на 7, без изменений осталось крупнейшее в мировой фауне семейство Salticidae. Это последнее семейство сместилось на 4-е место, после Lycosidae, в отличие от 3-го места в

2011 г. и 2-го места в 2000 г. Наибольшее разнообразие представляют пауки семейства Linyphiidae, причём их доля снижается при движении от бореальной зоны на юг в регионы Древнего Средиземья (Mikhailov, 2013a). Доля Salticidae, напротив, возрастает при продвижении на юг. Для других крупных семейств пауков столь явные и яркие закономерности не прослеживаются.

Анализ фауны пауков пост-советских республик (табл. 4) показывает первое место России, затем следуют Украина, Казахстан и Азербайджан. Большая доля Азербайджана не коррелирует с его площадью и скорее свидетельствует о большем разнообразии пауков в горных регионах по сравнению с равнинными. Как и ранее, неудовлетворительно исследованы пауки Молдовы и Армении. В сравнении с данными 2011 г., наибольший прирост показывают фауны Казахстана (+ 87 видов) и России (+ 27 видов).

Среди 23 физико-географических регионов бСССР (табл. 5), два изучены недостаточно (Казахстанский мелкосопочник — 172 вида, Армянское нагорье — 233 вида); фауна ещё двух регионов бедна вследствие суровых климатических условий (Атлантико-Арктическая область — 2 вида, Новая Земля — 24 вида). По сравнению с подсчётами 2011 г., наибольший прирост по фауне пауков показывают пустыни Средней Азии (+ 33 вида), Русская равнина (+15 видов), горы Средней Азии (+14 видов), Крым (+ 12 видов), Западная Сибирь (+ 9 видов) и Кавказ (+ 7 видов). Состояние изученности большинства дальневосточных регионов остаётся прежним.

Общая оценка видового разнообразия пауков территории бСССР вначале была оценена в 2700–3000 (Михайлов, 1992), затем в 3400–3500 видов (Mikhailov,

1997). Современные данные позволяют увеличить эту оценку до 3700–3800 видов, в том числе для фауны России — 2500–2600 видов. Арахно-фаунистические исследования республик бСССР далеки от завершения.

3. История арахнологических исследований в России/СССР

Историю арахнологических исследований в России/СССР можно разделить на три этапа: 1) накопление предварительных данных (XVIII в. – 1860-е гг.), 2) описательная фаунистика (1870-е гг. – 1967 г.), 3) описательная таксономия (1967 г. – настоящее время) (Mikhailov, 2004).

3.1. Первый период: накопление предварительных данных

Начало первого периода соотносится с Большими академическими экспедициями для изучения природы России в 1760–1770-х гг. Во многих томах трудов знаменитых натуралистов-путешественников, участвовавших в этой программе (П.С. Паллас, И.Г. Фальк, С.Г. Гмелин, И.И. Лепёхин и примкнувший к ним финский пастор, предприниматель и естествоиспытатель Э.Г. Лаксманн) описано лишь около 10 видов паукообразных. К сожалению, арахнологические коллекции, собранные этими экспедициями, утеряны. В течение всего периода систематика пауков была основана исключительно на соматических признаках, без учёта строения копулятивных органов.

Арахнологические исследования были продолжены в начале XIX в. силами натуралистов и зоологов широкого профиля, таких как И.А. Двигубский, К.Ф. Кесслер, В.И. Мочульский, Ю.И. Симашко, Э. Нордманн и др. И по-прежнему речь идёт лишь о считанных десятках видов, коллекционные материалы по которым

утрачены. Поэтому проверить точность определений, сделанных в то время, затруднительно. Известно, что Ю.И. Симашко подготовил несколько литографических таблиц с изображениями пауков, которые были затем переданы Т. Тореллю (Т. Thorell) в Швецию; дальнейшая их судьба не прослежена.

3.2. Второй период: описательная фаунистика

Первые собственно арахнологические работы появляются позднее, в 1870-е гг. Это исследования В.В. Рейнгарда по Харьковской губернии, А.И. Кронеберга по Туркестану. Т. Торелля по югу Европейской России и Л. Коха-младшего (L. Koch) по Енисею. Чуть раньше (1859 и 1861 гг.) стал работать по фауне и систематике пауков А. Грубе (A.E. Grube); первые пауки с Байкала описаны О. Пикардом-Кембриджем (O. Pickard-Cambridge) в 1873 г. Всё большее количество работ основано на исследовании копулятивных органов пауков, т. е. приближены к современной систематике отряда. Этот период назван «фаунистическим» потому, что многие авторы определяли пауков по сводкам, созданным в Западной Европе, и потому уровень эндемизма фауны России оказывался ниже действительного.

Первые фаунистические работы по паукам Средней России опубликованы В.А. Вагнером в 1892 г. и П.Р. Фрейбергом в 1895 г., гораздо позднее, чем работы других авторов по Прибалтике (1859 г.), Сибири (1861 г.) и Средней Азии (1875 г.). Однако в библиотеке Московского общества испытателей природы хранится экземпляр определителя пауков Швеции (Westring, 1861) с многочисленными карандашными пометками, сделанными скорее всего рукой А.И. Кронеберга, о находках тех или иных пауков на территории

Средней России. Очевидно, эти заметки относятся к периоду начала 1870-х гг., когда А.И. активно занимался изучением пауков и ещё не отошел от научной работы. К сожалению, эти материалы пока не описаны надлежащим образом.

Морфологические и анатомические исследования паукообразных были начаты в 1880-е гг. В.М. Шимкевичем, В.А. Вагнером и А.И. Кронебергом. Первая система семейств пауков, основанная на строении копулятивных органов самцов, была предложена В.А. Вагнером (Wagner, 1888). Следующая система семейств, основанная на этих признаках, появилась через 80 лет (Lehtinen, 1967), со ссылкой на пионерную работу Вагнера.

Немного позднее в российские арахнологические исследования включился польский исследователь В. Кульчинский (W. Kulczyński), работавший тогда в Кракове (Австро-Венгрия). В 1885–1926 гг. вышли его работы по фауне пауков Полярного Урала, севера Сибири, Камчатки и некоторые другие. Классик арахнологии Э. Симон (E. Simon), работавший в Музее естественной истории в Париже, неоднократно упоминал в своих исследованиях пауков с территории Российской империи (1880–1890-е гг.). Фауна Курильских островов (до 1945 г. в составе Японии) исследована В. Бёзенбергом и Э. Страндом (W. Bösenberg, E. Strand) в 1906 г., а затем японским арахнологом С. Саито (S. Saito) в 1930-е гг.; последний оставил также несколько работ по фауне пауков Сахалина. К сожалению, коллекции С. Саито погибли по время американских бомбежек Японии во время Второй мировой войны.

Наибольшее количество фаунистических работ по паукам Европейской России и Урала опубликованы в 1910–1920-е гг. Н.С. Грезе, Д.М. Федотовым, С.А. Спаским, Д.Е. Харитоновым, С.В. Покров-

ским, В.И. Перелешинной-Сычевской; в азиатской части в 1920–1930-е гг. работали В.Н. Ермолаев и С.А. Спасский. Первый региональный определитель пауков — Донской области — был опубликован С.А. Спасским в 1925 г. Перу этого же автора принадлежит ряд биологических очерков по паукам (1920, 1935 и др.). Пауков Буковины (тогда территория Румынии) изучал в 1930-е гг. А. Рошка (A. Roşca).

Кульминацией этого периода стала публикация двуязычного русско-немецкого аннотированного каталога пауков Д.Е. Харитонova и дополнения к нему (1932, 1936).

Начиная с конца 1930-х гг. наблюдается упадок арахнофаунистических исследований. Лишь Д.Е. Харитонов и С.А. Спасский продолжают свои публикации, в т. ч. по фауне Кавказа и Средней Азии. В послевоенные годы начинают активно работать ученики Д.Е. Харитонova — Н.С. Ажеганова, А.С. Уточкин и Т.С. Мхеидзе. В начале 1960-х гг. выходят работы С.А. Беэра и В.П. Тыщенко; к сожалению, позднее область исследования этих двух зоологов сместилась, соответственно, в сторону паразитологии и экофизиологии насекомых. Уже в 1960-е гг. арахнофауну СССР изучают восточноевропейские арахнологи Е. Прушиньский (J. Prószyński) и Я. Бухар (J. Buchar).

Цикл исследований П.И. Мариковского по биологии ядовитых пауков тарантула и каракурта завершился в 1956 г. публикацией крупной монографии «Тарантул и каракурт». К сожалению, по нравам того времени, книга не была снабжена аннотацией на иностранном языке и поэтому осталась практически недоступной европейским арахнологам. Некоторые тонкие морфологические и поведенческие наблюдения были «переоткрыты» западными исследователями уже в 1990-е гг.

Исследования по скорпионам и сольпугам были развёрнуты А.А. Бялыницким-Бирулей в 1890–1930-е гг. в Санкт-Петербурге/Ленинграде. Им выпущены монографии по скорпионам (1917 г., только первая часть) в серии «Фауна России» и сольпугам (1938 г.) в серии «Фауна СССР». В 1920–1930-е гг. ложноскорпионов и сенокосцев изучал в Ленинграде В.В. Редикорцев. Коллекции этих исследователей заботливо сохраняются в Зоологическом институте РАН.

Обзорные работы по всем отрядам паукообразных опубликованы в первом томе «Животного мира СССР» в 1937 г. Позднее, уже в послевоенные годы, в томах этой серии, посвящённых отдельным природным зонам СССР, вышли очерки Д.Е. Харитонova о пауках. Очерки по морфологии скорпионов и пауков составлены в 1946 г. А.В. Ивановым для «Большого практикума по зоологии беспозвоночных»; второе издание этой книги вышло уже в 1983 г. Большой обзор по ископаемым паукообразным написал В.Б. Дубинин для серии «Основы палеонтологии» (том вышел в 1962 г.).

Вопросы общей системы хелицерных разрабатывали в послевоенные годы А.А. Захваткин, В.Б. Дубинин и А.Б. Ланге. К сожалению, и эти работы, изданные без резюме на английском или другом западноевропейском языке, в нужное время были мало известны на Западе.

3.3. Третий период: описательная систематика

Период описательной систематики открылся почти одновременным изданием четырёх обобщающих работ, в т. ч. трёх определителей: пауков лесной и лесостепной зоны Н.С. Ажегановой (1968 г.), пауков рода *Xysticus* фауны СССР А.С. Уточкина (1968 г.), пауков европейской части

СССР В.П. Тыщенко (1971 г.), а также общего обзора морфологии и биологии пауков, подготовленного А.В. Ивановым для так и не осуществлённого (из-за безвременной кончины А.А. Захваткина) издания первой части третьего тома «Руководства по зоологии» (монография по паукам вышла в 1965 г.). Публикация этих работ вызвала увеличение количества молодых специалистов в университетах в Ленинграде (ученики В.П. Тыщенко, в т. ч. В.И. Овчаренко и А.А. Зюзин) и в Перми (ученики Д.Е. Харитоновна и А.С. Уточкина). Цикл работ Е.М. Андреевой по паукам Таджикистана завершился публикацией монографии в 1976 г., ставшей большим вкладом в изучение арахнофауны Средней Азии. Тщательная ревизия системы рода *Pardosa*, выполненная А.А. Зюзиным в 1979 г., стала одной из классических работ по систематике пауков-волков.

В Москве арахнологические работы были возобновлены в конце 1970-х гг. усилиями К.Ю. Еськова и А.В. Танасевича. После многолетнего перерыва коллекции пауков Зоологического музея МГУ были просмотрены арахнологом из Ташкента А.Б. Ненилиным в 1980 г.; затем к их курированию был привлечён К.Г. Михайлов (официально — с 1983 г.). Ранее, за все послевоенные годы, пауков в коллекции Зоологического музея единственный раз изучал Ян Бухар из Чехословакии в 1967 г.

В середине 1980-х гг. в арахнологию пришло новое поколение специалистов, в т. ч. Ю.М. Марусик и Д.В. Логунов (выпускники Ленинградского университета, ученики В.П. Тыщенко), С.Л. Есюнин (выпускник Пермского университета) и Н.Ю. Полчанинова (выпускница Харьковского университета).

Начиная с конца 1980-х гг. количество арахнологических публикаций в Советском Союзе резко возросло, о чём можно

судить по оглавлению «Зоологического журнала» за 1990–1992 гг. В 1992 г. в Москве был основан преимущественно англоязычный специализированный журнал «Arthropoda Selecta», посвящённый паукообразным (без клещей), ракообразным и многоножкам. Этот новый журнал принимал (и принимает) к печати не только таксономические, но и фаунистические работы и перетянул к себе значительное число авторов. За прошедшие годы в журнале опубликованы описания свыше 500 новых для науки видов и подвидов паукообразных.

В 1990-е и в начале 2000-х гг. выпущено также значительное число региональных каталогов — например, по паукам Среднего Поволжья (1993 и 2003 гг.), Урала (1996 г.), Тувы (2000 г.), по азиатской части бывшего СССР (по Linyphiidae в 1994 г., по паукам-скакуничкам в 2000 г.). Большая монография Т.С. Мхеидзе по паукам Грузии опубликована в 1997 г., к сожалению, на грузинском языке. Неаннотированный каталог (скорее реестр) пауков России и республик бСССР опубликован К.Г. Михайловым в 1997 г. с тремя дополнениями в 1998–2000 гг. Наконец, ревизия рода пауков-скакуничков *Yllenus* с описанием множества новых для науки видов вышла в 2003 г.

В конце 1980-х гг. в арахнологические исследования отечественной фауны активно включились иностранные арахнологи, такие как Й. Прушиньский (J. Prószynski), Й. Мартенс (J. Martens), В. Шаваллер (W. Schawaller), В. Стареньга (W. Starega), С. Копонен (S. Koponen), Т. Кронестедт (T. Kronestedt), Х. Оно (H. Ono), Н. Плэтник (N. Platnick). Во многом это произошло при активном содействии московского специалиста по многоножкам С.И. Головача, наладившего зарубежные контакты и помогавшего (и ныне помогающего, вот

уже 30 лет) отечественным арахнологам с англоязычными публикациями.

Малые отряды паукообразных изучали в 1990-е гг. В.Я. Фет (скорпионы), А.В. Громов (скорпионы, сольпуги), С. Дашдамиров (ложноскорпионы), А.Н. Чемерис и Г.Ш. Фарзалиева (сенокосцы). Вопросы общей арахнологии исследовали Я.И. Старобогатов, О.А. Мельников и К.Ю. Еськов.

За последние 10 лет особых изменений в арахнологических исследованиях в России и постсоветских республиках не произошло. С одной стороны, по паукам выпущены библиографический указатель (Михайлов, 2012) и новый неаннотированный каталог (Mikhailov, 2013); опубликованы две части краткого курса лекций по арахнологии (2011–2014 гг.). В 2011 г. появился цветной иллюстрированный атлас пауков Средней России, год спустя вышел атлас пауков Казахстана, снабжённый прекрасными цветными иллюстрациями алмаатинского художника В.А. Тимоханова. С другой стороны, практически свёрнуты все автохтонные арахнологические работы в Казахстане и республиках Средней Азии, а хранящиеся там коллекции собраны в одном месте и находятся в угрожаемом состоянии (см. ниже о коллекции А.В. Громова). Изучение фауны пауков закавказских республик, в первую очередь Грузии, всё более переходит в руки западных арахнологов. Ряд арахнологов в разные годы выехал за рубеж (В.Я. Фет, В.И. Овчаренко, Д.В. Логунов, С. Дашдамиров, А.В. Громов), некоторые специалисты отошли от научных или по крайней мере арахнологических исследований (А.А. Зюзин, К.Ю. Еськов) или работают эпизодически. Прекратила своё существование ленинградская арахнологическая школа. При этом в России активно работают многие арахнологи, пришедшие в

науку в 1980-е гг., подрастает и молодое поколение. Но количество проблем (и не только финансовых) не уменьшается.

3.4. Арахнологические школы

Помимо специалистов, выросших и сложившихся более или менее самостоятельно (а их немало, см. биографические очерки), в арахнологических исследованиях в России/СССР можно выделить три основные арахнологические школы, две из которых существуют и поныне.

Старейшая из школ основана в Пермском университете с момента его создания в 1916 г. Под руководством Д.М. Федотова, приехавшего из тогдашнего Петрограда и прекратившего свои арахнологические исследования, приступил к работе Д.Е. Харитонов, один из ведущих арахнологов СССР. Его преемником в 1960–1970-е гг. был А.С. Уточкин, затем Н.М. Пахоруков, ныне работами руководит С.Л. Есюнин. Основные регионы исследования пермских арахнологов — Урал, Поволжье, Западная Сибирь, Кавказ, Казахстан и республики Средней Азии. Одной из довоенных учениц Д.Е. Харитонova была Т.С. Мхеидзе, многие годы плодотворно изучавшая фауну пауков Грузии.

Ленинградская школа была основана в начале 1970-х гг. В.П. Тыщенко, который заведовал кафедрой энтомологии Ленинградского университета и имел возможность привлекать студентов в первую очередь для исследования пауков. Арахнологические коллекции расположенного неподалёку Зоологического института были доступны благодаря содействию работавшего там паразитолога Ю.С. Балашова. Ученики и аспиранты В.П. Тыщенко работали в самом Зоологическом институте (В.И. Овчаренко), в Новосибирске (Д.В. Логунов), в Магадане (Ю.М. Марусик), в Алма-Ате (А.А. Зюзин), в Западном Ка-

захстане (Л.Г. Савельева), в Таджикистане (Е.М. Андреева). После кончины В.П. Тыщенко в 1986 г. новые молодые специалисты в Ленинграде/Санкт-Петербурге более не появлялись, а конфигурация размещения его учеников сильно изменилась. Из них сейчас активно работают лишь Ю.М. Марусик в Магадане и Д.В. Логунов в Манчестере. При участии Ю.М. Марусика произошло становление таких арахнологов, как Н.М. Ковблюк (Симферополь) и Э.Ф. Гусейнов (Баку). Ныне под его руководством работают М.М. Омелько (Владивосток) и А.А. Фомичёв (Новосибирск). Ученицей Д.В. Логунова и его преемницей в Новосибирске стала Г.Н. Азаркина; в Томске работает другой ученик Д.В. — А.Н. Чемерис.

В первой трети XX в. в Санкт-Петербурге/Ленинграде работали специалисты по «малым отрядам» паукообразных А.А. Бялыницкий-Бируля и В.В. Редикорцев. Но прямая преемственность между ними и ленинградской школой не прослеживается.

Наконец, московская арахнологическая школа возникла в конце 1970-х гг. независимо на базе кафедры энтомологии Московского университета (К.Ю. Еськов, К.Г. Михайлов) и кафедры зоологии Московского городского педагогического института (МГПИ, ныне — МПГУ; А.В. Танасевич). Подготовка молодых арахнологов идёт на кафедре энтомологии с конца 1990-х гг., а с 2000 г. К.Г. Михайлов читает там регулярный курс лекций. Формально находящиеся в аспирантуре в других учреждениях (Т.В. Питеркина) так или иначе находятся под неформальным присмотром со стороны московских арахнологов. В 1961 г. кафедру энтомологии МГУ закончила В.Е. Пичка (Гурьянова), но она переехала на работу в Киев. А выпускник МГПИ С.А. Беэр, изучавший

фауну пауков в начале 1960-х гг., вскоре перенёс свои интересы в область паразитологии, но его консультациями пользовались в 1970-е гг. все начинающие московские арахнологи.

В 1880-е – 1930-е гг. в Москве работали арахнологи; большинство из них в разные годы курировали коллекцию Зоологического музея МГУ и передавали туда свои сборы. Это В.А. Вагнер (его коллекции переехали в Варшаву и там, за исключением небольшой коллекции паутинных построек, видимо погибли в военное время или же при эвакуации Варшавского университета), П.Р. Фрейберг, Н.С. Грезе, С.В. Покровский и В.И. Перелешина-Сычевская (в послевоенные годы работала в Средней Азии). Но преемственность от них к послевоенному московскому поколению не просматривается.

4. Основные арахнологические коллекции на территории России/СССР

В целом, только крупные арахнологические депозитарии (Москва, Санкт-Петербург, Новосибирск, Пермь, Киев, Симферополь) работают более или менее стабильно. Во многих регионах, к сожалению, продолжают потерю коллекций и отдельных материалов; эти данные указаны в настоящем разделе и в биографиях арахнологов.

4.1. Зоологический музей МГУ

Коллекция Зоологического музея МГУ — крупнейшая на территории России и республик бСССР. Краткий обзор коллекции по состоянию на конец 1980-х гг. дан в книге «Два века в коллекциях Зоологического музея МГУ» (Гептнер и др., 1991).

В настоящее время общий объём коллекции паукообразных (без клещей) составляет около 200 тыс. экз., т. е. при-

мерно 40 тыс. ед. хранения (пробирок, мелких банок); 98% объёма этой коллекции составляют пауки (Aranei); скорпионы (Scorpiones), сольпуги (Solifugae), сенокосцы (Opiliones) и ложноскорпионы (Pseudoscorpiones) представлены сотнями экземпляров, а жгутохвостые (Uropygi), таргариды (Schizopeltidia), жгутоногие (Amblypygi) и ричинулеи (Ricinulei) — единично. Щупальцеходные (Palpigradi) в коллекции Зоомузея МГУ отсутствуют.

Типовая коллекция включает голо-, пара- и синтипы более чем тысячи видов из пяти отрядов паукообразных, в основном пауков. Ложноскорпионы и сенокосцы представлены примерно поровну, по 20 видов в каждом отряде; скорпионы — 5 и сольпуги — 2 видами. Инвентаризация типовой коллекции не завершена, на большую часть типов начиная с начала 1980-х гг. заведены рукописные типовые карточки, материалы которых постепенно переводят в формат компьютерного текста. Авторы видовых описаний (в случае коллективного авторства здесь приведены только первые соавторы, прочие не упомянуты): по паукам: Г.Н. Азаркина, В. Весоловска (W. Wesolowska), Э.Ф. Гусейнов, С.Н. Данилов, П.М. Дунин, К.В. Евтушенко, К.Ю. Еськов, С.Л. Есюнин, А.А. Зюзин, Н.М. Ковблюк, А.И. Кронеберг, Д.В. Логунов, Ю.М. Марусик, К.Г. Михайлов, А.А. Надольный, С.В. Овчинников, Т.И. Олигер, М.М. Омелько, А.В. Пономарёв, М. Сааристо (M. Saaristo), Л.Г. Савельева, В.И. Сычевская, А.В. Танасевич, Т.К. Тунева, В.Я. Фет, А.А. Фомичёв, Г. Шмидт (G. Schmidt), П. Ягер (P. Jäger) и некоторые другие, по сенокосцам: С.И. Лёвушкин, Й. Мартенс (J. Martens), Н.Ю. Снеговая, А.Н. Чемерис, по ложноскорпионам: С. Дашдамиров, И.И. Лапшов, В. Шаваллер (W. Schawaller), Б. Чурчич

(В.Р.М. Ćurčić), по скорпионам: А.А. Бялыницкий-Бируля, В. Лоуренсио (W. Lourenço), по сольпугам — А.А. Бялыницкий-Бируля. Заявленные к передаче в Зоологический музей МГУ типовые экземпляры пауков В.А. Гнелицы так и не переданы на протяжении более чем 20 лет.

4.1.1. Пауки

Самые старые из сохранившихся в Зоологическом музее МГУ коллекций относятся к середине и второй половине XIX в. Наиболее крупная из них — так называемая Туркестанская коллекция А.П. Федченко, собранная в конце 1860-х и начале 1870-х гг., обработанная А.И. Кронебергом и опубликованная отдельным выпуском в серии научных результатов экспедиции (Кронеберг, 1875). Объём коллекции составляет около 1200 экз. и включает типовые серии 30 видов. Эта коллекция считалась ранее утерянной и введена в научный оборот в начале 1980-х гг. Жизнеописание самого А.П. Федченко опубликовано (Леонов, 1972), описана история издания серии результатов экспедиции трагически погибшего учёного-путешественника (Валькова, 2014).

Небольшая (ок. 600 экз.) коллекция пауков Зап. Европы (преимущественно Франции) приобретена в Вене у В.С. Розенгауэра в 1860-е гг. Чуть позже поступила коллекция пауков Австралии и островов Тихого океана (ок. 220 экз.), определённых известным немецким арахнологом Л. Кохом-младшим. Эта коллекция была приобретена в Гамбурге в торговом музее Годефруа (о нём см.: Scheps, 2005). В коллекции имеются типы двух видов, описанных Кохом-младшим, остальные типовые материалы из этой коллекции находятся в Зоологическом музее университета в Гамбурге. Московская коллекция была подробно обработана в

1880-е гг. В.А. Вагнером при разработке им новой системы отряда пауков на основании строения копулятивных органов самцов (Wagner, 1888).

До сих пор не разобрана и не определена коллекция пауков из Закавказья, собранных экспедицией Н.В. Насонова в 1885 г. (около 100 экз.). Материал по сей день хранится в запечатанных баночках-бюксах с оригинальными тушевыми и карандашными этикетками.

Коллекции паукообразных в Зоомузее МГУ курировали П.Р. Фрейберг (в 1890-е гг.), Н.С. Грезе (в 1900–1910-е гг.), позднее В.И. Перелешина (1920-е гг.). Однако в 1937 г. В.И. Перелешина-Сычевская была репрессирована, активная работа с коллекциями прекратилась почти на 50 лет вплоть до начала 1980-х гг., когда куратором стал К.Г. Михайлов.

Из ранних материалов следует упомянуть обширные сборы пауков из Подмосковья, в том числе материалы Комиссии по изучению фауны Московской губернии, а также коллекции, собранные в 1920-е гг. в окрестностях Болшевской биостанции МГУ С.В. Покровским и В.И. Перелешинной. В начале XX в. в музей поступили сборы из Закавказья, частично определённые А.М. Завадским, из Канинской экспедиции Русского географического общества, определённые С.В. Покровским в 1904 г., экспедиции Б.С. Житкова на южный Ямал (определил Н.С. Грезе в 1909 г.), а в первые послереволюционные годы — из Белоруссии и Тверской области, определённые, соответственно, В.И. Перелешинной и С.В. Покровским. Значительная часть материалов, собранных в 1890–1910-е гг., хранилась в пересохшем состоянии; в 1980-е гг. эти материалы были размочены в молочной кислоте и переведены в спиртовое хранение; эта работа продолжается

и в настоящее время (методику см.: Гептнер, Михайлов, 1989).

Одной из крупных коллекций первой половины XX в. можно считать материалы, собранные В.И. Перелешинной-Сычевской на Камчатке в 1930 г. (Sytshevskaja, 1935). Объём этой коллекции свыше 1500 экз., она включает ряд редких и типы нескольких новых видов. В 1930-е гг. поступила также коллекция пауков из Туркмении, обработанная В.И. Сычевской.

Количество поступлений, начавшихся в 1980-е гг., несопоставимо с предыдущими: за последние 35 лет общий объём коллекции пауков Зоомузея вырос более чем в 10 раз. В 1980-е гг. поступили обширные сборы пауков семейства *Linurphidae* из Средней Сибири (определил К.Ю. Еськов), разных пауков с территории Звенигородской биостанции МГУ (К.Г. Михайлов), Джаныбекского стационара Лаборатории лесоведения АН СССР, расположенного на границе Казахстана и Волгоградской области России (К.Г. Михайлов, определены в 2000-е гг. при помощи Т.В. Питеркиной), Северо-Осетинского заповедника и его окрестностей (С.К. Алексеев, К.Г. Михайлов, определены частично), из окрестностей Магадана и верховий Колымы (Ю.М. Марусик). Позднее сборы стали более разрозненными и охватили практически всю территорию бывшего Советского Союза, за исключением республик Прибалтики, Белоруссии и Украины; основная часть материала поступала из азиатских регионов. В конце 1980-х гг., уезжая за рубеж, В.Я. Фет передал в музей свои коллекции из Туркменистана и других регионов Средней Азии. В начале 1990-х гг. П.М. Дунин передал свою коллекцию пауков Кавказа и Средней Азии, которая к настоящему времени переведена из временного хранения в пузырьках-пенициллинках

в постоянное. К.Ю. Еськов полностью передал в музей свою коллекцию пауков семейства *Linyphiidae*; значительная часть представителей *Linyphiidae*, определённых А.В. Танасевичем, также хранится в Зоологическом музее.

В 2000-е гг. поток новых поступлений, за исключением типовых материалов, пришлось на время сократить из-за отсутствия свободного места в хранилище. Несколько раз была проведена оптимизация пространства на полках, но расстановка и раскладка материала до сих пор сопряжена со значительными трудностями. Лишь в 2014 г. начато постепенное перемещение типовой коллекции в отдельные металлические шкафы. Однако, судя по оценкам куратора, объёма этих шкафов хватит в лучшем случае лишь для половины общего объёма этой коллекции.

Тем не менее, в 2000-е гг. в Зоомузей, помимо множества разрозненных материалов, поступили крупные коллекции пауков с Алтая (Н.В. Левина), из Тебердинского заповедника (Ф.А. Мартыновченко) и Мордовского заповедника (Е.В. Трушина). Все эти студенческие работы были осуществлены на кафедре энтомологии МГУ под руководством К.Г. Михайлова. Поступила также коллекция из Пензенской области (определила Н.Ю. Полчанинова).

Определённые материалы составляют более 80% общего объёма коллекции пауков.

За последние 10–15 лет в Зоомузей МГУ из одного московского академического института поступили смешанные неразобранные почвенно-зоологические сборы из разных регионов России и республик бывшего СССР на условиях «или выбросим — или забирайте». К сожалению, в музее нет и не предвидится ресурсов для разборки и сортировки этих коллекций.

Таксономический состав отряда в собрании Зоологического музея МГУ представлен неравномерно. В наибольшей степени это семейства пауков, характерные для Палеарктики. Очень хорошо представлены *Linyphiidae*, эта коллекция была полностью ревизована в 2014 г. и составляет к настоящему времени, без учёта типовых материалов, более 10 тыс. определённых экз., относящихся к 600 видам. Большие коллекции хранятся по семействам *Salticidae* (пауки-скакуны), *Aganeidae* (пауки-кругопряды), *Lycosidae* (пауки-волки), *Gnaphosidae*, *Thomisidae* (пауки-бокоходы), *Clubionidae* (пауки-мешкопряды), *Dysderidae*, *Pholcidae* (пауки-сенокосцы), *Philodromidae*. Всего в музее представлены более 40 семейств пауков, на фоне мирового разнообразия в 115 семейств. Куратор практикует сортировку новых, ещё не определённых материалов, по семействам, в надежде, что специалисты-систематики будут разбирать и определять эти материалы. За 35 лет работы эти надежды оправдались лишь в отношении 2–3 семейств.

В географическом отношении, самые обширные сборы пауков проведены в Подмосковье, на Кавказе, в Средней Азии, во многих регионах Сибири и Дальнего Востока. Западноевропейские коллекции немногочисленны; наиболее велики материалы из Великобритании, определённые и переданные Д.В. Логуновым. Большие коллекции из Вьетнама, собранные начиная с 1970-х гг. сотрудниками академических институтов, определены лишь фрагментарно. Не обработана коллекция с Сейшельских островов, собранная в 1980-е гг. В самые последние годы поступают материалы из Тайланда, Индии и других стран тропической Азии. Сборы из Африки, Австралии и Юж. Америки представлены незначительно. Небольшие

коллекции из Сев. Америки получены по обмену в 1980-е гг.

4.1.2. «Малые отряды»

Ложноскорпионы. Определённый материал (около 2000 экз.) поступал в 1980–1990-е гг. В первую очередь это сборы из России, с Кавказа и из Средней Азии, определённые В. Шаваллером (W. Schawaller) и С. Дашдамировым. Позднее накапливался неопределённый материал.

Сенокосцы. Коллекция определённого материала невелика. Представлены старые сборы из Подмосковья (определил Н.С. Грезе), а также материалы с Кавказа (определил Й. Мартенс, J. Martens). Небольшая тропическая коллекция (Азия, Африка, Америка) получена в 1980-е гг. от Дж. Кокендолфера (J. Cokendolpher) из США. Большие неопределённые материалы собраны в различных регионах России и республик бывшего СССР, преимущественно в азиатской части.

Скорпионы. Старые сборы определены А.А. Бялыницким-Бирулей в 1900–1930-е гг. Новые материалы поступили от Н.Ф. Васильева, В.Я. Фета и в последние годы от В. Лоуренсо (W. Lourenço). В географическом отношении представлен в первую очередь Кавказ и Средняя Азия, есть разрозненные определённые сборы из Средиземноморья, Аравии, Йемена и других стран.

Сольпуги. Старые сборы были определены А.А. Бялыницким-Бирулей в 1900–1930-е гг. В основном материал собран на Кавказе, в Средней Азии и странах Средиземноморья.

4.2. Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН (Новосибирск)

Арахнологические коллекции института (далее — ИСиЭЖ) сложились от-

носительно недавно, в 1970-е гг. Началось было положено во второй половине 1970-х гг.: это сборы Т.В. Лобановой и Т.П. Рябиковой из Зап. Сибири, учётные сборы И.Б. Кнора из Сев. Казахстана, небольшие сборы Ю.П. Коршунова с Ямала и сборы Б.П. Захарова из Приморья. С 1988 по 1999 гг. куратором коллекции паукообразных института был Д.В. Логунов, усилиями которого она выросла в количественном и качественном отношении в несколько раз; с 2000-х гг. и поныне куратор — Г.Н. Азаркина.

Общий объём коллекций составляет около 96 тыс. экз., количество единиц хранения пока оценить не удалось. Подавляющая часть коллекции — пауки (примерно 2 тыс. видов). Коллекция сенокосцев насчитывает около 5600 половозрелых экземпляров, относящихся примерно к 194 видам. Часть видов ещё ждёт точного определения или описания. Географически в коллекции сенокосцев представлены почти вся территория России, Средняя Азия и Кавказ, плюс есть материал из Европы (напр., из Болгарии, Чехии и др.) и тропиков (напр., из Вьетнама). В значительной степени представлены также сольпуги, скорпионы, ложноскорпионы, единично — ричинулеи и жгутохвостые.

Типовая коллекция пауков и сенокосцев представлена 298 видами, в т. ч. по 148 видам — голотипами и по 246 — паратипами. Общее количество типовых экземпляров — 3065, наиболее представлено семейство пауков-скаунчиков (Salticidae) — 129 видов. Авторы видовых описаний по паукам: Г.Н. Азаркина, К.Ю. Еськов, Т.В. Лобанова, Д.В. Логунов, Ю.М. Марусик, К.Г. Михайлов, А.В. Танасевич, Л.А. Триликаускас, А.А. Фомичёв и др., по сенокосцам: А.Н. Чемерис.

Благодаря большому количеству экспедиций ИСиЭЖ в Зап. Сибирь, в Туву,

на Алтай, в Казахстан, Среднюю Азию и Монголию в коллекции собран представительный материал по паукам этих регионов, частично определённый. Имеется также определённый материал из Сев. Америки (Salticidae), Европы (Бельгия, Испания и др.; разные группы), Ближнего Востока и немного из тропиков (Африка, Юго-Вост. Азия). В начале 1990-х гг. ИСиЭЖ приобрёл большую необработанную коллекцию пауков и других арахнид из Таджикистана и Вост. Казахстана от А.П. Кононенко, в 2009 г. в институт была передана большая, но только частично определённая коллекция пауков семейства Lycosidae от А.А. Зюзина. Регулярно поступает новый материал по сенокосцам от А.Н. Чемериса (Томск). В последние годы также поступает обширный материал с Алтая и с юга Кемеровской обл. (Горная Шория) от Л.А. Триликаускаса, а также с Алтая, Казахстана и Монголии от А.А. Фомичёва.

4.3. Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург)

Несмотря на то, что коллекции института (далее — ЗИН) в целом занимают первое место по представленности большинства групп животных среди депозитариев России и республик бСССР, по паукообразным они находятся лишь на третьем месте, после Зоомузея МГУ и ИСиЭЖ. Общий объём коллекций можно оценить в 80 тыс. экз., что составляет примерно 20 тыс. ед. хранения. Доля коллекции пауков составляет около 80%, скорпионы, сольпуги, сенокосцы и ложноскорпионы представлены примерно поровну, по 5% от общего числа.

Типовая коллекция паукообразных представлена примерно 500 видами, среди них на долю пауков приходится около 400 видов, а на прочие четыре отряда —

приблизительно по 25 видов на каждый. Авторы видовых описаний по паукам: Г.Н. Азаркина, Е.М. Андреева, В. Весоловска (W. Wesolowska), А.Э. Грубе (А.Е. Grube), П.М. Дунин, В.Н. Ермолаев, К.Ю. Еськов, С.Л. Зонштейн, А.А. Зюзин, В. Кульчинский (W. Kulczyński), Д.В. Логунов, Ю.М. Марусик, К.Г. Михайлов, В.И. Овчаренко, С.В. Овчинников, Т.И. Олигер, Е. Прушиньский (J. Prószyński), Э. Симон (E. Simon), С.А. Спасский, А.В. Танасевич, В.П. Тыщенко, М.Т. Штернбергс и др., по сенокосцам: В.В. Редикорцев, К.Фр. Рёвер (C.Fr. Roewer), В. Серенсен (W. Sørensen), Н.Ю. Снеговая, В. Стареньга (W. Starega), Б.П. Чевризов, А.Н. Чемерис, по ложноскорпионам: В.В. Редикорцев, по скорпионам и сольпугам: А.А. Бялыницкий-Бируля.

Пауки. Куратор — специалист по паукам В.И. Овчаренко, работал в ЗИНе с конца 1970-х по конец 1980-х гг. В более позднее время кураторство было формально возложено на сотрудников-энтомологов, обработка коллекции замедлилась. Автор настоящей статьи регулярно работает с коллекцией паукообразных ЗИНа начиная с 2000-х гг., им было написано около сотни типовых карточек и начат набор этих материалов в виде компьютерного текста.

К сожалению, арахнологические материалы Больших академических экспедиций 1770-х гг. (П.С. Паллас, С.Г. Гмелин, И.И. Лепёхин и др.) не сохранились; судя по всему, они были утрачены в тогдашней Кунсткамере уже в начале XIX в. Но так или иначе, Зоологический музей в Санкт-Петербурге был ведущим зоологическим учреждением и хранилищем зоологических коллекций Российской империи как минимум начиная с 1860-х гг. со времён Ф.Ф. Брандта, основные материалы поступали именно туда. Старейшие

сборы пауков современной коллекции ЗИНа относятся к середине XIX в.: это небольшие материалы из Персии, определённые лишь частично. Примерно к этим же временам относятся сборы пауков из сибирско-дальневосточных экспедиций Л.И. Шренка и В. Маака, определённые А.Э. Грубе (часть этой коллекции хранится также в Музее естественной истории во Вроцлаве, Польша). До сих пор не разобраны большие банки с пауками из знаменитых Центральноазиатских экспедиций под руководством Н.М. Пржевальского. Судьба другой центральноазиатской коллекции пауков, одной из нескольких, собранных Г.Н. Потаниным, сложилась иначе: перед Первой мировой войной эти материалы были отправлены в Париж на определение крупнейшему специалисту-арахнологу Э. Симону (E. Simon), который вскоре скончался. В неразберихе революционных лет никто не востребовал коллекцию обратно, она пролежала в Музее естественной истории в Париже вплоть до 1940-х гг, когда была определена и описана Э. Шенкелем (E. Schenkel). Естественно, эти материалы уже давно числятся в фондах музея в Париже.

В настоящее время около половины всей коллекции пауков ЗИНа остаётся неопределённой. Среди определённых материалов надо особо отметить коллекцию тарантулов, поступившую от П.И. Мариковского, пауков-бокоходов рода *Xysticus*, определённых А.С. Уточкиным, и конечно же большую коллекцию пауков Санкт-Петербурга/Ленинграда и окрестностей, определённых в 1910–1920-е гг. (в том числе Д.Е. Харитоновым). В 1980-е гг. поступили сборы Д.В. Логунова из Пиркулинского заповедника (Азербайджан). В 2000-е гг. после кончины Т.В. Павленко (Петропавловск-Камчатский, училась

в Ленинграде) её коллекция пауков с о. Барсакельмес передана в ЗИН.

Отдельно следует сказать о коллекции пауков Донской области, Кавказа, Казахстана и Средней Азии одного из классиков российской арахнологии С.А. Спасского, поступившей из Новочеркасска после его кончины в конце 1950-х и в начале 1960-х гг. Эти материалы поступили в ненадлежащем виде, преимущественно в больших стеклянных пробирках, закрытых корковыми пробками и залитых парафином. В результате почти вся коллекция пересохла, возможно, частично ещё при жизни самого С.А. В последние 20 лет удалось размочить лишь небольшое количество типовых экземпляров из этой коллекции, которые были изучены различными арахнологами. В целях экономии места С.А. складывал в одну большую пробирку пауков одного вида, собранных в разных локалитетах, не слишком аккуратно их этикетировав, в основном очень кратко, карандашом на клочках бумаги. Эти сильно затрудняет правильную раскладку материала. Ситуация усугубилась тем, что препараты копулятивных органов пауков этой коллекции (без которых изучение самих пауков подчас теряет научный смысл), смонтированные на предметных стёклах, хранились до 2000-х гг. отдельно и поступили в ЗИН сравнительно недавно. На мой взгляд, коллекция С.А. Спасского нуждается в особой заботе.

Основные сборы тропических пауков произведены в дореволюционные годы, и почти все эти материалы не определены. По моей визуальной оценке, среди неопределённых материалов доля коллекций с территории бывшей Российской империи составляет около 70%, прочее же — центральноазиатские и тропические сборы.

Сенокосцы. В 1930-е гг. сенокосцев в ЗИНе изучал В.В. Редикорцев, а в 1970-е гг.

— Б.П. Чевризов. Эти коллекции хорошо сохранились, в отличие от материалов, взятых на определение в 1970-е гг. Н.И. Гриценко и в основном не возвращённых. Определено свыше 80% всего материала, хорошо представлены сборы из Европейской России, есть материалы из Белоруссии и Украины.

Ложноскорпионы. В 1920–1930-е гг. ложноскорпионов в ЗИНе изучал В.В. Редикорцев. Коллекция хорошо сохранилась, представлены все регионы России и республик бСССР.

Скорпионы. В 1890–1930-е гг. скорпионов изучал А.А. Бялыницкий-Бируля. Коллекция скорпионов ЗИНа — крупнейшая в России/СССР. Помимо территории Российской империи, представлены материалы из ряда тропических регионов. Коллекция нуждается в описании.

Сольпуги. В 1890–1930-е гг. сольпуг изучал А.А. Бялыницкий-Бируля. Коллекция сольпуг ЗИНа — крупнейшая среди депозитариев России/СССР. Нуждается в описании.

4.4. Пермский государственный университет

Кафедра зоологии беспозвоночных Пермского университета, основанного в 1916 г., стала одним из арахнологических центров России благодаря переезду туда Д.М. Федотова, ранее изучавшего пауков северо-западных регионов. Учеником Федотова стал один из главных советских арахнологов того времени — Д.Е. Харитонов, проработавший в университете до конца 1960-х гг. Далее преемственность не прерывалась (см. раздел статьи по истории арахнологических исследований), в настоящее время арахнологические коллекции курирует непосредственно заведующий кафедрой доцент С.Л. Есюнин.

Объём коллекции паукообразных можно оценить примерно в 80 тыс. экз., большая часть представлена пауками, далее следуют сенокосцы.

Объём систематизированной (каталогизированной) части коллекции пауков (создан электронный каталог) — более 7 тыс. ед. хранения (один вид из одной географической точки), содержащих более 30 тыс. особей. Несистематизированная часть значительно больше. Отсутствие финансирования вынуждает значительную часть новых коллекций распределять (передавать) в другие музеи.

Кроме спиртового материала, имеется коллекция препаратов (Д.Е. Харитонов, Н.С. Ажеганова), всего около 3500 ед. хранения. Несмотря на то, что почти все препараты каталогизированы (создан электронный каталог с общими фотографиями препаратов), работа по их определению/переопределению и систематизации является задачей будущего.

Коллекция сенокосцев гораздо менее представительна. Объём систематизированной (каталогизированной) части коллекции пауков (создан электронный каталог) 186 ед. хранения (т. е. географическая точка-вид) содержащих 1.8 тыс. особей. На современном этапе новые коллекции не каталогизируются, а передаются специалистам для обработки и распределения по другим музеям.

Типовая коллекция паукообразных представлена примерно 100 видами пауков, описанных Г.Н. Азаркиной, С.Л. Есюниным, Д.В. Логуновым, Ю.М. Марусиком, К.Г. Михайловым, А.В. Танасевичем, Т.К. Туневой, Д.Е. Харитоновым.

Наиболее обширно представлены коллекции пауков различных регионов Урала, Поволжья, Казахстана, Южной и Зап. Сибири. На кафедре хранятся материалы, определённые Д.Е. Харитоновым, Т.С.

Мхеидзе, Н.С. Ажегановой, А.С. Уточкин, Н.М. Пахоруковым, С.Л. Есюниным, В.Е. Ефимиком, А.Б. Поляниным, многими молодыми арахнологами — учениками С.Л. Есюнина, а также Ю.М. Марусиком, Д.В. Логуновым, А.В. Танасевичем, К.Г. Михайловым и Г.Н. Азаркиной.

4.5. Краткий обзор других коллекций

Личная коллекция А.В. Громова временно хранится в Алматы (Казахстан), хотя владелец проживает в Германии. Представлены различные паукообразные, преимущественно собранные в Средней Азии и Казахстане, в меньшей степени в зарубежной Азии. Объем коллекции очень велик и возможно превышает 100 тыс. экз., оценить его в настоящее время не представляется возможным. Помимо сборов А.В. Громова, коллекция включает также материалы С.В. Овчинникова, переданные после его кончины из Бишкека (Киргизия). Нуждается в перевозке в надежное место хранения и в сортировке.

Личная коллекция Ю.М. Марусика (Магадан) представлена пауками и особенно велика; в настоящее время хранится в Зоологическом музее Университета в Турку и в Магадане; находится в постоянной и интенсивной обработке. Объем коллекции — не менее 1000 видов и 50 тыс. экз. пауков.

Личная коллекция А.В. Пономарёва (Ростовская область). Существует с 1970-х гг. Представлены в основном пауки, около 1500 видов, в т. ч. типовые экземпляры некоторых видов, описанных А.В. Пономарёвым. Общий объем не менее 50 тыс. экз., часть материалов не разобрана.

Очень велика коллекция пауков и сенокосцев, хранящаяся в **Симферополе** на кафедре экологии и зоологии Крымского

федерального университета им. В.И. Вернадского. Общий объем — свыше 50 тыс. экз., относящихся примерно к 1000 видов пауков. Коллекция включает паратипы 24 видов пауков и 2 видов сенокосцев. Материал из Крыма составляет около 75% коллекции. Представлены материалы из Абхазии, Краснодарского края, Адыгеи, континентальных районов Украины. Материалы из других регионов (Калмыкия, Кольский п-ов, Беларусь, Финляндия, Польша, Венгрия, Норвегия, Турция, Объединенные Арабские Эмираты, Канарские о-ва, Сенегал, США, Мексика, Чили) присутствуют фрагментарно и пока не обработаны.

Личная коллекция Н.Ю. Полчановой (Харьков). Представлены пауки. Небольшая часть материалов передана в Музей природы Харьковского национального университета и в Манчестерский музей (Великобритания), процесс передачи продолжается. В основном сборы из лесостепной и степной частей Украины, центрально-черноземных областей России, Пензенской и Тульской областей, из Испанской Наварры. Общий объем коллекции — около 640 видов и свыше 10 тыс. экз. пауков. В музее хранится 371 вид пауков, представленный 1293 ед. хранения и 3198 экз.

Личная коллекция Е.М. Жуковца (Минск). Пауки Беларуси, Карпат, Крыма и некоторых регионов России и Казахстана. Всего около 1000 видов, число экземпляров превышает 50 тыс. Типовые экземпляры отсутствуют.

Личная коллекция В.А. Гнелицы (Сумы). Представлены пауки семейства Linyphiidae Украины. Около 350 видов, число экземпляров превышает 20 тыс.

Коллекция Т.И. Олигер (Лодейное Поле, Ленинградская область). Официальный статус коллекции не установлен.

Представлены пауки Нижнесвирского (в основном) и Лазовского заповедников, всего около 500 видов, свыше 6 тыс. экз.

В **Киеве** представлены материалы, которые хранятся в личной коллекции К.В. Евтушенко (около 500 видов и 5000 экз., содержатся в пенициллиновых пузырьках, что не гарантирует длительную сохранность), и в Центральном Научно-Природоведческом музее НАН Украины (коллекция Н. Лукьянова, вторая половина XIX в.). Коллекция пауков Э. Вержбицкого, собранная на Кавказе, хранилась в основном здании Киевского университета и погибла по время пожара в годы Великой Отечественной войны.

Коллекция Института зоологии Национальной Академии наук Азербайджана (Баку). Кураторы — Э.Ф. Гусейнов (пауки), Н.Ю. Снеговая (сенокосцы). Коллекция пауков представлена примерно 400–500 видами, число экземпляров превышает 5 тыс.

Личная коллекция М.М. Федоряк (Черновцы). Хранится на кафедре экологии и биомониторинга Черновицкого национального университета им. Ю. Федьковича. Около 600 видов пауков, не менее 30 тыс. экз. Типовые экземпляры отсутствуют.

Коллекции пауков в **Риге** (Латвия) распределены между несколькими музеями. Основная часть коллекции М.Т. Штернбергса (несколько сотен видов, в основном сборы из Латвии) хранится в Зоологическом музее, подразделении Музея истории науки и техники Латвийского университета; есть также материалы в Музее природы Латвии и Институте биологии Латвийского университета. К сожалению, коллекция известного арахнолога Э. Странда, скончавшегося в 1947 г., утеряна в конце 1940-х или начале 1950-х гг.

Личная коллекция Е.В. Прокопенко (Донецк). Пауки, около 600 видов, не менее 30 тыс. экз., коллекция разобрана частично. Типовые экземпляры отсутствуют. Представлены Луганская, Донецкая, Херсонская области Украины, Карпаты и Прикарпатье.

Личная коллекция В.Е. Гурьяновой (Киев) представлена пауками, всего около 500 видов. Материал собран на Украине, в также в Воронежской и Курской областях России.

Личная коллекция С.Н. Данилова (Улан-Удэ) представлена в основном пауками Байкальского региона, не менее 500 видов. К С.Н. Данилову также поступила часть коллекции пауков М.В. Измайловой из Иркутска. Пауки некоторых семейств переданы на обработку специалистам (Salticidae — Д.В. Логунову, Linyphiidae и Lycosidae — Ю.М. Марусику, Gnaphosidae — В.И. Овчаренко). Состояние коллекции тревожное.

В **Вильнюсе** в музее университета хранятся коллекции пауков Литвы, определённые в 1930-е гг. К. Петрусевичем и Ф. Пупиской.

В **Тбилиси** коллекции пауков хранятся в Национальном музее Грузии (материалы с территории Закавказья и Закаспийской области, определённые Э. Симоном в 1890-е гг.; коллекция пауков и сенокосцев Т.С. Мхеидзе), куратор В. Пхакадзе.

Личная коллекция Н.Ю. Снеговой (Баку). Сенокосцы. Всего, вместе с материалами, хранящимися в Институте зоологии, представлено свыше 120 видов, около 15 тыс. экз.

Личная коллекция Н.И. Гриценко (Алма-Ата). Представлены сенокосцы азиатской части СССР. Ранее велись переговоры о передаче коллекции в ИСиЭЖ, ныне ситуация не ясна. Состояние тревожное.

Кафедра энтомологии Воронежского университета. Хранятся материалы по паукам, определённые Н.Ю. Пантелеевой и другими воронежскими арахнологами. Типовые экземпляры отсутствуют. Коллекция недоступна для сторонних исследователей.

Коллекция пауков **Томского университета** распределена между кафедрами зоологии беспозвоночных и защиты растений, всего представлено несколько сотен видов. В старых материалах представлены пауки, определённые в 1920-е гг. В.Н. Ермолаевым.

Коллекции пауков в **Казани** распределены между Зоологическим музеем им. Э.А. Эверсмана (менее 1000 экз.) и кафедрой зоологии и общей биологии Казанского федерального университета (около 3000 экз.). Типовые экземпляры отсутствуют.

Из зарубежных музеев наиболее крупным депозитарием пауков постсоветского пространства является **Манчестерский музей** (Manchester Museum, University of Manchester), Великобритания (куратор — Д.В. Логунов). По данным на 2016 г., коллекция музея с территории бСССР представлена не менее чем 500 видами, число экземпляров превышает 8 тыс. Представлены также паратипы 13 видов (63 экземпляра) пауков и одного скорпиона, описанных с постсоветского пространства следующими авторами: Г.Н. Азаркина, А.В. Громов, А.А. Зюзин, С.Л. Есюнин, Д.В. Логунов, Ю.М. Марусик и А.А. Фомичёв.

Небольшие, но важные коллекции хранятся также в Естественно-историческом музее Оксфордского университета (Оксфорд, Великобритания), Институте зоологии (Варшава, Польша), Музее естественной истории (Будапешт, Венгрия) и в Музее естественной истории (Вена,

Австрия). Некоторые типовые экземпляры пауков, описанных с территории бывшего СССР, переданы в 1990–2000-е гг. в Зенкенберский музей (Франкфурт-на-Майне, Германия), Зоологический музей Университета Турку (Финляндия), Зоологическое земельное собрание (Мюнхен, Германия), Естественно-исторический музей Стокгольма (Швеция) и другие депозитарии.

* * *

Общий обзор арахнологических депозитариев пост-советского пространства показывает, что значительно более половины материалов в настоящее время хранится в личных коллекциях специалистов-арахнологов, что отнюдь не приветствовалось администрацией учреждений-работодателей арахнологов ещё 20 лет назад. Помимо перечисленных выше, существует ряд небольших персональных коллекций, которые могут быть утеряны в самое ближайшее время или уже теряются. Не всегда гарантирована передача таких коллекций в государственные депозитарии, где теоретически обеспечена большая сохранность материала.

В настоящее время большинство депозитариев испытывают трудности либо с помещением, либо с персоналом (даже в ЗИНе нет арахнолога-куратора, хотя коллекция велика). Для размещения новых поступлений необходимо расширение помещений крупных депозитариев типа Зоологического музея МГУ. Возможно, нежелание принимать на хранение связано в большей сложностью содержания влажных коллекций паукообразных по сравнению с сухими энтомологическими: требуется постоянная доливка фиксирующей жидкости (75% спирт).

Среди музейных работников и тем более сотрудников тех учреждений, где му-

зейная работа является лишь сопутствующей, с каждым годом растёт и, как это ни печально, разными способами поддерживается интерес исключительно к личной научной карьере, без учёта достижений в хранительской работе. С другой стороны, далеко не все арахнологи-специалисты приучены к аккуратному хранению и этикетированию своих коллекций. Ситуацию можно охарактеризовать как тревожную.

5. Арахнологи России/СССР. Биографические справки

Биографические сведения об арахнологах постсоветского пространства в основном разбросаны по отдельным публикациям; единственная сводка (Арахнологи..., 1989) включает лишь адреса и телефоны; биографии арахнологов, связанных с Зоомузеем МГУ, приведены в книге Г.Ю. Любарского (Любарский, 2009); некоторые материалы даны в обзорной статье Ю.М. Марусика (2011).

Ажеганова Нина Сергеевна (1914–2008). Выпускница Пермского университета, ученица Д.Е. Харитоновна, в 1956–1979 гг. работала на кафедре зоологии Пермского педагогического института. Область интересов — фауна пауков Урала, в первую очередь лесостепной зоны. Кандидатская диссертация «Пауки Троицкого лесостепного заповедника» (1949). Коллекции частично утеряны, частично хранятся в Пермском университете.

Азаркина Галина Николаевна (1978). Закончила кафедру зоологии Алтайского университета в Барнауле в 2000 г. Работает в ИСиЭЖ в Новосибирске, куратор арахнологической коллекции. Область интересов — систематика пауков семейства Salticidae, фауна пауков Алтая и юга Западной Сибири; много работает в Южной Африке. Описала свыше 60 новых для на-

уки видов пауков. Кандидатская диссертация «Ревизия пауков рода *Aelurillus* Simon, 1884 (сем. Salticidae) мировой фауны» (2006). Коллекция хранится в основном в ИСиЭЖ; типовые экземпляры распределены по многим музеям, в т. ч. имеются в Зоологическом музее МГУ и в ЗИНЕ.

Андреева Екатерина Михайловна (1935–2008). Закончила университет в Душанбе (Таджикистан). Работала в Таджикистане до 1972 г., потом вышла замуж за арахнолога Е. Прушиньского (J. Prószynski) и переехала в Польшу. Область интересов — фауна пауков Таджикистана; активно собирала коллекции в этом регионе в 1966–1971 гг. Кандидатская диссертация «Фауна и зонально-экологическое распределение пауков Таджикистана» (1971). Большая коллекция пауков Таджикистана вывезена в Польшу и в настоящее время хранится в Институте зоологии (Варшава). Небольшая часть материалов осталась в России (Зоологический музей МГУ и др.).

Бахвалов Виктор Федорович (?). Работал на противочумной станции в г. Фрунзе (Киргизия). Скончался в начале 1990-х гг. Область интересов — систематика пауков семейства Araneidae и фауна пауков Киргизии. Кандидатская диссертация «Пауки-кругопряды семейства Araneidae Киргизии» (1974). Коллекции пауков хранил в домашних условиях; все материалы, в т. ч. типовые — утеряны.

Безр Сергей Алексеевич (1941–2014). Выпускник Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина (1964). Основная специальность — паразитология; доктор биологических наук (1983). Работал в Институте медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского, позднее в Институте паразитологии РАН и в Центре паразитологии Института про-

блем экологии и эволюции РАН. Арахнологией занимался в начале своей научной деятельности. Область интересов — фаунистические исследования в ряде регионов (Московская, Мурманская области). Коллекции утеряны.

Бялыницкий-Бируля Алексей Андреевич (1864–1937). Выпускник Санкт-Петербургского университета, в 1893–1930 гг. работал в Зоологическом музее в Санкт-Петербурге/Петрограде/Ленинграде; позднее репрессирован и освобождён досрочно. В 1935 г. присвоена степень доктора биологических наук. Зоолог широкого профиля. Область арахнологических интересов — систематика скорпионов и сольпуг, преимущественно Старого Света. Коллекции хранятся в ЗИНе; небольшая часть — в Зоологическом музее МГУ.

Вагнер Владимир Александрович (1849–1934). Выпускник Московского университета, в 1890-е гг. переехал в Санкт-Петербург. Зоолог широкого профиля; основатель российской школы зоопсихологии; арахнологией занимался в начале своей научной работы. Область арахнологических интересов — биология пауков; значительно опередив своё время, построил оригинальную систему семейств пауков с использованием признаков строения гениталий самцов. Магистерская диссертация «Наблюдения над *Aganaina*» (1889). Докторская диссертация «Биологический метод в зоопсихологии» (1899). Коллекции пауков и их паутиных построек до революции, по-видимому, хранились в Варшавском университете; большая часть коллекций утеряна, но сохранилось около 20 образцов паутиных построек пауков, которые в настоящее время хранятся в Институте зоологии в Варшаве.

Гнелица Валерий Анатольевич (1962 г. р.). Выпускник Киевского университета

им. Т.Г. Шевченко (1988). Работает в педагогическом университете в городе Сумы. Область интересов — пауки семейства *Linyphiidae* Украины. Кандидатская диссертация «Фауна и экология пауков семейства *Linyphiidae* лесостепной зоны Украины» (1993). Личная коллекция (см. выше).

Гольцмайер Ольга Петровна (1903–?), урожд. Дьякова. Родилась в Калуге. Выпускница Казанского университета, автор первой публикации по фауне пауков Чувашской республики (1934); позднее работала в Новосибирске. Коллекции, по-видимому, утеряны.

Грезе Николай Самуилович (1886–1941/1942). Выпускник Московского университета, оставлен при кафедре зоологии университета для подготовки к профессорскому званию. В 1918 г. отошёл от арахнологических исследований и переехал в Киев, затем работал в Харькове, где и погиб в годы немецкой оккупации. Куратор коллекции пауков Зоологического музея Московского университета в 1910-е гг. Область арахнологических интересов — фауна пауков и сенокосцев Московской губернии и других регионов. Коллекции хранятся в Зоомузее МГУ.

Гриценко Николай Иосифович (1949 г. р.). Выпускник кафедры зоологии Казанского университета в Алма-Ате (1972). В 1972–2001 гг. работал в санэпидслужбе Алма-Аты, ныне сотрудник Иле-Алатауского национального парка. Область интересов в арахнологии (1970-е гг.) — сенокосцы азиатской части СССР. Личная коллекция (см. выше).

Громов Александр Викторович (1972 г. р.). Закончил Казахский университет в 1994 г., затем работал в Институте зоологии в Алма-Ате. С 2013 г. живёт в Германии. Область интересов — систематика пауков семейства *Theridiidae*, фауна пау-

ков, скорпионов и сольпуг Средней Азии и Казахстана. Огромная личная коллекция временно хранится в Алматы (см. выше).

Грубе Адольф Эдуард (1812–1880). Выпускник университета в Кёнигсберге, работал в Дерпте (Тарту) и Бреслау (Вроцлаве). Зоолог широкого профиля. Автор работ по фауне пауков Прибалтики и Сибири (1859–1861). Коллекции сибирских пауков хранятся в ЗИНе и в музее университета Вроцлава (Польша). Местонахождение коллекции прибалтийских пауков не выяснено.

Гурьянова (Пичка) Валентина Евгеньевна (1939 г. р.). Выпускница Московского университета (кафедра энтомологии, 1961), там же была в аспирантуре и защитила кандидатскую диссертацию. Затем работала в лаборатории арахноэнтомологии Киевского университета (Канев, позднее Киев) и в Институте зоологии Национальной академии наук (Киев). Область интересов — пауки Украины и черноземной зоны Европейской России. Кандидатская диссертация «Фауна и экология пауков центральной лесостепи» (1967). Личная коллекция пауков (см. выше).

Гусейнов Эльчин Физули оглы (1973 г. р.). Закончил Бакинский университет в 1994 г. Работает в Институте зоологии Национальной Академии наук Азербайджана. Область интересов — биология и фауна пауков Азербайджана. Кандидатская диссертация «Пауки Ленкоранской природной зоны и Апшеронского полуострова Азербайджана» (1999). Коллекция пауков хранится в Баку (см. выше).

Данилов Сергей Николаевич (1957 г. р.). Выпускник биолого-почвенного факультета Иркутского университета (1982). Работает в Институте общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ). Кандидатская диссертация по клещам. По паукам активно работал в 1980–1990-е гг.

Область интересов — пауки Забайкалья. Большая личная коллекция пауков (см. выше).

Дашдамиров Сельвин Джагид оглы (1962 г. р.). Выпускник Азербайджанского университета (Баку), работал в Институте зоологии в Баку, ныне живет в Германии. Область интересов — фауна и систематика ложноскорпионов. Активно работал в 1990-е гг. Кандидатская диссертация «Ложноскорпионы Кавказа» (1996). Обработанные С. Дашдамировым коллекции хранятся в Зоологическом музее МГУ; другая часть материалов хранится в персональной коллекции.

Дунин Петр Михайлович (1952–1998). Выпускник Азербайджанского университета (Баку), работал в Институте зоологии в Баку, с 1990 г. — в Институте экологии Волжского бассейна (Тольятти). Область интересов — фауна пауков Азербайджана, позднее — Среднего Поволжья, систематика пауков группы *Harlogynae* Кавказа и Средней Азии. Описал 67 новых для науки видов пауков. Кандидатская диссертация «Пауки (*Aranei*) юго-восточной части Большого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР)» (1988). Коллекция пауков из Азербайджана и Средней Азии хранится в Зоологическом музее МГУ; типовые экземпляры также хранятся преимущественно в нём же.

Евтушенко Константин Вячеславович (1963 г. р.). Закончил Нежинский педагогический институт им. Н.В. Гоголя (1985). Работает в Институте зоологии Национальной академии наук Украины (Киев). Область интересов — пауки континентальной Украины. Кандидатская диссертация «Пауки (*Araneae*) фауны Украинского Полесья» (1991). Хранит личную коллекцию пауков.

Ермолаев Владимир Наркисович (1905–?1937). Выпускник Томского уни-

верситета, позднее работал в Красноярске, Гомеле и Орле. Доцент. Репрессирован. Область интересов — пауки Западной и Южной Сибири. Коллекция пауков частично утеряна, частично в ЗИНе и в Томске (см. выше).

Еськов Кирилл Юрьевич (1956 г. р.). Выпускник кафедры энтомологии МГУ (1979), ныне работает в Палеонтологическом институте РАН. С середины 1990-х гг. пауками не занимается. Область арахнологических научных интересов — систематика пауков семейства *Linyphiidae*. Описал 170 новых для науки рецентных видов пауков. Кандидатская диссертация «Пауки Северной Сибири (хорологический анализ)» (1986). Большая коллекция передана в Зоологический музей МГУ; там же хранится большая часть типовых экземпляров.

Есюнин Сергей Леонидович (1960 г. р.). Выпускник Пермского университета, сотрудник кафедры зоологии беспозвоночных университета, с 2013 г. — заведующий кафедрой. Область интересов — фауна пауков Урала, Западной Сибири и прилегающих регионов, а также частные таксономические исследования. Описал свыше 40 новых для науки видов пауков. Кандидатская диссертация «Пауки (Araneae) в дубравах Русской равнины: геозологический анализ» (1992). Докторская диссертация «Структура фауны и хорология пауков (Aranei) Урала и Приуралья» (2006). Коллекции хранятся в основном в Перми (см. выше); типовые экземпляры переданы Зоологический музей МГУ и другие депозитарии, сборы с Урала последних лет частично переданы в Манчестерский музей (Великобритания).

Жуковец Евгений Михайлович (1958 г. р.). Выпускник Белорусского университета в Минске (1980). Работал в Белорус-

ском НИИ защиты растений в 1984–1995 гг., с 1997 г. в частной компании на должности химика. Область интересов — пауки Беларуси, Карпат и Крыма. Крупная личная коллекция в Минске (см.).

Зонштейн Сергей Львович (1956 г. р.). Закончил биологический факультет Киргизского университета в г. Фрунзе (1978). Работал в Институте биологии АН Киргизии в 1980–1990-е гг., в 2002 г. уехал в Израиль, ныне работает в Университете Тель-Авива. Область интересов — систематика пауков группы *Mugalomorphae* и семейств *Filistatidae* и *Palpimanidae* Евразии, пауки Израиля. Кандидатская диссертация «Мигаломорфные пауки сем. *Nemesiidae* (Araneae, Orthognatha) фауны Палеарктики» (1995). Коллекции пауков с территории Средней Азии хранятся ныне у А.В. Громова в Алма-Ате (см.). Коллекция мигаломорфных пауков вывезена в Израиль.

Зюзин Алексей Александрович (1951 г. р.). Выпускник Днепропетровского университета (1973), аспирант и ученик В.П. Тыщенко. Работал в ВИЗРе (Ленинград, Пушкин, 1977–1984), затем в Биологическом НИИ Ленинградского университета, в 1988 г. переехал в Алма-Ату, где работал в Институте зоологии до 2000 г., затем перестал заниматься пауками. Область интересов — систематика семейства *Lycosidae*. Кандидатская диссертация «Пауки рода *Pardosa* C.L. Koch (Aranei, Lycosidae) Европейской части СССР» (1981). Коллекции хранятся в основном в ИСиЭЖ; фрагменты есть в ЗИНе и Зоологическом музее МГУ.

Ковблюк Николай Михайлович (1976 г. р.). Закончил Симферопольский университет им. М.В. Фрунзе (1998). Ныне работает там же. Область интересов — систематика пауков семейства *Gnaphosidae*, фауна пауков Крыма и Восточного Причерноморья. Кандидатская диссертация

«Павуки родини Gnaphosidae (Arachnida, Aranei) фауни Криму» (на укр. яз., 2006). Коллекция пауков хранится в Симферополе (см. выше), типовые экземпляры — в Зоологическом музее МГУ и других учреждениях.

Краснобаев Юрий Петрович (1962 г. р.). Выпускник Куйбышевского университета (1984). Ныне работает директором Жигулёвского заповедника. Область интересов — пауки Среднего Поволжья. Кандидатская диссертация «Экологические особенности формирования структуры аранеокомплексов в наземных экосистемах Самарской Луки» (2000). Коллекция пауков официально хранится в Жигулевском заповеднике.

Кронеберг Александр Иванович (1844–1909). Выпускник Московского университета, учитель естественных наук в Московском Николаевском институте, позднее работал библиотекарем Московского общества испытателей природы, отошёл от научной работы. Обработал Туркестанскую коллекцию А.П. Федченко по паукам; изучал морфологию ложноскорпионов. Туркестанская коллекция пауков хранится в Зоологическом музее МГУ.

Лапшов Иван Иванович (1914–1942). Студент Московского университета, погиб на фронте. Область интересов — пещерные ложноскорпионы. Типы описанных И.И. Лапшовым в 1940 г. двух видов пещерных ложноскорпионов сохранены сотрудником кафедры зоологии беспозвоночных МГУ С.И. Лёвшушкиным и переданы им в Зоологический музей МГУ в 1970-е гг.

Лёвшушкин Станислав Иванович (1935 г. р.). Выпускник Московского университета, сотрудник и доцент кафедры зоологии беспозвоночных. Зоолог широкого профиля, изучал в т. ч. пещерных сенокосцев. Кандидатская диссертация

«Пещерная фауна основных карстовых районов СССР» (1965). Типовые экземпляры сенокосцев хранятся в Зоологическом музее МГУ.

Леготай Мария Васильевна (1935 г. р.). Закончила кафедру энтомологии Ужгородского университета. Работала в университете, затем в Закарпатском опорном пункте ВНИИ биометодов защиты растений. Область интересов — пауки Карпат, пауки агроценозов Украины и Молдавии. Кандидатская диссертация «Пауки украинских Карпат» (1974, автореферат 1973). Коллекции утеряны.

Лобанова Тамара Васильевна (1928–2003). Выпускница Томского университета. Работала в Новосибирском педагогическом институте, доцент. Область интересов — пауки семейства Lycosidae Западной и Южной Сибири. Кандидатская диссертация «Пауки-волки (Aranei, Lycosidae) Западной Сибири» (1977). Коллекции частично, по-видимому, утеряны, частично хранятся в ИСиЭЖ.

Логунов Дмитрий Викторович (1962 г. р.). Выпускник кафедры энтомологии Ленинградского университета, ученик В.П. Тыщенко. Работал в Новосибирске, в Биологическом институте (в настоящее время ИСиЭЖ), с 2001 г. в Манчестерском музее, Великобритания. Область интересов — систематика пауков семейств Salticidae, Thomisidae, Philodromidae, Lycosidae, Zodariidae. Описал 330 новых для науки видов пауков. Кандидатская диссертация «Пауки семейства Salticidae (Araneae) Северной Азии» (1992). Коллекции хранятся в основном в ИСиЭЖ и в Манчестере, многие типовые экземпляры, в том числе голотипы, и другие материалы — в Зоологическом музее МГУ и ЗИНе; паратипы новых видов и сравнительные материалы распределены среди ряда европейских музеев.

Ляхов Олег Владимирович (1966–2015). Выпускник Павлодарского пединститута. Работал в государственно-коммерческих структурах. Много сделал для изучения животного мира Казахстана и Средней Азии, в последние 15–20 лет работал в области орнитологии. Область арахнологических интересов (в 1990-е гг.) — систематика пауков семейства *Philodromidae*. Коллекции хранятся в основном в ИСиЭЖ, немного в Зоологическом музее МГУ и в личной коллекции А.В. Громова (см. выше).

Мариковский Павел Иустинович (1912–2008). Родился на Дальнем Востоке, закончил Дальневосточный медицинский институт в Хабаровске. В послевоенные годы работал в Алма-Ате, в Институте зоологии. Область интересов в арахнологии — биология тарантула и каракурта. Кандидатская диссертация по биологии паука-каракурта (1941). Докторская диссертация «Ядовитые пауки тарантул — *Lycosa singoriensis* (Laxmann), 1770 и каракурт — *Latrodectus tredecimguttatus* (Rossi) 1790» (1950). Часть коллекций хранится в ЗИНе, значительная часть утеряна.

Марусик Юрий Михайлович (1962 г. р.). Выпускник кафедры энтомологии Ленинградского университета, ученик В.П. Тыщенко. Работает в Институте биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан). Арахнолог широкого профиля, много путешествует, в т. ч. за рубежом (Монголия, Иран, Турция, Индия, Шри-Ланка и др.). Описал свыше 500 новых для науки видов, 40 родов и 2 подсемейства пауков. Кандидатская диссертация «Фауна и население пауков верховьев Колымы» (1988). Докторская диссертация «Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография» (2007). Коллекции хранятся во

многих музеях мира; обладает большой личной коллекцией (см. выше); часть материалов, в т. ч. типовых, хранится в Зоологическом музее МГУ, небольшая часть — в ЗИНе и ИСиЭЖ.

Михайлов Кирилл Глебович (1961 г. р.). Выпускник кафедры энтомологии МГУ им. М.В. Ломоносова (1983). Сотрудник Зоологического музея МГУ с 1983 г., куратор коллекции паукообразных (кроме клещей). Область научных интересов — систематика пауков семейства *Clubionidae*, фауна пауков России и пост-советских республик. Описал свыше 50 новых для науки видов пауков. Кандидатская диссертация «Систематика и фауна пауков рода *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei, Clubionidae) Советского Союза» (1992). Основные коллекции, собранные и обработанные К.Г. Михайловым, хранятся в Зоологическом музее МГУ; типовые экземпляры описанных им видов распределены среди ряда отечественных и зарубежных музеев.

Морин Сергей Михайлович (1863–1941). Родился, жил и работал в Одессе. Один из учеников А.О. Ковалевского. Выпускник Новороссийского университета, позднее работал там же, в Одесском университете, получил звание профессора (1930). Зоолог широкого профиля, область арахнологических интересов — фауна и систематика сенокосцев. Коллекции утеряны.

Мхеидзе Тамара Северьяновна (1915–2007). Закончила Тбилисский университет в 1937 г., позднее работала там же, на кафедре зоологии беспозвоночных. Кандидатская диссертация защищена в Тбилиси в 1943 г. под руководством Д.Е. Харитоновна. Область интересов — фауна пауков и сенокосцев Грузии. Описала 32 новых для науки видов пауков и несколько видов сенокосцев. Коллекция хранится в Национальном музее Грузии.

Надольный Антон Александрович (1987 г. р.). Выпускник Таврического национального университета им. В.И. Вернадского в Симферополе (2009). Ныне работает в Институте морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь). Область интересов — пауки семейства Lycosidae Крыма. Кандидатская диссертация «Пауки надродины Lycosoidea (Arachnida, Aranei) Криму» (на укр. языке, 2014). Коллекции хранятся в Симферополе (см.). Типовые экземпляры в Зоологическом музее МГУ.

Ненилин Андрей Борисович (1960–1986). Выпускник Ташкентского университета, работал в Ташкенте. Область интересов — зоогеография паукообразных, фауна и систематика пауков семейства Salticidae. Коллекция хранится в Зоологическом музее МГУ и в ЗИНе.

Овчаренко Владимир Иванович (1952 г. р.). Поступил в Горьковский университет, затем перевёлся в Ленинградский университет, который и закончил в 1977 г. Ученик В.П. Тыщенко. В 1977–1992 г. курировал коллекции паукообразных в ЗИНе, затем переехал в Нью-Йорк, работал в Американском музее естественной истории до 2004 г., далее в Университете города Нью-Йорка, профессор. Область интересов — систематика пауков семейства Gnaphosidae. Описал 85 новых для науки видов пауков. Кандидатская диссертация «Пауки семейства Gnaphosidae европейской части СССР и Кавказа» (1983). Коллекции частично хранятся в ЗИНе, частично вывезены в США, фрагментарно представлены в Зоологическом музее МГУ.

Овчинников Сергей Владимирович (1958–2007). Выпускник заочного отделения Киргизского государственного университета (1990). Работал в Институте биологии АН Киргизии, куда устроился после окончания срока службы в армии в

1978 г. Помимо пауков, изучал также жуков (ряд семейств) и ос-немок (Mutillidae). Область арахнологических интересов — пауки семейства Agelenidae и группы Cribellatae. С.В. Овчинников очень много времени провёл в экспедициях, собирая пауков в Средней Азии, Турции, Иране и Пакистане. Большая часть коллекции С.В. Овчинникова хранится ныне в материалах А.В. Громова в Алма-Ате; типовые экземпляры пауков переданы в основном в Зоологический музей МГУ.

Олигер Татьяна Ивановна (1941 г. р.). Родилась в Мордовском заповеднике. Закончила биологический факультет Горьковского университета им. Н.Н. Лобачевского (1963). Кандидатская диссертация по орнитологии (1972). Работала в Лазовском заповеднике (1974–1982), ныне — в Нижнесвирском заповеднике. Область интересов — фауна и систематика пауков Приморья, позднее — фауна пауков Приладожья. Коллекции ныне хранятся у Т.И. Олигер в пос. Лодейное Поле (Ленинградская область).

Омелько Михаил Михайлович (1983 г. р.). Выпускник Дальневосточного университета во Владивостоке (магистр, 2006). Работает в Дальневосточном федеральном университете и на Горнотаёжной станции им. В.Л. Комарова ДВО РАН. Область интересов — пауки юга Дальнего Востока России. Кандидатская диссертация «Экология и распространение бродячих пауков-герпетобионтов (Arachnida, Aranei) на юге Приморского края» (2009). Коллекции хранятся на Горнотаёжной станции и в Дальневосточном университете, частично в Зоологическом музее Университета Турку (Финляндия).

Пахоруков Николай Матвеевич (?). Выпускник Пермского университета, ученик А.С. Уточкина, доцент. С 1990-х гг. на административной работе в университете.

Область интересов — фауна пауков Северного Урала. Кандидатская диссертация «Пауки Северного Урала (эколого-фаунистический обзор)» (1979). Коллекции хранятся в Пермском университете.

Питеркина (Грушко) Татьяна Владимировна (1982 г. р.). Выпускница кафедры зоологии и экологии Чувашского университета (Чебоксары, 2003). Работает в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Область интересов — фауна и экология пауков Чувашии и Северного Прикаспия. Кандидатская диссертация «Фауна и экология пауков глинистой полупустыни Северного Прикаспия» (2008). Часть коллекции пауков хранится в Зоологическом музее МГУ.

Покровский Сергей Викторович (1874–1945). Выпускник Московского университета. В 1900-е гг. работал сверхштатным ассистентом кафедры зоологии университета, позднее — в других учреждениях. Область интересов — фауна пауков ряда регионов бывшего СССР, от Московской области до п-ова Канин и Наурзумского заповедника в Казахстане. Коллекции хранятся в Зоологическом музее МГУ.

Полчанинова Нина Юрьевна (1959 г. р.). Закончила кафедру зоологии беспозвоночных Харьковского университета (1981). Ранее работала на кафедре зоологии и энтомологии Харьковского сельскохозяйственного института им. В.В. Докучаева, с 1992 г. работает в Харьковском национальном университете им. В.Н. Каразина. Область интересов — фауна и экология пауков степной и лесостепной зоны Левобережной Украины, а также черноземных областей России. Кандидатская диссертация «Пауки (Araneae) степной зоны Левобережной Украины» (1992). Основная часть материалов по паукам хранится в личной коллекции, немного — в Музее природы в Харькове и в

Манчестерским музее (Великобритания). Сборы из Пензенской области частично переданы на хранение в Зоологический музей МГУ.

Пономарёв Александр Викторович (1952 г. р.). Выпускник Ростовского университета. Работал на противочумной станции в Гурьевской области Казахстана (пос. Махамбет), затем агрономом в одном из колхозов в Белгородской области. Ныне — сотрудник Южного научного центра РАН (Ростов-на-Дону). Область интересов — фауна и систематика пауков юго-востока европейской части России, Северного Кавказа и Западного Казахстана. Описал свыше 70 новых для науки видов пауков. Кандидатская диссертация «Пауки (Aranei) Ростовской области: фауна, ландшафтно-зональное распределение» (2005). Хранит большую личную коллекцию пауков. Типовые экземпляры в основном переданы в Зоологический музей МГУ.

Прокопенко Елена Васильевна (1971 г. р.). Закончила кафедру зоологии Донецкого университета (1993), доцент университета. Область интересов — фауна пауков юго-востока Украины и Украинских Карпат. Кандидатская диссертация «Павуки (Aranei) природних та трансформованих територій південного сходу України (фауна та екологія)» (на укр. яз., 2001). Большая личная коллекция хранится в Донецке.

Редикорцев Владимир Владимирович (1873–1942). Выпускник Гейдельбергского университета, ученик О. Бючли, зоолог широкого профиля, профессор. Сотрудник ЗИНа с 1913 г. В 1930-е гг. дважды был выслан из Ленинграда, но потом возвращался; умер во время блокады. Область интересов — ложноскорпионы Старого Света. Коллекции хранятся в ЗИНе.

Рябикова Татьяна Петровна (1954 г. р.). Выпускница Новосибирского педагогического института. Работает там же (ныне педагогический университет). Область арахнологических интересов — фауна пауков семейства *Aganeidae* Западной Сибири. Кандидатская диссертация «Пауки-кругопряды сем. *Aganeidae* юга Западной Сибири» (1990). Коллекцию пауков обещает передать в ИСиЭЖ.

Савельева Лидия Георгиевна (?). Состояла в аспирантуре у В.П. Тыщенко в Ленинграде, затем работала в педагогическом институте в Усть-Каменогорске (Казахстан). В начале 1990-х гг. переклужилась на исследования по физиологии человека. Область арахнологических интересов — фауна пауков Восточного Казахстана. Кандидатская диссертация «Эколого-фаунистическая характеристика пауков Восточно-Казахстанской области» (1972). Коллекции пауков, в т. ч. типовые материалы, утеряны при переезде из Ленинграда в Усть-Каменогорск в 1970-е гг. Небольшие фрагменты коллекции хранятся в Зоологическом музее МГУ.

Сингаевский Евгений Николаевич (1982 г. р.). Закончил Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко в 2006 г. Область интересов — фауна пауков Украины. Кандидатская диссертация «Павуки (*Arachnida*, *Aganei*) Середнього Придніпров'я України: фауна та екологія» (на укр. языке, 2014). Коллекции пауков хранятся на кафедре зоологии Киевского национального университете им. Тараса Шевченко.

Снеговая Наталья Юрьевна (1972 г. р.). Закончила Бакинский университет в 1994 г. Кандидатская диссертация по простейшим (2001). Область интересов — фауна и систематика сенокосцев Кавказа и Средней Азии. Коллекция частично в Институте зоологии (Баку), частично личная (см.).

Спасский Сергей Александрович (1882–1958). Родился в Москве, выпускник Московского университета (1904) и Московского сельскохозяйственного института (1907). С 1909 г. до конца жизни работал в Новочеркасске, в Донском политехническом институте и других учреждениях региона. Профессор (1920), доктор биологических наук (1935). Выдающийся арахнолог, автор определителя пауков Донской области (1925), цикла работ по фауне пауков Кавказа, Средней Азии и Казахстана, а также очерков по биологии пауков. Большая коллекция пауков С.А. Спасского хранится ныне в ЗИНе. Описал 46 новых для науки видов пауков.

Сычевская (Перелешина) Валентина Ивановна (1901–1983). Выпускница Московского университета (1924), затем работала на Большевской биологической станции МГУ (Московская обл.), в ряде дальневосточных учреждений, в Зоологическом музее МГУ и Всесоюзном институте экспериментальной медицины. Кандидат биологических наук (1935). В 1937 г. репрессирована, в послевоенные годы работала в Средней Азии по биологии паразитических и синантропных мух. Основные арахнологические работы проведены до 1937 г. Большинство коллекций хранится в Зоомузее МГУ.

Танасевич Андрей Викторович (1956 г. р.). Выпускник Московского государственного педагогического института (1979), работал во ВНИИ охраны природы, позднее в Центре по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ныне — в Институте проблем экологии и эволюции РАН. Область интересов — систематика пауков семейства *Linynphidae* Евразии. Описал свыше 310 новых для науки видов пауков. Кандидатская диссертация «Пауки рода *Leptyphantès* Menge Северной Палеарктики» (1992).

Часть коллекции, в т. ч. значительная часть типовых экземпляров, хранится в Зоомузее МГУ.

Тунёва Татьяна Константиновна (1980 г. р.). Выпускница Пермского университета (2003). Ныне работает в Институте экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург). Область интересов — пауки Урала, особенно семейство Gnaphosidae. Кандидатская диссертация «Биоразнообразии пауков сем. Gnaphosidae фауны Урала» (2007). Небольшая личная рабочая коллекция (около 200 видов и 1000 экземпляров); материал регулярно поступает на кафедру зоологии беспозвоночных Пермского университета (см. выше).

Тыщенко Виктор Петрович (1937–1986). Выпускник и сотрудник Ленинградского университета, с 1969 г. заведующий кафедрой энтомологии, доктор биологических наук, профессор. Основная область интересов — экофизиология (фотопериодизм) насекомых; пауки — формально лишь тема дипломной работы. Но арахнологическими исследованиями и воспитанием подрастающего поколения арахнологов занимался постоянно. Автор единственного определителя пауков европейской части СССР (1971). Небольшие коллекции хранятся в ЗИНе.

Уточкин Александр Степанович (1924–1992). Выпускник Пермского университета, ученик Д.Е. Харитоновна, работал в университете, доцент, заведовал кафедрой зоологии беспозвоночных в 1972–1983 гг. Область интересов — систематика пауков семейства Thomisidae, фауна пауков Урала и прилегающих регионов. Кандидатская диссертация «Пауки семейства Xysticidae фауны СССР» (1964). Коллекции хранятся в основном в Пермском университете; обработанные А.С. Уточкиным материалы по роду *Xysticus* (Thomisidae) есть также в ЗИНе.

Федоряк Мария Михайловна (1972 г. р.). Закончила кафедру зоологии Черновицкого университета (1994). Профессор кафедры экологии и биомониторинга Черновицкого национального университета им. Ю. Федьковича. Кандидатская диссертация по биохимии. Докторская диссертация «Аранеоиндикация урбоэкосистем (на примере Украины)» (на укр. языке, 2011). Область интересов — синантропные пауки Украины, фауна пауков Буковины. Большая личная коллекция.

Фет Виктор Яковлевич (1955 г. р.). Выпускник Новосибирского университета (1976), работал в заповедниках Туркмении (Бадхызский, Сянт-Хасардагский), в 1988 г. уехал и работает в США. Область интересов — систематика скорпионов мировой фауны, ранее также фауна пауков Средней Азии. Кандидатская диссертация «Фауна и эколого-биогеографические особенности пауков Юго-Западного Копетдага» (1984). Коллекции пауков и скорпионов с территории Средней Азии хранятся в основном в Зоологическом музее МГУ.

Фомичёв Александр Анатольевич (1992 г. р.). Выпускник Алтайского государственного университета (2015). В настоящее время аспирант этого университета. Область арахнологических интересов — фауна и таксономия пауков Центральной Азии (Алтая, Монголии, Казахстана и прилегающих территорий), особенно семейства Gnaphosidae, Lycosidae, Thomisidae. Описал 16 новых видов пауков. Коллекция пауков хранится в ИСиЭЖ, в Зоологическом музее МГУ и немного в Манчестерском музее (Великобритания).

Фрейберг (Вольногорский) Павел Робертович (1864–1921). Выпускник Московского университета, куратор коллекции паукообразных в Зоологическом музее университета в 1890-е гг., потом отошёл от научной работы. Область на-

учных интересов — фауна пауков Московской губернии и других регионов Европейской России. Коллекции хранятся в Зоологическом музее МГУ.

Харитонов Дмитрий Евстратьевич (1896–1970). Выпускник и позднее профессор Пермского университета, заведующий кафедрой энтомологии (1932–1945) и зоологии беспозвоночных (1945–1958) этого университета. Степень кандидата биологических наук присвоена в 1936 г. без защиты диссертации. Выдающийся арахнолог, автор до сих пор не превзойдённого каталога пауков СССР (1932) и дополнения к нему (1936); воспитал плеяду учеников-арахнологов. Область интересов чрезвычайно широка — пауки Урала, Крыма, Кавказа и Средней Азии, систематика пауков семейства *Dysderidae* и многое другое. Описал 70 новых для науки видов пауков. Основные коллекции пауков, собранные и обработанные Д.Е. Харитоновым, хранятся на кафедре зоологии беспозвоночных Пермского университета.

Чевризов Борис Пименович (1951–1993). Выпускник кафедры зоологии беспозвоночных Московского университета. В аспирантуре в ЗИНе, затем работал во Всесоюзном институте защиты растений (ВИЗР), позднее в Магадане. Область интересов — сенокосцы европейской части СССР и Кавказа. Кандидатская диссертация «Сенокосцы (*Opiliones*) Европейской части СССР» (1981). Сохранившиеся коллекции в ЗИНе.

Чемерис Алексей Николаевич (1975), выпускник Томского университета (1997), позднее состоял там в аспирантуре, с 2000 г. работает в государственно-коммерческих структурах. Область интересов — фауна и систематика сенокосцев

Азиатской России. Коллекции по мере обработки передаёт в ИСиЭЖ.

Благодарности

Я благодарен д.б.н. В.А. Кривохатскому и д.б.н. О.Г. Овчинниковой (оба — ЗИН РАН) за содействие в работе с арахнологическими коллекциями института; к.б.н. Г.Н. Азаркиной (Новосибирск) и Д.В. Логунову (Манчестер) за уточнение сведений о коллекциях ИСиЭЖ; к.б.н. А.В. Пономареву (Ростов-на-Дону) за информацию о своей коллекции; к.б.н. Н.Ю. Полчаниновой (Харьков) за информацию о своей коллекции; к.б.н. Н.М. Ковблюку (Симферополь) за информацию о коллекции пауков в Симферополе; к.б.н. Т.И. Олигер (Нижнесвирский гос. заповедник) за информацию о ее коллекции; к.б.н. В.Н. Романенко (Томск) за информацию о коллекциях пауков в Томске, к.б.н. К.В. Евтушенко и к.б.н. В.Е. Гурьяновой за информация о коллекциях пауков в Киеве, А.В. Беспятых (Казань) за информацию о коллекциях пауков в Казани, Н.Б. Борисовой (Чебоксары) за биографические сведения об О.П. Гольцмайер. И трудно перечислить всех коллег, которые любезно предоставили мне краткие биографические сведения о себе и других арахнологах.

Отдельную особую благодарность выражаю д.б.н. Ю.М. Марусику (Магадан) и Д.В. Логунову, любезно просмотревшим рукопись этой статьи; их поправки и дополнения были очень полезны.

Материалы этой статьи явно неполны, особенно в отношении биографий арахнологов и сведений об арахнологических коллекциях. Просьба все замечания и дополнения присылать автору Михайлову Кириллу Глебовичу по электронной почте.

Литература

- Арахнологи Советского Союза (специалисты по паукообразным, кроме клещей), Справочник. 1989. / Сост. Н.М. Пахорук. Пермь: Пермск. госуд. универ. 12 с.
- Бялыницкий-Бируля А.А. 1938. Фаланги (*Solifuga*) — Фауна СССР. Нов. сер. № 17. Паукообразные. Том 1. Вып.3. Москва–Ленинград: изд-во АН СССР. 177 с., 2 вкл.
- Валькова О.А. 2014. Судьба туркестанских коллекций Ольги Александровны и Алексея Павловича Федченко — К.В. Чистяков (отв. ред.). Российское изучение Центральной Азии: исторические и современные аспекты (к 150-летию П.К. Козлова). Санкт-Петербург: Политехника-сервис. С. 86–103, 1 вкл.
- Веселова Е.М., Рывкин А.Б. 2012. Об инвентаризации биоты природных заповедников. III. Публикация результатов — Труды государственного природного заповедника «Буреинский». Хабаровск. Вып. 5. С. 20–29.
- Гептнер М.В., Иванов Д.Л., Кудряшова Н.И. и др. 1991. Коллекции беспозвоночных животных — Россолимо О.Л. (ред.). Два века в коллекциях Зоологического музея МГУ. Москва: изд-во Московск. госуд. универ. С. 36–68.
- Гептнер М.В., Михайлов К.Г. 1989. К методике восстановления эластичности организмов пересохших планктонных проб и сухих коллекций членистоногих животных — Зоологический журнал, 68 (5): 132–135.
- Кронеберг А.И. 1875. Путешествие в Туркестан А.П. Федченко. Пауки. Araneae — Известия Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, 19 (3): I–IV, 1–55, 5 табл. ил.
- Леонов Н.И. 1972. Алексей Павлович Федченко. Москва: Наука. 167 с.
- Любарский Г.Ю. 2009. История Зоологического музея МГУ: Идеи, люди, структуры. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 744 с.
- Марусик Ю.М. 2011. Итоги и перспективы изучения пауков (*Aranei*) в России и в мире. — Энтомологическое обозрение, 90 (4): 917–929.
- Михайлов К.Г. 1992. Итоги изучения фауны пауков СССР — Фауна и экология пауков, скорпионов и ложноскорпионов СССР. Труды Зоологического института АН СССР, 226 (за 1990): 127–129.
- Михайлов К.Г. 2012. *Bibliographia Araneologica Rossica 1770–2011* (Библиография по паукам России и республик бывшего СССР, 1770–2011). — Труды Русского энтомологического общества, 83 (2): 1–229.
- Михайлов К.Г. 2014. Общая арахнология. Краткий курс. Часть 1. Введение. Малые отряды. 2-е изд., испр. и доп. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 72 с.
- Редикорцев В.В. 1937. Жгутоногие — *Pedipalpi* — Зернов С.А., Кузнецов Н.Я. (ред.). Животный мир СССР. Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. Т.1. С. 529 (текст), 719 (рис.).
- Фет В.Я. 1989. Каталог скорпионов (*Arachnida*, *Scorpiones*) фауны СССР. Семейства *Chactidae* и *Iuridae*. — А.Б. Ланге (отв. ред.). Фауна и экология пауков и скорпионов. Арахнологический сборник. Москва: Наука. С. 76–98.
- Физико-географическое районирование СССР. 1968. Под ред. Н.А. Гвоздецкого. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 576 с.
- Харитонов Д.Е. 1932. Каталог русских пауков. Ленинград: Изд-во АН СССР. 206 с.
- Харитонов Д.Е. 1936. Дополнение к каталогу русских пауков — Ученые записки Пермского университета, 2 (1): 167–225.
- Christian E. 2014. A new *Eukoenenia* species from the Caucasus bridges a gap in the known distribution of palpigrades (*Arachnida*: *Palpigradi*) — *Biologia (Bratislava)*, 69 (12): 1701–1706.
- Fet V. 1990. A catalogue of scorpions (*Chelicerata*: *Scorpiones*) of the USSR. — *Rivista del Museo civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi" Bergamo*. Vol. 13 (for 1988). P. 73–171.
- Harvey M.S. 1990. *Catalogue of the Pseudoscorpionida*. Manchester, New York: Manchester Univ. Press. 726 p.
- Haupt J., Song Daxiang. 1996. Revision of East Asian whip scorpions (*Arachnida* *Uropygi* *Thelyphonida*): I. China and Japan. — *Arthropoda Selecta*, 5 (3–4): 43–52.

- Lehtinen P.T. 1967. Classification of the Cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha. — *Annales Zoologici Fennici*, 4 (3): 199–468.
- Mikhailov K.G. 1997. Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei). — *Sbornik trudov Zool. Muzeya MSU*, 37: 1–416.
- Mikhailov K.G. 2004. A brief historical overview of the development of arachnology in Russia. — D.V. Logunov, D. Penney (eds.). *European Arachnology 2003. Proc. 21st Europ. Colloq. Arachnol.*, St.-Petersb., 4–9 Aug. 2003. Moscow: KMK Sci. Press Ltd. Pp. 21–34.
- Mikhailov K.G. 2013a. Advances in the study of the spider (Aranei) fauna of Russia and adjacent regions: a 2011 update. — *Arthropoda Selecta*, 22 (1): 47–53.
- Mikhailov K.G. 2013b. The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist. — *Arthropoda Selecta. Supplement 3*. 262 p.
- Scheps B. 2005. Das verkaufte Museum. Die Südsee-Unternehmungen des Handelshauses Joh. Ces. Godeffroy & Sohn, Hamburg, und die Sammlungen “Museum Godeffroy”. — *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg. Neue Folge*, 40: 1–307.
- Schilthuisen M., Vairappan ChS., Slade E.M., Mann D.J., Miller J.A. 2015. Specimens as primary data: museums and ‘open science’. — *Trends of Ecology & Evolution*, 30 (5): 237–238.
- Starega W. 1978. Katalog der Weberknechte (Opiliones) der Sowjet-Union. — *Fragmenta faunistica. Warszawa*, 23 (10): 197–241.
- Sytshevskaja V.I. 1935. Etude sur les Araignées de la Kamtchatka. — *Folia zoologica et hydrobiologica*, 8 (1): 80–103.
- Tarnani J. 1889. Sur les collections de Thélyphonides de quelques musées russes. — *Zoologischer Anzeiger*, 12: 118–122.
- Wagner W. 1888. Copulationsorgane des Mänschens als Criterium für die Systematik der Spinnen. — *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, 22: 3–132 + tab.I–X.
- Westring N. 1861. *Araneae Svecicae*. Gothoburgi: Sunter et Litteris D.F. Bonnier. 614 p.
- World Spider Catalog. 2015. World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 16, accessed on 19.10.2015.

Табл. 1. Число видов в отрядах паукообразных мировой фауны (по: Михайлов, 2014).

Table 1. Species number in the arachnid orders of the world fauna (after Mikhailov, 2014).

Отряд	Число видов	Отряд	Число видов
Scorpiones	2126	Acariformes	41939
Uropygi	110	Parasitiformes	12311
Tartarides, Schizomida	267	Holothyrida	27
Amblypygi	163	Opilioacarina	35
Palpigradi	87	Итого по клещам	54312
Pseudoscorpiones	3533	ВСЕГО 113212	
Solifugae	1113		
Opiliones	6534		
Ricinulei	61		
Aranei	44906		
Итого по паукообразным (без клещей)	58900		

Табл. 2. Видовое разнообразие отрядов паукообразных (без клещей) фауны России и республик бСССР (в скобках указана доля в мировой фауне).

Table 2. Species diversity in the arachnid orders (without ticks) of the fauna of Russia and republics of ex-USSR (percent of the world fauna indicated in brackets).

Отряд	Фауна России	Фауна республик бСССР	Источник
Scorpiones	4 (0.19)	18 (0.85)	В.Я. Фет, личное сообщ.
Uropygi	?1 (?0.61)	?1 (?0.61)	Редикорцев, 1937
Palpigradi	0	1 (1.15)	Christian, 2014
Pseudoscorpiones	48 (1.36)	144 (4.08)	Ориг.
Solifugae	1 (0.09)	62 (5.57)	А.В. Громов, личное сообщ.
Opiliones	87 (1.33)	178 (2.72)	Ориг.
Aranei	2366 (5.27)	3340 (7.44)	Mikhailov, 2013

Табл. 3. Видовое разнообразие семейств пауков на территории постсоветского пространства (в скобках указана доля в фауне бСССР).

Table 3. Species diversity in the spider families on the territory of the post-Soviet realm (percent of the ex-USSR fauna indicated in brackets).

Семейство	Число видов	Семейство	Число видов	Семейство	Число видов	Семейство	Число видов
Linyphiidae	986 (29.52)	Zodariidae	28 (0.84)	Mimetidae	8 (0.24)	Zoropsidae	3 (0.09)
Gnaphosidae	375 (11.23)	Liocranidae	26 (0.78)	Oecobiidae	7 (0.21)	Mysmenidae	2 (0.06)
Lycosidae	351 (10.51)	Hahnidae	23 (0.69)	Sparassidae	7 (0.21)	Palpimanidae	2 (0.06)
Salticidae	340 (10.18)	Pholcidae	22 (0.66)	Zoridae	7 (0.21)	Prodidomidae	2 (0.06)
Thomisidae	181 (5.42)	Corinnidae	20 (0.60)	Hersiliidae	6 (0.18)	Theridiosomatidae	2 (0.06)
Theridiidae	172 (5.15)	Titanoecidae	20 (0.60)	Uloboridae	6 (0.18)	Cithaeronidae	1 (0.03)
Araneidae	128 (3.83)	Cybaeidae	15 (0.45)	Anyphaenidae	5 (0.15)	Ctenidae	1 (0.03)
Clubionidae	113 (3.38)	Nesticidae	15 (0.45)	Atypidae	5 (0.15)	Dipluridae	1 (0.03)
Philodromidae	93 (2.78)	Nemesiidae	13 (0.39)	Eresidae	5 (0.15)	Leptonetidae	1 (0.03)
Dysderidae	90 (2.69)	Amaurobiidae	12 (0.36)	Oonopidae	5 (0.15)	Sicariidae	1 (0.03)
Agelenidae	82 (2.46)	Pisauridae	12 (0.36)	Scytodidae	5 (0.15)	Synsphyridae	1 (0.03)
Dictynidae	73 (2.19)	Filistatidae	9 (0.27)	Segestriidae	4 (0.12)		
Tetragnathidae	42 (1.26)	Oxyopidae	9 (0.27)	Ctenizidae	3 (0.01)		
Всего 3340 (100)							

Табл. 4. Видовое разнообразие пауков фауны России и республик бСССР.
Table 4. Species diversity of the Aranei of the fauna of Russia and republics of ex-USSR.

Регион	Площадь (кв. км × 10³)	Число видов
бСССР	22400	3340
Россия	17075.4	2366
Эстония	45.1	511
Латвия	64.5	419
Литва	65.2	445
Беларусь	207.6	431
Украина	603.7	1008
Молдова	33.7	292
Грузия	69.7	520
Азербайджан	86.6	663
Армения	29.8	136
Казахстан	2717.3	966
Узбекистан	447.7	331
Туркменистан	488.1	394
Кыргызстан	198.5	479
Таджикистан	143.1	318

Табл. 5. Видовое разнообразие фауны пауков основных физико-географических регионов бСССР.

Table 5. Species diversity of the Aranei of the fauna of principal physiographic regions of ex-USSR.

Регионы	Число видов
Атланти-Арктическая область	2
Фенноскандия	557
Русская равнина	1362
Новая Земля	24
Урал	799
Карпаты	537
Крым	520
Кавказ	987
Армянское нагорье	233
Копетдаг	247
Горы Средней Азии	915
Пустыни Средней Азии	401
Казахстанский мелкосопочник	172
Западная Сибирь	664
Средняя Сибирь	669
Горы Южной Сибири	1022
Северо-восточная Сибирь	410
Континентальный север Дальнего Востока	449
Камчатка	240
Северные Курилы	82
Командорские о-ва	20
Континентальный юг Дальнего Востока	864
Сахалин	363
Южные Курилы	170

THE TENDELIC THESIS, INTERDISCIPLINARITY, AND EARTH SYSTEM SCIENCE: HOW NATURAL HISTORY COLLECTIONS UNDERPIN GEOBIOLOGY

Fenton P.D. Cotterill

Department of Earth Sciences, University of Stellenbosch; fcotterill@gmail.com

The Tentelic Thesis explicates the attributes and roles of collections of preserved natural science specimens in epistemology. Combining the Latin roots *Tena* (to hold) with *Tela* (a web), tentelism describes how specimens inform the sciences; specimen preservation maintains the fecundity, fidelity and veracity of both existing and future knowledge. Natural science collections preserve tentelic specimens as the focal sources of scientific verification and innovation.

The tentelic attributes of specimens hold two interfacing roles in the changing landscape of science. They maintain the veracity of existing knowledge; and they equally catalyse new discoveries across the frontiers of scientific exploration. Alongside verifying and refining published knowledge, tentelic specimens are centrally positioned to support and inform a spectrum of unanticipated discoveries.

The maturation of 21st century science expands and elevates the core roles of collections in generating knowledge. Burgeoning refinements in analytical methods enable new insights from old specimens. Advances in methods developed in the Earth and life sciences are exemplified in how analytical instrumentation quantifies minerals, biochemicals and organismal structure at the molecular scale. These advances hinge on refinements of the Principles of Specificity, which increase the resolution and precision of scientific methodologies. Continuing advances in genomics and geochemistry open up new opportunities to explore collections, and in driving the emerging integration of the earth and life sciences, increase the relevance and scope of the Tentelic Thesis. I argue these developments are focused in the emergence of geobiology, which consolidates Earth System science.

Geobiology creates unprecedented opportunities to integrate tentelic information in biodiversity collections into a geological framework. This is because the chain of epistemic dependency extends from collections through natural history to support earth system science.

Collecting and preserving are still the core operations in natural history, ever since these roles became established in the 19th century. To avoid

repeating past mistakes, we need to understand the significance of this emerging consolidation of natural history, because the triumphant voyage of the sciences through the 20th century carried natural history as a barely tolerated stowaway.

Continuing progress in analytical applications by improving access to collections, is set to expand applications of tenetic evidence across Earth systems. The emergence of geobiology teaches us how the armamentarium of molecular tools opens up unforeseen opportunities: empowering re-examinations of old specimens that allow us to ask entirely new questions. The history of science reminds us that we can only guess at future methods and questions. The challenges of Earth Stewardship in the Anthropocene underscore the importance of this quest, especially where it bears on the ecological integrity of Earth's Critical Zone and biodiversity conservation.

ТЕНТЕЛИЧЕСКИЙ ТЕЗИС, МЕЖДИСЦИПЛИНАРНОСТЬ И СИСТЕМА НАУК О ЗЕМЛЕ: КАК ЕСТЕСТВЕННОНАУЧНЫЕ КОЛЛЕКЦИИ ПОДДЕРЖИВАЮТ ГЕОБИОЛОГИЮ

Фентон П.Д. Котгерилл

Тентелический тезис эксплицирует характеристики и значение естественнонаучных коллекций в эпистемологии. Объединяя латинские корни *tena* (удерживать) и *tela* (паутина), тентелизм подчёркивает информационное значение коллекционных экземпляров в науке: их сохранение обеспечивают плодотворность, точность и истинность как существующего, так и будущего научного знания. Естественнонаучные коллекции обеспечивают сохранение тентелических экземпляров в качестве ключевых средств верификации прежнего и получения нового научного знания.

Тентелические атрибуты экземпляров выполняют две сопряжённые функции меняющегося научного ландшафта. Они поддерживают истинность имеющихся знаний и вместе с тем катализируют новые открытия в междисциплинарных научных исследованиях; это является наиболее значимым атрибутом музейного экземпляра.

Созревание науки XXI в. расширяет и повышает ключевую роль коллекций в формировании знаний. Расширяющиеся возможности аналитических методов в науках о Земле и жизни позволяют извлекать новое знание из старых экземпляров, относящиеся к минералам, биохимическим и организменным структурам на молекулярном уровне. Эти достижения зависят от уточнённой трактовки принципа специфичности, который увеличивают разрешающие возможности и точность научных методологий. Новые методы геномики и геохимии открывают новые возможности для изучения коллекций, повышая актуальность и масштабы тентелического тезиса прежде всего там, где происходит объединение наук о Земле и жизни. Это объединение знаменует собой появление геобиологии как важного раздела наук о Земле.

Геобиология открывает беспрецедентные возможности для интеграции тентелической информации, содержащихся в коллекциях по биоразнообразию, в геологический контекст. В этом проявляется эпистемическая всеобщность геобиологии, вовлекающей коллекции в развитие наук о Земле.

Сбор и сохранение коллекций по-прежнему имеет то же ключевое значение в естественной истории, которое утвердилось в XIX в. Чтобы избежать повторения прошлых ошибок, мы должны понять новое консолидирующее значение естественной истории, отодвинутой на периферию естествознания в XX в. в основном вследствие доминирования молекулярной биологии и экологии.

Рост наук о Земле, и в частности геобиологии, повышает значение естественнонаучных коллекций. В XXI в. они позволят наукам о Земле и жизни количественно оценить темпы и формы развития Земли.

Прогресс в области аналитического инструментария повышает доступ к коллекциям, что расширяет применение тентелических данных по всем земным системам. Появление геобиологии показывает, каким образом разработка новых молекулярных методов открывает невиданные возможности: новые исследования старых коллекционных материалов позволяют задавать совершенно новые вопросы. История науки учит нас, что мы можем только догадываться о будущих методах и вопросах. Современный этап активного освоения планетарных ресурсов, открывающий начало антропоцена, подчеркивает важность изысканий, тесно связанных с экологической цельностью критической зоны Земли и сохранением биоразнообразия.

1. Introduction

“The generation of diversity by cladogenesis furnishes every population with a unique set of historical legacies. In this sense an organism is a living record of its own history. In addition to whatever other values it may have, it has the same value as any other historical document. The loss of the Stellar sea cow and the Adam-and-Eve orchid were the same kind of loss to historical scholarship as the burning of the library at Alexandria”.

(Williams, 1992, p. 76)

Earth system processes interlink exosphere, hydrosphere, biosphere, geosphere, and the magnetosphere, and Life holds a pivotal role in their interplay; since Archaean times, abiotic and biotic processes have shaped the geobiology of the Critical Zone. Understanding these phenomena endorses interdisciplinary research. More critically, demands for credible research prescribe that

scientists collect and preserve specimens; whether specialist or interdisciplinary, any study of any facet of this complexity depends fundamentally on collections of organisms and minerals: comprising the vast diversity of objects preserved in natural science collections. What underlying epistemic relationships link all natural sciences so tightly to these preserved specimens?

The Tentelic Thesis explicates the roles of preserved natural science specimens in generating and maintaining reliable knowledge of the natural world in all its complexities. In any science, collecting, analysing and reporting observations and any other data carries fundamental responsibilities. These activities interrelate the: (1) qualities of primary data, especially veracity of observations; (2) independent and recurring reappraisals to verify data authenticity; (3) enable consen-

sibility among all data informing scientific knowledge; and (4) collections propagate epistemic fecundity by availing new observations on old specimens. These core epistemic standards prescribe why scientists continue to build on the great collections assembled since the dawn of the Enlightenment.

Today, we continue to collect and preserve specimens in order to vouch for published data, and our ongoing studies of established collections yield new data. The billions of specimens comprising the World's collections vouch for the veracity of the web of primary, baseline knowledge, and ultimately underpin the scope and robustness of nomothetic knowledge (Cotterill, Foissner, 2010). The state of 21st century science makes it timely to reevaluate the irreplaceable roles and values of natural science specimens. Genomics and geobiology and earth system science stand out in reshaping the landscape of all the natural sciences; and we need to ask how these impacts change the sphere of causal influence in which specimens maintain and advance sensible science. The answers turn out to hold major implications for the relevance of the Tentelic Thesis.

We first need to outline the broader context of this paper, by revisiting the significance of natural science collections. Inclusive of their diversity of biotic and abiotic specimens, natural science collections deal in historical contingency. Natural history empowers scientists with the universal suite of theory and methods to integrate historical evidence preserved in tissues, genomes and minerals. The science of natural history interlinks each of the world's natural science collections — each node a library — into a vast system of knowledge. This situation where all biotic and geological phenomena are ultimately the result of contingency, caused by events in Earth history, explains why the epistemology of biology and geol-

ogy depends in fundamental ways on collections.

Each of the myriad of specialized collections in scientific institutions comprises many different objects in its respective denomination (where object is a specimen of any historical provenance); here I inject the term 'denomination' deliberately; in a natural science, it is the provenance of a collection of objects that prescribes its denomination. As the outcomes of their individual phylogenetic, biogeochemical, or geochemical histories, the derived affinities of objects stand out in two complementary facets of their uniqueness — both shaped by natural history. The currency of denomination is set within outer phylogenetic affinities of historical provenance (e. g. Mammalia, Mollusca or Mantophasmatoidea, or mantle, extraterrestrial, igneous or sedimentary, Himalayan metamorphic). As samples of natural individuals that have evolved in the earth system, specimens form clusters of related populations affiliated by their shared origins. We are familiar with the individual collections of Insecta, Arachnida, Mollusca and Bryophyta, as equally as we distinguish complementary collections of living and fossil Mollusca, and the Apollo collections of Moon rocks. Analogous to biological individuals (species and phyla), a metamorphic, igneous, or sedimentary rock has a unique origin in geological history. Thus, complementing its palaeontological collections, a geological department will house collections of meteorites alongside the specimens of igneous, metamorphic and sedimentary rocks. Their respective dominations collectively vouch for objects of diverse provenance.

The fundamental epistemic roles of preserved specimens are highlighted in how they maintain and improve the precision of taxonomy. This indivisible interdependency of naming and classification demonstrates

how all facets of all biological and geological knowledge ultimately trace back to one (or more) specimens as unique tentelic sources of verification. Equally, an accurate taxonomy maintains consensible knowledge in supporting communication of accurate and precise information. Consensibility is a core credential of credible science (cf. Ziman, 1978; Cotterill, 1999, 2002a).

These few examples, set within the myriad, illustrate how the strictures of historical origins dictate why scientists must collect and preserve. Nevertheless, we must probe deeper to explain why collections qualify as such remarkable and irreplaceable resources informing science and civilizations. Here, fortuitously, we can start from the platform established on the principle of historical contingency, which undergirds and distinguishes natural history as a core science. And this is where the Tentelic Thesis explains why each natural science specimen stands apart as a unique and irreplaceable object. It further explains the unique epistemological processes entailed in specimen preservation. The Tentelic Thesis is grounded in the principles of historicity; inexorably, the epistemological attributes of the specimen reflect on the unique attributes of its ontology — encapsulated in its origins.

What is the relevance of the Tentelic Thesis to the natural sciences as a whole? The credibility of a scientific theory is determined by its ability to explain one (or more) set of generalities. Any generality described by a scientific theory comprises a cluster of idiographic data. The veracity of each individual data point sets deeper controls on the validity of an interpreted generality and thus a theory. As scientists, we undertake critical checks on data veracity. This is (or should be!) a fundamental epistemological operation, whereby scientists discover, derive and test theories.

A pertinent example is how the accuracy and precision of palaeoclimatic curves are determined by their summaries of series of collated data points, quantified by different specialists in analyses of sediment and ice cores. The need for independent and/or future checks of individual measurements of proxies (e. g. stable isotopes) and biostratigraphic markers (including taxonomy of marine organisms) demand that investigators facilitate opportunities for independent researchers to examine the primary sources of data. In this particular example, it is the drill core maintained in a geological collection. The strictures of historicity engender these fundamental epistemological challenges. The inescapable constraints embodied in the nature of historical processes are pervasive: with widespread and multitudinous impacts. They can be summarized in the statement of ‘the ubiquitous of uniqueness’. Fundamentally, they explain why scientific specimens preserved in collections enable repeated referrals and follow ups by independent researchers, each affiliated to their specialities. Tentelism dictates why space, earth and life scientists must collect and preserve specimens, wherever they seek to elucidate historical phenomena.

What is the derivation of the word “tentelic”? Formulation of this argument (Cotterill, 1995, 1997a, 1999, 2002a), lead from my surprise in discovering science had no succinct, pithy concept, with which to describe the formal roles of preserved specimens in maintaining the veracity of scientific knowledge. I proposed the complementary neologisms, *tentelic* and *scientela*:

“...such that a preserved, correctly documented specimen preserves tokens of tentelic information; and so contributes a unique detail of reliable information to a web of knowledge assembled by biologists about life. Such tokens of tentelic information include its occurrence, identity, and age. The neologism,

scientela, describes this composite web of authentic knowledge about biodiversity, built of tentelic information. Singular properties of the scientela are consensibility and authenticity, where authenticity is built from reliable and representative tokens of tentelic information. Literally, the scientela is the “web of knowledge”, while the verb, tentela means “to hold together the web of knowledge”. The most critical epistemological contribution in biology of preserved specimens is their operation as tentelic tokens of reliable information” (Cotterill, 2002a, p. 254).

Building on the above, a synthesis of subjects structure this essay to revise the ultimate scope of the Tentelic Thesis. They all have a major bearing on the credentials of natural history, re-establishing its scientific status in the 21st century, despite its neglect and eclipse across science through the latter half of the 20th century. This history of its shifting status deserves to become generally known, and has major lessons for we teach and support science.

Moreover, belated scrutiny of the Eclipse of Natural History across the life sciences highlights the credentials of molecular biology and proteomics — and geochemistry — in shaping the New Molecular Natural History. Maturation of the methodology of these sciences positions them to make widespread and fruitful uses of natural science collections; moreover, studies of molecular biodiversity are beholden to collect and preserve vouchers of their individual subjects. This new natural history cannot ignore the fundamental roles of tentelic specimens in vouching for “Molecular Fingerprints of the Evolving Earth”.

All in all, mainstream science can no longer afford to treat natural history as at best a peripheral curiosity. Those 21st century scientists seriously committed to understanding Earth history require multiple bodies of evidence of biotic and abiotic phenomena.

Combining the epistemological attributes of natural history with the raw data and tentelic support of collections is pivotal to make sense of the tempo and mode of the spectrum of evolutionary events.

This argument opens up a more ambitious goal to examine how the Tentelic Thesis interfaces with the earth sciences, especially where evidence preserved in biodiversity collections interfaces with geological evidence—in a geobiological context. Set in the milieu of the challenges and expansion of 21st century science, the rise of geobiology broadens the roles of tentelic specimens in supporting and consolidating explorations of the evolving Earth. This broader overview must also embrace the developments in genomics and Earth System Science (as defined by Earth System Sciences Committee, 1988; Condie, 2005; Dadson, 2010). Anthropogenic impacts on Earth System underwrite the timeliness of geobiology. All these developments underscore why the future for natural science collections is so exciting and rich in opportunity.

Overall, the development of geobiology is interlinking several previously independent arenas of scientific research. Here, I define a link as the epistemological connection between two or more scientific disciplines and/or subjects. Such links between the more remote of these disciplines are yielding the most exciting discoveries in geobiology. Natural science collections are key to support these interdisciplinary developments.

This global overview confers two further benefits. One, it enables us to integrate a vast cluster of associated disciplines into the framework of Earth System science. Second, the spatial domain of the biosphere sets the real world framework to evaluate the overall relevance of all natural science collections, including geological specimens originating in the abiotic geosphere and outer space. To-

gether, this synthesis positions us to appreciate unique roles preserved specimens hold throughout the epistemology of the natural sciences. Moreover, it follows that no science engaged in the quest to understand any facet of biospheric complexity, nor the complexity of the evolving Earth System, can ignore the fundamental epistemological principles embodied in the Tentelic Thesis. Its epistemological breadth integrates the earth and life sciences. These indivisible causal links, exemplified in geobiology, straddle Earth System science. The latter's interdisciplinary scope subsumes all the geological and biological sciences.

My review of these topics unfolds through two main sections. Part I describes the credentials of the Tentelic Thesis and the status of Natural History. I ask how the main focus of scientific research through the 20th century caused the eclipse of this core science across academia. Part II examines how refinements in resolution and precision in the instrumentation of 21st century science catalyse the burgeoning integration of the earth and life sciences. The new research opportunities driving this groundshift across the natural sciences open up many new uses for old specimens. They expand the scope of the Tentelic Thesis.

2. The Tentelic Thesis, the state of natural history and eclipse from science

2.1. Tentelic specimens: information preservation into the future

The series of papers that developed the Tentelic Thesis (Cotterill, 1994, 1995, 1997a, 1999, 2002a; Cotterill, Dangerfield, 1997; Cotterill, Foissner, 2010) spelt out the keystone roles of natural science specimens in epistemology. In summary:

Specimens preserve complex information. Each multicellular organism is unique

(Cotterill, 2002a; Mayr, 2004) and each biological specimen is an original sample from a population comprising organismal biodiversity. In its preserved form, a specimen is the best known means to preserve the complex information represented in its genetic and phenotypic traits (Cotterill, 1995, 1997a). New opportunities to study previously inaccessible properties of specimens (especially their preserved molecules) now allow unprecedented insights into biological variety. These continue to be facilitated by technological developments. Given novel accessibility to the properties of specimens, it is difficult to predict future uses and thus categorise values of specimens based solely on their current uses.

Historical information preserved in collections ramifies through science. The individual constitution, together with a singular origin in time and space, confers a unique historicity on each specimen. Replacement of a specimen is impossible. Different groups of specimens, originally studied within their respective sub-disciplines, are equally essential in many other life sciences. For example, present uses of botanical specimens extend beyond floristics; they are the sources (and refutable vouchers) of biogeographical, systematic, ecological, and biochemical information, which interrelate with numerous other domains of biological knowledge.

Information derived from natural science specimens maintains knowledge. In addition to the myriad of uses of specimens throughout the life sciences, their preservation maintains data quality. This is critical. For biologists to disseminate knowledge about organisms, such as individual plant species, taxonomies allow disparate facts to be collated, compared, synthesised, and also refuted. In epistemological terms, taxonomies maintain consensibility (see Ziman, 1978) across sciences and wherever else knowledge

is applied. Here, types vouch for Linnaean binomials to allow universal communication of disparately derived data. Underpinning the construction and maintenance of taxonomies, preserved specimens are fundamental to authenticate independently derived facets of information - whether an identity, relationship or other property published about an organism and its circumstances of existence. These epistemological functions of specimens, as unique sources of historical information, underpin a web of consensible knowledge about the living world. Tentelism establishes the unique role of specimens in science.

Tentelic attributes of specimens operate in multifarious ways. For example, integral to vouching for all natural history data of individual species, all these values are magnified by the dependency of biodiversity maps on collection coverage; every georeferenced geographical record matters in reconstructions of biogeographical patterns. The many, acute gaps in distributional data weaken the coverage of biodiversity maps. This uncompleted state of knowledge — the Wallacean Enterprise — is embodied in the acute deficiencies in our knowledge of species' distributions. It endorses unprecedented biodiversity surveys (cf. Lomolino, 2004; Herkt et al., 2016). In short, the primary roles held by specimens in shaping the Tentelic Thesis undergird all subdisciplines of biology and geobiology: wherever we explore any facet of the Critical Zone in the evolving Earth System.

2.2. The path to the Tentelic Thesis

Before delving further into how collections relate to Earth System complexity, it is useful to summarize the origins of the Tentelic Thesis. This summary helps to place natural science collections and natural history into the context of modern science.

Early in 1992, in no lack of crisis, my interest in natural science collections came to

a head. I soon realized the very real threats to the continued existence of these collections, and associated taxonomic expertise, are embodied in the metaphor of the Alexandrian Tragedy — irreplaceable losses of scientific libraries preserving unique evolutionary information. Its impacts across the sciences are multifarious (Cotterill, 1997a,b). The impacts on biodiversity research and taxonomy are appropriately termed the Taxonomic Impediment (Hoagland, 1996; Dubois, 2010). Grappling with these issues as Curator of Mammals, employed in the Natural History Museum of Zimbabwe, Bulawayo (NMZB), I soon realised the magnitude of a global crisis.

The obvious route to raising appreciation of collections lay in presenting a counter argument. Such an explication had to elevate the values of collections and all dependent science in the eyes of funders and administrators. The quest for this argument highlighted the fundamental questions asking what collections stood for. What is the real scientific value of a natural science specimen? Is natural history a science, and if yes, why? What are the ontological and epistemological credentials of natural history? Most pertinently, how do collections fit into the epistemology of science?

Burrowing into the philosophy of science, my quest for answers ransacked the literature of museum based journals and the life sciences. The few articles on values of collections in museum-focused journals shed little real light beyond the alarm and handwringing: replete in repeated complaints and frustrations. Nevertheless, the role of specimens as vouchers of data, and their support of taxonomy stood out as relatively well known — but only among a minority of museum-based scientists. I gained some traction from stimulating discussions at the UNEP Expert Conference on Biodiversity (Trondheim), and then soon after,

when I passed through Cambridge in June 1993. On Trinity Street, in the famous Heffers Bookshop, my eye fell on *Natural Selection: Domains, levels and Challenges* by George C Williams (1926–2010); alongside the lucid, highly influential *Adaptation and Natural Selection* (Williams, 1966), both books rank as classics in evolutionary biology. The insights and principles they espouse are ever more relevant to navigate the complexities thrown up in the natural sciences. Yet, today, I am shocked at the number of younger biologists, who have never heard of either book!

In emphasizing the significance of the Codical Domain of genetic inheritance, Williams (1992) defined and named Dretske's Principle to fix the lack of a principle explaining the conservation of information (in contrast to the conservation of matter). The bibliography cited the two key works by Dretske (1981, 1985). Soon, I was able to extrapolate on Dretske's philosophy. Now I was positioned to explicate the semiotic roles of preserved specimens in the epistemology of the natural sciences: with universal implications for all scientific operations (Cotterill, 1995, 1996, 1997a, 1999; Cotterill, Dangerfield, 1997; Cotterill, 2002a, 2003). Subsequent philosophical work on the species problem (Cotterill, 2002b, 2003a,b, 2006; Cotterill et al., 2014) uncovered the wider scope of tentelism; where the ubiquity of uniqueness underpinning the Tentelic Thesis interfaces with Michael Ghiselin's Individuality Thesis (Ghiselin, 1997; 2005a,b).

But to return to the mid-1990s, Williams cited the infamous conflagration of the Libraries of Alexandria as a metaphor of extinction. His highlighting the loss of unique evolutionary information struck a Pavlovian chord; especially when my relentless quest for context was rewarded yet again. Returning to Heffers Bookshop in Cambridge the

following year, I discovered Ayres (1994). Ayres extended information theory to integrate evolutionary economics with ecology, and much else besides; notwithstanding its deficiencies, this work remains an exemplary example of interdisciplinary synthesis. The opening phrase in the book leapt out at me — “Evolution as Accumulation of Useful Information”. I embedded this loaded phrase into the library metaphor to highlight a most worthy cause: recasting the stark state of museum collections as “The Second Alexandrian Tragedy” (Cotterill, 1997a).

By the late 1990s, the need for a pithy concept describing the informational role of preserved specimens in preserving scientific knowledge became all the more apparent. I was surprised no such concept existed. This was despite the considerable interest already being paid to an independent philosophy of biology (including the writings of David Hull, and Ernst Mayr, among others). The Latin roots of *Tela* (a web) and *Tena* (to hold) coined the apt neologism (Cotterill, 1999). More recently, a response to a particularly extreme case of woolly thinking, applied to biology (Baveye, 2009), invoked the articulation of the scientific status of natural history (Cotterill, Foissner, 2010).

This recent argument is grounded in my theory of tentelism, and it leans centrally on Ghiselin's Individuality Thesis. In important respects, the current paper builds on arguments I had synthesized by 1996, which explicated the roles — and thus socio-economic values — of natural science collections in biodiversity characterization (Cotterill, 1996). Most recently, an interesting example of a pioneering application of the Tentelic Thesis supported a novel legal decision in support of biodiversity conservation. This was the proclamation of a protected area to protect the ecological and geomorphological integrity of the shared type locality of nearly 100

genera and species of free-living protozoans (Anon., 2013; Cotterill et al., 2013).

2.3. Collections and natural history in paradoxical crisis

Nevertheless, the trends in funding and publishing suggest that the tenets and constraints of the Tentelic Thesis remain peripheral to mainstream interests and priorities in 21st century science. This prevailing attitude stands out in the Pervasive Denigration of Natural History (Cotterill, Foissner 2010). This strange situation is really remarkable, in fact bizarre, in the paradox undermining the integrity of 21st century science; especially when we consider the argument justifying the epistemological status of natural history. It is the core discipline maintaining the integrity of the earth and life sciences, and thus the latter's profiles in academia, societal support and publishing. Ultimately, they are all grounded in museum-based science. Arguably, more and more sciences are becoming all the more dependent on natural science collections, as the singular resource to maintain scientific integrity and push back frontiers of ignorance.

Here, the primary concerns underpinning these relationships between the sciences and collections centre on analytical rigour. The argument is bolstered by the growth and refinement in intensively analytical sciences to resolve the complexity of biotic and abiotic phenomena at the molecular scale (of genomes, cells — and — geochemicals and minerals, respectively). I argue that the pathway leading to this remarkable state of affairs can be traced back to the Golden Age of Molecular Biology (see Stent, 1968, 1969, 1970, 1985), which has also increased tensions between the molecular sciences versus both traditional geology and organismal biology. We can identify a parallel thread of history in how the quantitative prowess of the earth

sciences grew over the same decades; we see this progress in the status of geochemistry and geochemistry today. Never before, has science held such remarkable power in the unprecedented precision and resolving power of its instrumentation, whose automation is tightly dependent on digital technology (cf. Lee, 2014).

Yet, in contrast to this progress enabled by 21st century instrumentation, far too many museums and collections struggle forward in crisis. These institutions lack even the most basic support and staffing. The bigger picture of this paradoxical crisis — the Alexandrian Tragedy — positions academic traditions in a bizarre, counterproductive tension against innovate ideas and new opportunities in science: collectively empowered by unprecedented technology.

The irony and tensions arise where more traditional sciences meet the technologically intensive quests of molecular-based sciences (e. g. genomics). Asymmetrical support of the latter recognizes the prowess of their instrumentation, which has never been so powerful. Ironically, this bias overlooks how the great potential in these refined analytic methods positions earth and life scientists to explore the evolving Earth System in unprecedented depth and detail.

Although these exciting initiatives enrich the state of science, their penetration into its mainstream continues to be held back by recalcitrant barriers subdividing academia's ivory archipelago (cf. Roberts, 2001; Wilson, 2007). These barriers to integrate traditionally isolated disciplines persist in the comforts of conservatism. The paradox stands out where such integration is fundamental to realize the tentelic wealth of natural science collections in all its breadth and depth. This multifaceted paradox raises interesting questions, when one contrasts the state of academia against such an unprecedented

breadth and depth of opportunities. Here, the Alexandrian Tragedy and the Pervasive Denigration of Natural History highlight the state of pedagogy and scientific literacy in mainstream academia, and funding strategies responsible for directing public funds to support 21st century science.

2.4. Planet Earth's Critical Zone: sources of collections

First, we need to define the universal spatial framework that structures the overall provenance of the world's natural science collections. Vernadsky's concept of the Biosphere delimits the focal source and sphere of biological collecting; but the full scope of natural science collections includes all the abiotic specimens originating in the mantle and upper exosphere, as well as objects of extraterrestrial provenance. The spatio-temporal domain of the evolving Earth System sets the universal domain, which frames the many sources of specimens. Examples include meteorites, bubbles of ancient Earth's atmosphere preserved in fossils and ice cores, mantle rocks and other xenoliths, together with all biological and lithospheric specimens.

Increasingly, the concept of the biosphere is recast as the Critical Zone (cf. Amundson et al., 2007; Brantley et al., 2008; Lin, 2010; Brantley, Lebedeva, 2011; Rasmussen et al., 2011; Banwart et al., 2013). Considered in the Earth System framework, the Critical Zone encompasses each and every habitat supporting Life. This spatial domain of Life gives us the global context to map out origins of biodiversity collections, and specimens with geomorphological affinities. It comprises the landforms supporting biodiversity in landscapes and seascapes, and their abiotic and biotic parts. Definitions of the extent of the Critical Zone differ between disciplines.

This integrated definition — the Critical Zone embedded in the evolving Earth System — overcomes the parochial spatial and/or functional definitions specific to different disciplines; they each focus on one suite of surface, hydrological, subaerial and/or deeper habitats. The total spatial domain of subaerial and subterranean habitats includes the vadose and phreatic realms, the pedozone, and all other subaerial domains comprising the regolith (using the regolith concept in its broadest context). The Critical Zone also extends across seascapes, notably marine sediments and the underlying upper portions of oceanic lithosphere into which water and dissolved gases and minerals reticulate (and/or are subducted). These domains sustain Life within the upper temperature “biopach”: contingent on the depth of the local geotherm. Equally, the outer spatial domain of the biosphere includes all the highly dynamic domains of the atmosphere inhabited by Life, notably aerial plankton and their predators, and migratory biodiversity (Kunz et al., 2008; Womack et al., 2010; Diehl, 2013; Smith, 2013). Populations of organisms persist in all these domains of the Critical Zone. Nevertheless, it is humbling to acknowledge that science is still mapping out the ultimate depths of the biopachs: the ecophysiological limits (including the extreme “osmopachs” of hyperhaline habitats, (cf. Stevenson et al. 2015) within which Life exists in the continental and oceanic lithosphere.

This entire spectrum of habitats supporting Life extends deep within the oceanic and continental lithosphere at the weathering fronts of rocks; at their greatest depths, these outermost boundaries to Life comprise the hot, deep biosphere. The fractal and/or near-fractal spatial topology of these habitats scale from the microscopic to the global domains of Earth's continental and oceanic plates, and it extends upward into the highly

dynamic domains of the atmosphere inhabited by organisms. In encompassing all biotic assemblages, the entirety of the Critical Zone includes all ecosystems that interlink the geosphere and exosphere. The greater portion of the Critical Zone comprises the Earth's regolith extending into the Deep, Dark Biosphere. It is the focal realm of the biogeochemical dynamics interlinking geosphere, hydrological and atmosphere.

Fractal boundaries shape distinct biotic and abiotic landscapes of the Critical Zone, and the geosphere, and exosphere, respectively, and these spatial units provide practicable guidelines to focus research questions and quests. This diversity of landscapes forms the collective domain explored by the many disciplines comprising the earth and life sciences. The specialities of individual scientists fall out across the vast range of opportunities presented in this collective domain, where often just one, or a few, research questions contain and guide a scientist's lifetime career. In many cases, a single domain (e. g. pedozone and vadose zone) focus a discipline's traditions, and prevailing paradigm. It is understandable why practical demands and resources contain one's attention to focus on only one, or a few, discrete facets in the spectrum of opportunities of landscapes and research subjects. Geomorphology, palynology, sedimentology, speleology, and the finer scaled subdisciplines of the life sciences are pertinent examples.

The full epistemic scope of natural science collections straddles all diverse facets in this material universe of the Earth System and Critical Zone. Individual specialists may find the context of this universal domain too remote, if not irrelevant. It is not surprising to see new initiatives in interdisciplinary research struggle to find acceptance and gain traction, where they embrace a broader range of challenges presenting in

the material complexity of the Earth System. Nevertheless, each body of discipline-specific knowledge is by no means isolated within the larger arena of complexity of the Earth System. Each science links into the whole, wherever respective taxonomies undergird biology, mineralogy, and petrology, and all their dependent knowledge.

Taxonomy is a good example of how tentelism enables us to map out the diversity of empirical evidence, within and across different bodies of interdependent knowledge. These classifications of preserved specimens of minerals, organisms (and fossils) can logically be integrated, especially over the timescale of the geological record, and/or in synthetic maps of landscapes. Consider, for example, soil samples (where some may exist only in reference type sections) and other specimens — including type localities — vouching for attributes of geomorphological landforms and geological formations, which inform classifications of soil and lithology on which maps of biodiversity are integrated. Although I have only summarized the rich diversity of the Critical Zone in brief, this overview paints out its complexity: in all the diversity of habitats and landscapes shaping the 3-dimensional spatial domain wherever Life can exist. Although specialized disciplines only study a discrete spatial domain and/or subjects, sciences collectively hold all that our species has come to know about the complexity of the biosphere, and its relationships with the evolving Earth System. Further treatment of this topic lies beyond the scope of this paper.

The message of this all too brief summary is relatively simple. It emphasizes: (1) research efforts across the vast diversity of physical (spatial) domains and biodiversity has to be partitioned to optimize efforts, but disciplines too often work in isolation; (2) all relevant sciences are unified in complementary quests

to explore this entirety of habitats throughout its 3-dimensional spaces — no matter how remote any science may appear in the focus of its local specializations; (3) vast regions of the Critical Zone remain barely explored; and (4) the overall extent of the Critical Zone frames and unifies the global coverage of all collections of natural science specimens.

Natural science collections provide Earth System science with its most tangible and robust suite of material proxies. We can study preserved specimens to map out what science has explored, and where and when a naturalist collected each of these facets of material evidence, and furthermore, we can estimate the times of ultimate origin of vouchers sampled through geological time.

2.5. T.H. Morgan's deviation: how did molecular biology eclipse Natural History?

"The sciences in our century, to be sure, have been marked almost wherever one looks by momentous discoveries, by extraordinary people, by upheavals of understanding — by a dynamism that deserves to be called permanent revolution. Twice, especially, since 1900, scientists and their ideas have generated a transformation so broad and so deep that it touches everyone's most intimate sense of things. The first of these transformations was in physics, the second in biology. Between the two, we are most of us spontaneously more interested in the science of life; yet until now it is the history of the transformation of physics that has been told".

(Judson, 2013: p. xxxi)

We now move on to establish why academia treated — and continues to treat — the science of natural history in widespread contempt. As recounted by Wilson (1994), molecular biology stands apart in its notorious disregard for natural history. The scientific importance of molecular biology needs no introduction and its inaugural history is narrated in detail (Stent, 1968, 1969, 1970; Morange, 1998; Judson, 2013). The above quote from

the *Eighth Day of Creation* (Horace Judson's remarkable book) hides more than a trace of irony, especially considering the peculiar situation of natural history. In contrast, the great advances that so dominated so many sciences through the last century, into the present, stand tall in contrast to the profile of natural history, whose decline has attracted repeated attention (e. g. Bartholomew, 1986; Donoghue, Alverson, 2000; Eisner, Wilcove, 2000; Beehler, 2009, 2011; Cotterill, Foissner, 2010; Dubois, 2010; Ricklefs, 2012; Tewksbury et al., 2014; Boero, 2015).

The anomaly that stands out in Judson's scoping statement is the failure to mention that other key sciences underwent their respective revolutions through the period inaugurated in the discovery of the DNA structure in 1953, and the rapid progress that unfolded over the 1960s in shaping the Golden Age of molecular biology. Consider the theory of plate tectonics, the rise of paleobiology and the consolidation of comparative biology on the foundations of Hennigian philosophy (see below). The tendency to overlook these sciences was often criticized by Stephen Jay Gould (Gould, 2002); for historical science is too often judged inferior to nomothetic science: with this tension encapsulated in the inferiority complex of biology — termed "physics envy".

Subjective tensions aside, no comprehensive history of science can afford to overlook the consolidation of organismal biology, exemplified in the behavioural sciences pioneered by Lorenz and Tinbergen (Mayr, 1982). Most fundamentally, the upheaval that overturned hardwired phenetic approaches to classify biodiversity and inform comparative biology stands out. Inaugurated in Darwin's new world view, this rise of tree thinking (O'Hara, 1988, 1997) ranks in its own right as a revolution in philosophy, let alone science (Ghiselin, 1971, 2005a,b). Its impacts continue to play out in

taxonomic revisions informed by phylogenetic systematics. The penultimate epilogue in this revolution that has matured in modern systematics was catalysed by Hennig (1966).

Nevertheless, as is so obvious in the 21st century, the Genomics Revolution holds unprecedented profile in science and society. The outstanding progress gained in understanding Life in all its molecular intricacies stand out in media attention to how genomics has transformed our understanding of the natural world. Ironically, as we shall see, the maturation of the Molecular Biology Revolution highlights the pivotal values of the great collections of natural science specimens preserved in museums and herbaria, and genomics' future is embedded in natural history!

Equally, Judson all failed to acknowledge the remarkable progress that reconstituted the earth sciences through the 1950s and 1960s. It catalysed and focused the significant progress, we see in the analytical prowess of geochronology, geophysics and geochemistry, especially in their quantitative methods. All these advances are especially relevant to geobiology. The progress enabled by the Plate Tectonics Revolution (Frankel, 2012a–d) dovetailed with the maturation of geochronology. We see the impacts in the ability to date minerals with confidence as fundamental and radical to quantify events in Earth history. The impacts resolve and revise understanding of the Fossil Record and biotic evolution (Bowring, Erwin, 1998). Geochronology continues to be refined, especially in its precision (Schmitz, Kuiper, 2013; Schoene et al., 2013; Schoene et al., 2015). Equally, refinements in cosmogenic dating and thermochronology have injected new life into megageomorphology (Summerfield, 2005; Granger et al., 2013).

Now, let us to return to examine how, through the latter half of the 20th century, the other sciences eclipsed natural history. One chapter stands out in the *Eighth Day* in its

prospective analysis. Entitled *On T.H. Morgan's Deviation and the Secret of Life*, it is a synopsis of the state of molecular biology as it stood in the early 1970s. Presented as an Interlude after the first of the three major Acts narrating the origins of the science (Stent's "Golden Age") the chapter relies centrally on the author's interviews with Jacques Monod, Francis Crick and Sydney Brenner. The chapter's title refers to a key statement by Brenner, who described the Golden Age of molecular biology as "Morgan's Deviation". This metaphor describes how, early in the 20th century, the pioneering geneticist T.H. Morgan was forced to abandon his primary interest in developmental biology, because science first had to solve the mysteries of molecular inheritance and cellular organization. Only once the core mechanistic knowledge of Life was deciphered, could biology move beyond Morgan's Deviation. The successful outcomes are embodied in the tripartite theories of the Central Dogma, Sequence Hypothesis and Genetic Code. Since then, biology turned to open up new lines of attack on cell and developmental biology. I emphasize how this impressive progress is empowered by the refining of molecular methods; this refined instrumentation continues to improve on the remarkable automation and precision it has developed through the past decade.

We can best understand the founding history of molecular biology as the progress that refined the Principles of Specificity at the molecular level. This argument was first emphasized by Judson (1993, 2013). It underpins a central theme in this paper, and it focuses and strengthens its core messages. We see the most tangible benefits in the progress of developmental biology (among other life sciences) to attack their central problems, where major advances have increased since the 1970s.

No other hypothesis comes close to explain how molecular biology has established

its wide epistemological reach and power; the specificity obtained at the genomic level is embodied in our ability to read the sequences of chemical subunits with impressive precision, and decode molecular mechanisms embodied as sequence information. Biology's prowess in deciphering the codes of Life matured to dissect causes of molecular and cellular phenomena; and we can apply this understanding, outwards, far beyond the level of cellular organization. The applications are especially illuminating at organismal and higher levels (Judson, 1993, 2013). Remarkably, Judson's pithy explanation for the success of molecular biology seems to attract little, if any, of the attention it deserves. I emphasize its importance here, especially in its allied and direct impacts on natural history.

The circumstances that shaped the historical trajectory of discoveries to resolve and apply the Principle of Specificity began with "[t]he man who released the present-day understanding of molecular specificity was Frederick Sanger" (Judson, 2013, p. 585). By the early 1950s, Sanger had deciphered sufficient empirical evidence to reveal that the unique biochemical functions of proteins are determined by the sequence specificity of their aminoacids (Brownlee, 2014). In its illumination of potential concepts and mechanisms, Sanger's breakthrough rapidly catalysed ground-breaking discoveries: to elucidate the fundamental mechanisms of macromolecular interactions (Walker, 2014). An outstanding breakthrough stands tall in the formal articulation in 1957 of a universal manifesto for biology. This comprised the twinned proposals of the Sequence Hypothesis and the Central Dogma (Crick, 1958).

In one bold synthetic stroke, proposing mutually consilient theories, Crick's explanation encapsulated the core mechanisms

of information inheritance and translation; and most crucially, it explained how only a genetic code could explain inheritance (Judson, 2013). Informed by pioneering research in the 1930s and earlier, these pivotal breakthroughs refined the Principles of Specificity by ratcheting understanding upward across three major thresholds: (1) the discoveries in comparative protein sequencing by Sanger in 1951 that characterized shared, derived variations in their sequences (Brownlee, 2014); (2) the articulation of the Sequence Hypothesis and Central Dogma by Crick in 1957 (Crick, 1958); which (3) was subsequently validated by experiments and discoveries of the universal biochemical mechanisms of inheritance and protein synthesis; and the penultimate elucidation of the Genetic Code, finally completed by 1970 (Judson, 2013).

Another way to appreciate the universal relevance of the Principles of Specificity, spelled out by Judson (1994, 2013), is to recognize that they came to undergird the incorporation of Mendelian genetics (a phenomenological theory) into a mechanistic theory of molecular genetics. The Principles of Specificity remain all the more fundamental in modern biology. They explicate the keystone foundations of genomics, and all related subdisciplines (as classified by Baker 2013). Spelt out, they are:

- the linear sequences of biochemical residues (namely aminoacids, nucleic bases);
- the 3-dimensional structure of macromolecules that encode active sites (especially catalysis and allosteric induction);
- the specificity of the biotic codes represented in the diverse informational mechanisms of biosemiotics (cf. Barbieri, 2003, 2015).

The elucidation of the genetic code marked the foreclosure of molecular biology's classical period, if not its Golden Age (Stent, 1968). The discovery of Sanger Sequencing

(Sanger et al., 1977), a decade on, initiated a new growth pulse in molecular biology. The developments it catalysed surmounted major challenges, not least in reducing the costs and coverage of genotyping methods (Sanger, 1988; Judson, 2013; Berg, 2014; Brownlee, 2014). DNA sequencing technology received its greatest boost with the dovetailing of molecular tools with computational biology, where after digital technology proceeded to revolutionize genomics (Venter et al., 2003; Rogers, Venter, 2005).

As we all know, these advances in biotechnology underpin the exponential advances in the ability of biology to characterize entire genomes, and unabated progress continues to transform the biosciences (Venter et al., 2003; Mushegian, 2007; Stevens, 2012, 2013; Richardson, Stevens, 2015). By the 1980s, advances in biotechnology underpinned the swelling ground-shift in biology, which continue to rapidly refine the automation and precision of molecular methods to realize the practical potential embodied in the Principles of Molecular Specificity. Most critically, these advances empower progress in genomics and proteomics (Johnson, 2007; Baker, 2013; Stevens, 2013).

Nevertheless, although the triumphs of nomothetic science appeared to set molecular biology above other life sciences, it was soon realized that completion of Morgan's Deviation only marked a new — humbler — beginning for molecular and cell biology. Positioned beyond the strictures of Mendel's Deviation, all of molecular and cell biology now faced the complexities of the evolving organism, but, today, fortunately biotechnology has enabled these sciences to explore the molecular determinants of evolutionary mechanisms in more and more detail.

The real nature of this challenge had also become crystal clear by the end of the 20th century (if not earlier). By then, progress in

comparative genomics demonstrated that biotic complexity is only understandable through the lens of history. Ever since, molecular analyses have depended on systematics to place discoveries into evolutionary context. The application of these methods is relatively recent. This was because such applications were only possible by the end of the 1980s, once the consolidation of Hennigian philosophy and methods had firmly transformed the theory and practice of comparative biology.

Today, the scope and methods of phylogenetic systematics continue to strengthen and widen. Recent developments are exemplified in advances in Bayesian and Maximum Likelihood approaches, which resolve evolutionary problems from the scale of proteomics and cell biology to biogeography, ecology and macroevolution (DeSalle et al., 2013; Stevens, 2013). Utilizing genomic evidence to decipher the complexities of genomes, cells and organisms, phylogenetic systematics consolidates the feasibility of 21st century biology to explore the new frontiers that biologists began to first glimpse in the 1980s. To return to the first page of this paper, molecular biology has had to reconcile that its ultimate *raison d'être* is to decipher the intricacies of biochemical complexity generated by the *historical contingencies* of evolution. As I emphasize below, the events summarized in this paragraph have founded the new Molecular Natural History!

Although this philosophy reconciling with the pervasiveness of historical contingency is often paraphrased as “Nothing in biology makes sense except in the light of evolution” (Dobzhansky, 1973, and see Dilley, 2013), the most encompassing explanation I have yet to read between two covers is the book length treatment of Rose (1997). At all scales, evolutionary interpretations rule all biological explanation, and the passage of history

explains the Ubiquity of Uniqueness. It is why I emphasized this argument to label this state of affairs — a universal generality of biology — Darwin's Law (Cotterill 2002a, 2003a). The universal strictures and scope of Darwin's Law are underscored in the *Principles of Molecular Specificity*. It is why we can only understand differences between nucleic acid sequences as historical contingencies.

In so many ways, science is indebted to all the researchers who drove biology through Morgan's Deviation, to unearth the Principles of Specificity; today, their endeavours and discoveries underwrite the progress continuing to transmogrify biological knowledge in the continuing flood of discoveries. It shows no sign of slackening off, but continues to open up in the widening frontier, which embraces more and more of science (Judson, 2013; Stevens, 2013; Richardson, Stevens, 2015; Cotterill, in prep). The future is uncertain; it is impossible to predict how these new discoveries will play out, especially beyond biology. One impending outcome is clear. We see a most important and central domain of this expansion in the increasingly detailed exploration of the genomic record at a global scale (Cotterill, in prep). We see this in the flood of discoveries along expanding research frontiers across Earth's Critical Zone. It reveals the exciting corollary; the jurisdiction of genomics is no longer confined only within biology.

2.6. Ecology: eclipse of history versus deciphering Earth history

Ecology holds a pivotal role in Earth System science. Nevertheless, the history of ecology also reveals curious deviations by its practitioners that lead the science away from the dictates of Darwin's Law. Biases in ecology impacted as badly on natural history as did those of classical molecular biology.

Ecology recently metamorphosed, maturing to use key methods and data, such that evolutionary history sets ultimate limits on neontological research explanations (i. e. attributes of extant ecosystems are determined by their historical origins); this dependency makes sound sense, when we acknowledge how historical contingencies ultimately determine all extant attributes of Life. Explanations of extant ecological phenomena have to seek deeper causes in phylogeny. Causal influences of phylogenetic constraints and innovations have come to be recognized as pivotal in explanations of not only ecological complexity but the origins of organismal diversity (Brooks, McLennan, 1991, 2002).

In summary, the ultimate control of ecological phenomena by historical contingency reflects how Darwin's Law underpins all organismal biology. Howsoever we study organisms, phylogeny structures all ideas and data. Phylogeny impacts across all scales: from the neontological realms of ecology and behaviour and ecophysiology, through to the broader arenas of paleontology and paleobiology (Cotterill, 2002a). The refined classification methods of phylogenetic systematics resolve the deep and broad epistemic scope of phylogenies (Cotterill, 2002a). As O'Hara (1988, 1997) argued so eloquently, systematics enables scientists to narrate the evolutionary chronicle.

The reconciliation of ecology with this reality can be seen in the interesting transformation of ecological journals over the past decade. More and more prominent papers published in active research areas rely on phylogenetic theory and methods. Comparative biology has consolidated its keystone position — conceptually and empirically; this strengthens both ecology and ethology. As with any biotic lineage, the ubiquity of uniqueness of species and biotic assem-

blages dictates why we can only understand new discoveries and competing hypotheses through the lens of history.

Yet, before quests for phylogenetic context came to link ecology so tightly with systematics, ecologists sidelined natural history. Stung by Lord Kelvin's stamp-collecting quip, and responding to the founding successes of molecular biology, biologists focusing on ecology and behaviour came to identify themselves more clearly as organismal biologists. Growing through the 1960s, ecologists made immense efforts to find nomothetic explanations — exemplified in assembly rules and competition theory — embodied in neontological mechanisms. Equally, physics-envy can be invoked to explain the focused investment in mathematical ecology, as evident in the contributions of MacArthur (1972). Brooks and McLennan (1991, 1999, 2002) argue that this phase in the growth of organismal biology caused an eclipse of history across much of the life sciences.

This eclipse was encapsulated in the state of ecology through the 1950s into 1980s. We can however understand how methodological challenges at the time catalysed this eclipse. Comparative biology did not have robust methods until the late 1970s (at the earliest). It was only in the late 1960s that English speaking taxonomists discovered Hennigian philosophy, following the publication of Hennig (1966); moreover, the theory and methods of cladistics took over two more decades to transform comparative biology fully, and it has required maturation of model based (likelihood methods) and applications of Bayes Theorem to consolidate the modern science of phylogenetic systematics (Felsenstein, 2004; Wiley, Liebermann, 2011).

In contrast to the eclipse of history, beginning in the 1960s, the new ideas and analyses of an emerging generation of palaeontolo-

gists and evolutionary biologists enabled a youthful science to revolutionize studies of the fossil record. This established paleobiology. Its important outcome can be seen in increased profiles of museum collections, not least by broadening cognisance of their values across the earth and life sciences. New interpretations of the fossil record have been matched in enhanced public appreciation and interest. Particularly, we can single out the discoveries of global mass extinctions (Raup, 1991), the theories of disparity and contingency (Gould, 1989), and the Effect Hypothesis (Vrba, 1993; Eldredge, 2005a,b). They continue to impact across evolutionary research. Overall, this new body of interpretations and theory developed in the Paleobiological Revolution revitalized the field of macroevolution (Gould, 2002; Allmon et al., 2009; Sepkoski, 2012, 2014; Sepkoski, Ruse, 2013; Eldredge, 2015a,b). We should not underestimate the impacts on the status of museum collections as the focal sources of all tentelic information that undergirds revised insights into the tempo and mode of macroevolution (see Cotterill, 2002a, and Eldredge, 2015a,b for some examples).

Here it is important to include the no less fascinating arena of interdisciplinary progress, which has transformed developmental biology. We see this in the integration of macroevolutionary theory and evidence from paleobiology with studies of model organisms. It embraces evidence of cell dynamics in a genomic framework. This frontier of progress has also attracted long overdue attention to the epistemological status of standard model organisms, and how well the phylogenetic positions of standard model species relate to the encompassing diversity (Jenner, Wills 2007; Jenner, 2014).

Here we see how the expansion of tree-thinking (O'Hara, 1988, 1997) continues to impact on the traditional roles of the stand-

ard supermodel organisms — e. g. fruit flies, *Aridodopsis*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* — in modern genomics, cell biology and physiology (Jenner, 2014). Tree thinking reveals the established diversity of model species often misrepresents living complexity, as the phylogenetic position of a species has a strong bearing of the feasibility of comparisons, where investigators seek to understand aspects of organismal complexity. These demands challenge investigators to refine their choices of model species, and compile background natural knowledge of many more species, if they are to begin to tap into phylogenetic insights from comparative studies.

Moreover, and of key relevance to the Tentelic Thesis, model species maintained in laboratories are domesticated lineages that originated in wild species. Their modern status raises interesting questions about the provenance of laboratory models and founding diversity (Jenner, 2014; Alfred, Baldwin, 2015). Reverse ecology (Li et al., 2008) using genomic reconstructions can only go so far to elucidate the origins of model species.

Ideally, reconstructions of a model's evolutionary provenance need original tentelic information preserved in voucher specimens from founding populations. Do such specimens exist of the first rodents, nematodes, fruit flies, plants and microorganisms on which so much knowledge was published through the 20th century?

3. Emerging and future opportunities for Natural History

3.1. The New Natural History: molecular fingerprints of the evolving Earth

The previous sections position us to examine the impacts of new advances and refined methods unfolding across the earth and life science, in all their parallel advances.

Here I focus on the significance of these fast-moving developments to the Tentelic Thesis, wherever information from natural science collections informs science. Thus, the maturation of biological methods, embodied in the resolution of Morgan's Deviation, have been matched by progress since the Plate Tectonics Revolution in refining the instrumentation of geochemistry and geophysics. They, collectively, continue to revolutionize our understanding of the Earth System.

Together, these advances in biology and geology realize the expanded scope of the Tentelic Thesis. Remarkable progress in the analytical sciences enables us to exploit molecular fingerprints of abiotic and biotic events to study the intricacies of Earth history since the Hadean. Science benefits from their collective epistemic powers in the complementary *Precision* and *Accuracy* undergirding analyses. The Principles of Molecular Specificity underpin widening applications of these methods across the sciences. This progress in instrumentation is key to understand how, in the 21st century, the natural sciences find themselves in the most remarkable circumstances. I argue we are seeing the growth and advance of a Molecular Natural History. In its expanding scope, the Tentelic Thesis undergirds the unfolding opportunities in Molecular Natural History (*aka* the New Natural History).

I scope out selected examples in the following paragraphs. Three radical discoveries stand out in emphasizing how genomics bolsters the new natural history. They all hinge on tentelic information preserved in natural science collections. One comprises geobiology, an interdisciplinary science in its right, and its scope continues to widen as it integrates biology and geology. Second, mineralogy is the science traditionally classified firmly within the abiotic domain of geochemistry. Yet, over the past decade, long

overdue discoveries of the biogenic origins of many of Earth's minerals demand that we reconsider the affinities of mineralogy within the earth and life sciences. This revolution has remarkable impacts on geochemistry.

Third, increasingly, refined analyses of fossils inform reconstructions of palaeoecological and phylogenetic affinities. These insights include the direct dating of fossils (e. g. Price et al., 2013; Trueman, 2013; Louys et al., 2016) and characterization of palaeoenvironments using fossil taphonomy (Trueman, 2013). More remarkably, the successes in genotyping ancient DNA (aDNA) sourced in near-fossils are especially impressive and illuminating, not least in specimens of Middle Pleistocene provenance (DeSalle et al., 2013). Recently celebrated breakthroughs have sequenced Middle Pleistocene *Homo*. The findings rewrite our understanding of our species' origins (Calloway, 2016; Meyer et al., 2016). These discoveries exemplify how the epistemic fecundity of specimens opens up unsuspected discoveries.

Continuing refinements in the precision and empirical reach of scientific instruments (especially mass spectrometry and molecular biology) are set to enhance and expand applications of “forensic” tools to probe specimens. Our ability to read previously hidden evidence in these libraries enables us to scrutinize more and more of the multifarious facets of Earth history. Improved accessibility of specimen-data is set to inform an unprecedented spectrum of research fields; moreover, integration of this evidence is pivotal to consolidate Earth System science. A fundamental commonality in their methodology unites all the different disciplines positioned to exploit these new tools. Grounded in the Tentelic Thesis, each investigation derives unique idiographic evidence preserved in the tissues and genomes of organisms, which are interpreted in their individual historical con-

texts. Realizing the increasingly integrated potentials of the analytical sciences makes it hard to identify any natural science specimen, which does not in some way give us some new insight into the natural world.

The fine precision is exemplified in laser probes — to analyse specimens directly: with minimal disruption to the integrity of preserved biological tissues, genomes and minerals (e.g. Copeland et al., 2011). Alongside uses of stable isotopes and other molecular tracers, we see the prominent example of these advances in the emerging “museomics revolution” enabled by 21st century genomics (Cotterill et al., 2014; Guschanski et al., 2014). The scope and precision of museomics continues to improve rapidly, delivering more and more data at exponentially decreasing costs; this progress hinges on the merging of bioinformatics with molecular analyses. Museomics exemplifies how the world's collections are opening up as massive libraries. We can anticipate the flow of discoveries from collections to increase, and to be consolidated, as integrated tentelic information interlinks research frontiers across Earth System science. Geocodynamics is one pertinent example (cf. Cotterill, de Wit, 2011; Hoffmann et al., 2015; Cotterill, in prep.). Its opening up of the genomic record enables finer-scaled dating of landscape dynamics (in time and space). This resolution holds promising potential to inform more complete evolutionary reconstructions of landscapes and palaeoenvironments (Cotterill, in prep.).

3.2. A retrospective interpretation of progress in 20th century science

For convenience, this section provides an interim summary of my developing argument. I identified the significance of Morgan's Deviation to understand the remarkable progress unfolding across 21st century science, and how it hinges on the rise of mo-

lecular biology dominating the life sciences through the second half of the 20th century into the present. Its early successes motivated major efforts to develop nomothetic approaches in organismal biology, notably in ecology and paleobiology. The strengthening of geochemistry and geophysics (notably in geomagnetism) has paralleled these events in biology. Exemplified in geochronology, applications of these methods have had radical impacts across all the earth sciences, and equally in reconstructions of the history of Life. Underpinning conceptual and theoretical progress, the improved instrumentation in all these sciences proved essential to progress. Refined instrumentation underscores Horace Judson's emphasis in attributing the gist of the revolution in molecular biology to "molecular specificity".

The innovations in scientific instrumentation that transformed the sciences took off through World War 2 (Lee, 2014); we see the outcomes in imaging technology, space exploration, and hyper-precise characterization of materials. These abilities continue to hinge on marrying analogue instruments with digital technology for greater efficiency. This synergy has revolutionized the efficiency of information flow from subject to final target, such that today's scientists work more and more with digital data from initial data collection through analyses to formal publication.

Three examples stand out; ultracentrifugation, the Polymerase Chain Reaction (PCR) and the ability to label and track individual macromolecules with molecular probes (Johnson, 2007; Judson, 2013). The proliferation of 'omics founding so many new specialized disciplines in 21st century biology (Baker, 2013) reflects the major investments and rapid progress. Combining PCR, ngSQ methods and molecular probes — in attenuated microorganisms — to map neural connectomes exemplifies the undi-

minished importance of radical innovations in advancing biology (see Zador et al., 2012; Oyibo et. al., 2014). Mass spectrometry continues to have equally pervasive impacts across the earth and life sciences. I argue that the opening out and continued refinements of methods and discoveries grounded in the Principles of Specificity go a long way to explain the explosive growth in both biology and geology.

It is very clear how an immensely powerful armamentarium of analytical methods enable today's scientists to obtain unprecedented insights into natural phenomena. Their relevance to this paper centres on how they enable discoveries across the abiotic and biotic worlds to resolve remarkable details in complexity at the molecular level. The Critical Zone holds the myriad of opportunities for scientific exploration. Natural science collections preserve the most accessible assemblage of original research materials, which uniquely foster tentelic analyses in laboratories. Ironically, given how natural science collections are irreplaceable, the persisting Alexandrian Tragedy emphasizes how widespread ignorance threatens their collective future. The past and present status of natural history (Part I) underscores the gravity of this crisis.

3.3. Earth's Proteome: proxy of the evolving biogeochemistry of the Critical Zone

"Biopolymers contain information about their evolution, structure, and function, and these three types of signals may interact in different ways, sometimes enhancing and in other cases interfering with each other. In a sense, whole biology for the past few decades has been dominated by the quest for ways to extract and analyze signals contained in molecular sequences. Genomics is a continuation of these efforts for our times, when complete genetic makeups of many species are known. At the same time,

genomics offers even more. Many times in this book, I will return to the argument that with complete genome sequences, we can answer many questions that we could not answer, or even could not think of asking, before. This is the new era in biology — the era of complete genomes”.

(Mushegian, 2007, p. 4)

Enzymes are the intricately folded protein chains (polypeptides) that catalyze biochemical reactions. Together with all structural proteins, this collective diversity comprises the Earth’s Proteome (Perez-Iratxeta et al., 2007), comprising a vast universe of functional complexity. Its greatest domain is contained among microbes. Only in a phylogenetic framework can we understand how the intricate and shared attributes comprising Earth’s proteome. Over the past decade, continuing progress in structural phylogenomics informs a timeline of enzyme evolution. Here, the estimated ages of protein folds that represent the “structural scaffolding” of biocatalytic mechanisms are central to inform the phylogenetic reconstruction of proteomic diversity (Caetano-Anollés et al., 2009, 2012).

The core narrative of this proteomic timeline unfolds as the natural history of biocatalysis: through all its major mechanistic steps in diversification throughout the planet’s Critical Zone. This diversity of protein folds and catalytic mechanisms maps out the spectrum of biogeochemical reactions as metabolic complexity diversified: ever since Life originated in the primordial chemistry of the young Earth, and established “Life’s nascent metabolic repertoire”; its inaugural events are exemplified in origins of redox metal binding domains that founded the young Tree of Life (Harel et al., 2014). This total diversity of enzymes and structural proteins of “Earth’s proteome” only assumes coherence when cast into a phylogenomic framework. Only then can we map out the protein universe, sampling the living

expanses of extant biodiversity back to the events that inaugurated Life in the prebiotic world (Caetano-Anollés et al., 2009, 2012; Caetano-Anollés, 2016).

The dimensions of the “Earth’s Proteome”, as the global inventory of all the proteins so far known to proteomics, holds intriguing lessons. Firstly, it reveals science has already discovered the greater majority of all proteins. Second, this knowledge testifies to the laudable progress by genomics (represented here by proteomics) in mapping out biotic and biochemical complexity at its very core. The third, and most powerful attribute, lies in the illuminating contributions to geobiology, and all sciences researching the biogeochemistry of the Critical Zone. Earth’s Proteome provides us with a most useful index — in the currency of biogeochemical reactions. This proxy gives us a narrative of the evolutionary events that impacted on the Critical Zone.

In its global context and applications, Earth’s Proteome hints at future potential for other sciences, as the latter integrate with genomics; we can expect to see more and more genomic data flooding into interdisciplinary research arenas. These explorations have already begun. The Microbial Earth Project (Microbial..., 2016) is generating a comprehensive genomic catalogue of all known Archaea and Eubacteria, while the Earth Microbiome Project (Earth..., 2011) uses metagenomics to analyse microbial diversity at a global scale. Furthermore, the practicalities of using Single-cell genomics can map out patterns representing biotic processes within the Critical Zone with impressive precision. As it proceeds to complete a comprehensive sampling of all major branches of the Tree of Life, this will provide “...for the first time a global view of the evolutionary forces that have shaped Life on Earth” (Rinke et al., 2013). The insights resolving

key events in Earth history are nothing less than remarkable. For example, a recent study (Rothman et al., 2014) has attributed expansion of acetoclastic *Methanosarcina* to a single horizontal gene transfer in the Late Permian, which caused biogeochemical disruption, together with massive volcanism that caused the Permo-Triassic extinction. This serves as an apt example of the resolution obtained from phylogenetic and ancestral trait analysis, which applied a molecular clock to calibrate rRNA genes to resolve the timing of horizontal gene transfer that culminated in massive methane upsurge. At the molecular scale, the transposon event that reshaped the proteome of *Methanosarcina* had sweeping impacts across the Earth System.

An index of progress toward obtaining this global view of evolutionary history is provided by a Time Tree that reconstructs the origins of 3249 microbial gene families. This timeline is rooted in the early Archaean. It highlights how the tempo and mode of biochemical innovation entailed significant pulses, notably over the Archaean and Proterozoic (David, Alm, 2011; Caetano-Anollés et al., 2012). And a subsequent study has demonstrated that the timing of inaugural events in protein innovation provide strong support for the coevolution of biochemical and geochemical complexity. These innovations are illustrated by the timings for the first appearance of aerobic metabolism in the Proterozoic oceans (Kim, Caetano-Anollés, 2012; Saito, 2012). These discoveries endorse the argument of Boussau and Gouy (2012), in proposing a focused inventory of the genomic record to discover and characterize the inaugural, ancient events in biotic evolution, each of which interfaced with major events in the geological and climatic evolution of the early Earth.

We can also examine the broader and deeper dimensions of the biochemical uni-

verse, in all its proteomic diversity by extending the argument of Gould (1989) and Pavlinov (2011). We can evaluate the evolution of protein “morphospace” throughout the Critical Zone to ask fundamental questions about its structure. Pertinently, is proteomic morphospace continuous or discretely structured? We first need the robust primary idiographic data to inform searches for the ultimate causes and responding mechanisms that have directed, contained, and shaped proteome evolution. Inaugurated in pioneering phylogenomic research (cited above), this strategy propels proteomics into an Earth System framework. We are challenged to explain the interplay between the ecospace and geospace of the Critical Zone in the currency of biogeochemical evolution. This quest brings proteomics into a tight juxtaposition with the molecular intricacies of mineral evolution (see below).

I predict exciting times ahead as the integration of structural biology and phylogenomics (Mushegian, 2007; Caetano-Anollés et al., 2009; Caetano-Anollés, 2016) interfaces with not only environmental microbiology and metagenomics (Falkowski et al., 2008; NRC, 2009; Doolittle, Zhaxybayeva, 2010) but especially mineral evolution (Hazen et al., 2008; Hazen, Ferry, 2010; Hazen, Papineau, 2012; Grosch, Hazen, 2015). Representative inventories of Earth’s Proteome are challenged to frame surveys in geomorphological and geological maps of the diversity of landforms and Critical Zone processes.

We can see the remarkable potential opening up across this entire field to survey the functional diversity of the Critical Zone across all scales — from genome to ecosystem. Crucially, we will need to evaluate new proteomic and biochemical data using tentelic collections of microbes *and their microhabitats (both biotic hosts and minerals)*. Here, surely, the consortium of

sciences mapping metagenomes and proteomes is challenged to maintain tentelic repositories of microbes and samples, especially those obtained in costly surveys of extremophiles? Future scientists will likely apply more refined molecular methods in unprecedented advances in proteomic evolution. Structured by Earth history, they will depend on tentelic repositories of proteomes as the essential sources of evidence to evaluate, and either refute, or refine, pioneering discoveries.

3.4. Mineral evolution

In their consolidation since the 1950s, geochemistry and petrology qualified as analytically rigorous sciences. Implicit in their practices, both sciences are rooted firmly in the physical sciences, and especially in inorganic and physical chemistry (Johnson et al. 2013; Walker 2013). These interrelated disciplines do indeed hold strong nomothetic credentials. Just acknowledge the tight causal relationships between pressure, temperature and depth that determine metamorphic grades, and the remarkably interlinking of geochemical patterns and processes so tightly into the consilience of the kinematic theories undergirding plate tectonics (see Frisch et al., 2010 and Frankel, 2012a–d for an overview and historical context, respectively); and we can equally invoke the fascinating applications of radioactive and stable isotopes to fingerprint the affinities and evolution of minerals and rocks (Allègre, 2008). Exemplified in development of a temperature probe of Earth's temperature (Hoffmann, 2012), these advances hinge on advances in instrumentation, which enabled precise measurements (Johnston et al., 2013) to discover and correlate palaeoenvironmental events. We see analogous breakthroughs in the refined applications of cosmogenic isotopes to date landforms (Granger et al., 2013).

The realisation that the diversity of Earth's mineralogy is: (1) the outcome of evolutionary processes, and (2) that organisms have shaped mineralogenesis in increasingly dominant roles since the Archaean is, to state it mildly, radical news. Over the past decade, the discoveries have flowed out in a distinctly silent revolution in a series of papers (Hazen et al., 2008, 2009, 2012, 2013a,b, 2014, 2015a,b; Hazen, 2010, 2012; Hazen, Ferry, 2010; Hazen, Papineau, 2012; Grew, Hazen, 2014; Grosch, Hazen, 2015). It shakes geochemistry, petrology — and thus the all “hard-rock sciences” — to the inorganic roots of their nomothetic credentials.

The stark lesson is that historical contingency has shaped Earth's mineralogy. These origins and dimensions of Earth's mineral diversity can only be understood in the light of evolutionary history. Major transitions in the evolving Earth System can be read as a sequence of unique thresholds that have reshaped mineral diversity since the Hadean. Since the Archaean, the role of organisms has increased as the dominant agents of mineral formation, and driven the Earth System across each threshold, for example the switch from a reducing to an oxidizing atmosphere. As distinct events, each of these thresholds holds central causal relevance in the evolution of the Earth System.

So we might empathize with those earth scientists surprised, if not perplexed, at facing a revolution from within; one, which, not yet a decade old, positions geochemistry and petrology to overlap with biology. In realigning these sciences, this revolution is grounded firmly in the life sciences. It extends the principles of natural history. Most importantly, the “New Mineralogy” repositions the earth sciences firmly within the fold of geobiology. Just consider the now altered situation that petrology faces, given its mandate that it “...is restricted to the study of the

processes that cause the differentiation of the terrestrial planets from which we have samples” (Walker, 2013, p. 2).

The encompassing argument of this paper reveals that mineral collections attain a whole new status as tentelic sources for evolutionary research and Earth System science. The modern geochemist holding strong affiliations with the physical sciences faculty has to consider museums with due respect; this is nothing less than remarkable considering how it appears that mainstream geochemistry has seldom, if ever, considered including biology at the core of its curriculum.

It is interesting to see which of the world’s universities will lead the way forward to embrace and extend these frontiers of natural history. Which university will reshape its curricula and reach out to study collections of minerals and other specimens? The origins of each and every mineral formation are embedded in contingencies of Earth history. They are each unique. The origins of these minerals are all the more likely to have been causally interlinked with biospheric processes in the Critical Zone.

The Tentelic Thesis is especially relevant in mineralogical studies reliant on costly analyses (using mass spectrometry and other methods) to characterize minerals; the responsible scientific investigator is beholden to preserve tentelic references of mineral subjects for future independent referrals. Meeting this responsibility can only aid and abet calibrations of new methods in the future. This significance of tentelism will increase in 21st century science, as the expanding quests to explain evolutionary phenomena in the evolving Critical Zone apply molecular-focused methods (e. g. AMS, ngSQ) in analyses in researching the evidence to explain the evolutionary origins of phenomena.

The swelling revolution in our understanding of the origins and complexity of

mineral diversity meshes with studies of the proteomic, cellular and ecological complexity of microbes, and all other organisms; at their very core, investigations of mineral diversity in space, time and form overlap broadly with those that structure the life sciences. It is all natural history.

All these exciting new approaches consolidate the integration of biology and geology in the framework of Earth System science. Together, they underscore why the complexity being revealed in the “New” mineralogy only makes sense when classified into a historical framework. The mineral diversity of our planet has evolved through a recognizable sequence of episodes. Organisms have exercised an increasingly dominant role in shaping mineral diversity. Moreover, in an even broader context, all these new developments mesh geobiology ever closer with molecular biology, as the challenges of evolutionary questions propel molecular biology (in all its new interdisciplinary specialties, Baker, 2013) firmly into the bosom of natural history.

3.5. Molecular natural history: toward a geobiotic record of Earth history

“To place all the scattered pages of Earth history in their proper chronological order is by no means an easy task”.

(Holmes, 1965, p. 148)

“It is now clear that the stratigraphic record is more than just incomplete. To extend Ager’s (1993a,b) famous thought: there are gaps within the gaps, and the record is permeated with them, at every scale. The frozen accidents that the gaps enclose can still tell us a great deal, but only if we get the time scale right”.

(Miall, 2015a, p. 31)

We have seen how the scientific histories embodied in Morgan’s Deviation and the Eclipse of History hold instructive lessons. They highlight the eventful upheav-

als in the passage of natural history since the 19th century. They further emphasize how advances in scientific instrumentalism facilitate and enable unexpected studies in natural history. By opening up new research opportunities across collections, I argue the armamentarium of the 21st century sciences is reincarnating natural history; albeit the science is now dressed up in the uniform of molecular evolution. The origins and scope of molecular natural history are best understood as the graduations of twinned siblings, which until recently grew up in isolation. One twin is molecular biology. Geochemistry is the other.

The state of genomics and proteomics in modern biology testifies to the vibrant growth of molecular natural history. These sciences can only advance by extending the principles of the classical science of natural history in their quest to decipher the historical origins of biomolecules. Today, the explosive growth that propelled molecular biology forward, beyond Morgan's Deviation, focuses increasingly on applying molecular solutions to problems in organismal biology. These applications are by no means restricted to solving the riddles of how animals and plants develop.

Here it is instructive to compare the epistemological scope of different sciences. Studies of animal behaviour, for example, focus on researching organisms, but explanations extend to explain how impacts of behavioural diversity have shaped emergent attributes of ecosystems over time; we see in the accumulation of nutrients into tertiary consumers, how countless predation events culminate in biological magnification within food webs. The explanatory scope of some sciences, however, penetrates deeper and further, where their threads of causal explanation span unprecedented expanses of phenomena.

This greater reach enables such sciences to explore vertically upward, and/or downward, in mapping out the complexities of the natural world. An excellent example is the ability of molecular analyses to map out the impacts of the expansion of acetoclastic *Methanosarcina* in the Permo-Triassic extinction (Rothman et al., 2014). The resolving spans of such scientific explanations extend across nested levels of hierarchical organization: from genomes and minerals, through cells and organisms, to solve problems in the structure and origins of ecosystems and landscapes at the global scale. Such a science exhibits expanded **epistemic scope**. Equally, structured in applications of the Tentelic Thesis, significant discoveries and explanations of such sciences illustrate the impacts of the mechanism of high **epistemic fecundity**: major and/or unanticipated discoveries motivate and lead scientists to ask unanticipated questions (see below).

Genomics and geochemistry exemplify sciences with a broad epistemic scope (and often high epistemic fecundity). Geochemistry can exploit fingerprints of minerals to track events within and across individuated units of continental and oceanic lithosphere, and this approach can resolve ancient events in their revealing details. This analytical resolution of geochemistry extends into ecosystems to map out trophic pathways. In genomics, the threads of explanation extend from within cells outward through the intricacies of organisms to populations, species and biota. Its resolution does not stop there. It extends deep into geological history, as we see in how genomic evidence estimates the timings and locations of events within ecosystems. These applications rely on molecular clocks to date events in the genomic record (Cotterill, de Wit, 2011; DeSalle et al., 2013). Here, we can extend insights revealed by these quantified events in geocodynam-

ics to explicate the tempo and mode of other earth processes at larger scales of organization (Cotterill, in prep).

Separately, and in combination, the expanded epistemic scope of geochemistry and genomics can map out details in earth history at fine precision; with insights extending outwards across the macroscale of the evolving Earth System. The discoveries they enable blur the traditional boundaries demarcating the earth and life sciences. We can track fingerprints of target molecules to map out and resolve chains of causal explanation that extend upward and outward to explicate the events, processes and patterns that played out in magma, sediments, and/or in ecosystems. Albeit, the resolution of the genomic record is restricted to zones where Life has always persisted, and preserved its genomic record in DNA and RNA.

These reveal new challenges across Earth System science; they include the challenges of how to integrate our knowledge of these two great evolutionary systems that present in such a wealth of abiotic and biotic evidence. Their integration can only reinforce our understanding. This follows especially where the consilience, conferred by combining separate lines of evidence, explicates how shared links among scattered impacts point to a singular cause. The pairing of molecular clocks with rock clocks holds exciting opportunities to obtain these reciprocal insights. This is where there is vast potential to refine the precision and resolution of molecular clocks, by tuning biochronological dates against precisely constrained geological events dated with geochronological tools (cf. Benton, 2015; Benton et al., 2015). These opportunities raise interesting questions as to what new proxies — applying such integrated methods — await to be discovered and developed in natural science collections?

This is also the appropriate place in this essay to highlight the fascinating patterns of congruence, which interlink the tempo and mode of events recovered across the geological and biological records of planetary evolution. These stratigraphic, geomorphological and palaeoclimatic records, and also what is currently known of mineral evolution, correlate in their principal dynamics. The overall congruence in these abiotic records reveal even broader synchrony with the major trends preserved in the fossil and genomic records of biotic evolution. This congruence is robust. Its signals stand out despite respective gaps and patchiness in coverage of the different records. Significantly, the physical domain of their correlation is congruent with the Critical Zone. The strongest shared signals point to impacts of rarer events of higher magnitude in their impacts on the Critical Zone. Each represents the wide-acting impacts of comparatively rare volcanic eruptions, and major climatic and tectonic events. These mega-impacts have controlled abiotic and biotic processes at macroscales across the Critical Zone and Earth System. Catastrophes hit Earth rarely, but they hit hard.

It follows that making sense of the underlying causes of the common events and patterns, represented in these patterns of earth history, will consolidate the integration of the earth and life sciences. Nevertheless, to date, the pertinent research efforts have largely progressed in parallel; cross-pollination is the exception. This state of affairs reveals the rich opportunities to synthesize evidence from the earth sciences (geomorphology, and sedimentary and tectonic geology) with the life sciences (landscape ecology, palaeoecology and paleobiology). Arguably, genomic evidence strengthens reconstructions, where geocodynamics obtains the high fidelity

resolution to link biotic events with abiotic records (Cotterill, in prep).

The intensively studied histories of sedimentary systems hold poignant lessons, where we seek to understand the tempo and mode of Earth history. The nature of the stratigraphical record exemplifies a pattern dominated by large gaps over the passage of time, which are interleaved by rock formations formed during shorter, rarer, formative events. Continuity in the rock record is the exception. Studied in either exposure or core, any layer cake of sediments is mostly empty of evidence: being full of gaps punctuated by rare deposition events fortuitously preserved (Miall, 2013, 2014, 2015a,b). To quote the late Derek Ager, this pattern of the rock record aptly fits the alternative description “of a net as a lot of holes tied together with string. The stratigraphical record is a lot of holes tied together with sediment”. Thus “*the sedimentary record at any one place on earth is nothing more than a tiny fragmentary record of vast periods of earth history*” (Ager, 1993a, p. 53).

Moreover, the universal pattern of “frozen accidents” that shaped the mostly empty Rock Record fits well with the argument by Brunsden (1993, 1996) that formative events are relatively rare in geomorphic systems. It is the rarer, higher energy events that can overwhelm the thresholds of resistance to change in landscapes. Rare, higher magnitude events have done most of the work of reshaping landscapes over evolutionary time scales, reshaping topography and earth surface regimes (Brunsden, 1993, 1996, 2001). Even where geologists cannot find material evidence of their impacts on the Critical Zone, the genomic record can preserve exemplary clues of impacts, because DNA has tracked the turnovers of biodiversity over evolutionary timescales (Cotterill, de Wit, 2011).

The congruence we see emerging across all these bodies of evidence in stratigraphy, radiometric geochronology, geomorphology, macroevolution, palaeoecology, paleobiology and geocodynamics are unlikely to reflect spurious signals. Each record independently testifies to the shared impacts of singular formative events: each of their impacts overlapped at a particular time and places in Earth’s history (Cotterill, in prep.). In this context, the “Sloshing Bucket Hypothesis” accounting for major biotic turnovers — punctuations of species’ stasis — in the fossil record, through geological time, also invokes large scale environmental changes as their ultimate drivers; for these hard-hitting events that modified the biosphere reveal their tendency to cluster at regional, continental and global scales. The Sloshing Bucket Hypothesis provides a unifying explanation for the major macroevolutionary patterns, which focus intensive research in paleobiology (Eldredge, 2003, 2008, 2015a,b).

It follows that it will prove rewarding to correlate unique events in the rock record against those revealed in corresponding records of Earth history, especially the biological evidence. Thus the evidence represented in individual strata (facies), surfaces — and thus events preserved in the exposures, or cores, or landscapes studied by earth scientists can also be read in corresponding suites of tentelic information in preserved biological specimens. Opportunities opening up in the new disciplines of biogeomorphology and geobiology extend to the repositories of tentelic evidence preserved in collections; here, specimens of fossils and extant biodiversity hold vast potential to fingerprint individual formative events. We should seriously explore the feasibility of collating consilient databases that integrate all available evidence. Ideally, the synthesis for a

discrete span of geological time will build on the scaffolding of calibrations represented as individual events represented in the discrete lithological units of the rock record. Where it proves possible to integrate geobiological evidence into such a narrative, key facets of evidence will explain salient details of events that occurred during great lapses in sedimentation (so escaping preservation in the rock record).

The nature of surviving rock formations raises the interesting hypothesis that their long-lived surfaces comprised long-lasting Earth surfaces, each of which fostered geomorphological regimes, inclusive of their biodiversity. This leads to the possibility that some of these surfaces may preserve geobiotic signatures, which we can read from representative rock and sediment specimens using stable isotopes? Some of these younger, anaerobic units in the rock record might preserve semi-fossils with readable ancient DNA?

And indeed they do: palaeolimnological studies of aDNA in Late Quaternary lake sediments validate this method, which can resolve events within 10^4 years (Epp et al., 2010, 2015; Boessenkool et al., 2014; Stager et al., 2015). These interrelated records of the evolving Earth System have a powerful relevance to the core topics of this paper, and they are no less fundamental to the central challenges faced by stratigraphers. Their potential embraces and extends the argument of Miall (2015a,b). Reconstructing the tempo and mode of Earth history demands robust consilient evidence. It is by no means just a matter of getting the scale right in reading the spectrum of events that shaped the rock record.

All these collective opportunities hold a keystone, epistemic role in the quest to understand the shared signals exhibited in the tempo and mode of records of Earth history:

preserved in patterns of biodiversity dynamics (fossils and genomes), land surfaces (geomorphic), and rock formations. They emphasize why we should not hold back from the search for interdisciplinary solutions in science. This emerging research arena equally illustrates the widening embrace of the Tentelic Thesis, wherever the wealth of specimens can resolve the spectrum of signals in diverse arrays of evidence of Earth history.

And, these opportunities highlight the procative metaphor that compares the stratigraphical record to music: "...the intervals between the notes are every bit as important as the notes themselves, so the bedding planes are as important as the beds" (Ager, 1993a, p. 53). If they have survived in rock formations that should come to attain all the status of *lagerstätten* (cf. Nudds, Seldon, 2008; Seldon, Nudds, 2012), geobiotic proxies could revolutionize our ability to read the tempo and mode of the evolving planet; and so we will come to see details in its history in a whole new light.

Including stable isotopes, prospective applications of geobiotic proxies hinge on the genomic record, which opens interesting opportunities (Johnson, 2007; Cotterill, de Wit, 2011; Cotterill, in prep) to close gaps in sedimentary and geomorphic records. It exploits the unbroken chains of evidence accumulated in the genome. The latter's integrity is enabled by the uninterrupted recording by the processes of genetic inheritance through generations; these accumulated global repertoires of DNA in genomes — the "Delphic Boats" (Danchin, 2002) — preserve a unique record. Pioneering progress in reading the genomic record reveals that we can indeed read details of landscape history hiding among the vast gaps of the rock record (albeit for younger events since the Late Mesozoic, see Cotterill, de Wit, 2011; Hoffmann et al., 2015; Cotterill, in prep.).

Together, all these insights point to the feasibility of combining complementary bodies of evidence, representing shared episodes of Earth history: in fossils, genomes, landforms and palaeoclimates. This is where I argue (Cotterill, in prep) that resolving the currently obscured linkages across climatic, fossil, genomic, geological and geomorphological records will integrate evidence for events and their causal mechanisms. Consilient evidence will strengthen the current state of palaeoenvironmental reconstructions, where, currently, ubiquitous gaps and patchy coverage of single records hinder deeper, synthetic understanding of the hidden details of Earth history. I argue that this interdisciplinary strategy holds interesting potential to reveal the wider spheres of causal influences — in the currencies of their origins and mechanisms.

In summary, where historical records can be integrated in all their consilient resolution, our success in synthesizing their complementary narratives will provide Earth System science with a singular, multifaceted geobiotic record of Earth history. The Critical Zone preserves the richest repositories of evidence. And this is where natural science collections are uniquely positioned to aid and abet researchers endeavouring to decipher a consilient narrative. The shared challenges centre on decoding universal aetiological explanations: revealing the singular causes interrelating respective patterns in the different records. Arguably, resolution of these narratives will reveal how the tempo and mode of the evolutionary dynamics played out across the Critical Zone.

Provided it embraces natural history, we can be confident that 21st century science — in its remarkably advanced instrumentation — holds the tools to resolve an integrated classification of all the events encoded in the bodies of stratigraphic, geomorphic, palaeoclimatic, biotic and genomic evidence. This

emerging research frontier, focusing on the evolving Critical Zone, will shed new light on our understanding of the tempo and mode of mineral evolution. Consilience will hold a keystone role in structuring this robust narrative.

Where science succeeds in deciphering these consilient narratives, we can be justly proud in obtaining an unprecedented geobiological resolution of Earth history. We will have made constructive sense of many scattered pages of fragmentary evidence. Empowered by refined instrumentation, natural science collections are uniquely positioned to undergird these interdisciplinary quests for geobiotic narrative of Earth history.

4. Conclusions

Darwin's "Worm Book" is too often dismissed as the quaint nature notes of an aged sage. Nothing could be further from the truth. An enlightened interpretation positions *The Formation of Vegetable Mould through the action of worms* (Darwin, 1881) as a mature exposition of how so many contingent, microscale events can accumulate to shape the macroscale patterns of the Critical Zone; thus, published decades ahead of its time, this monograph on the behaviour and ecology of the Oligochaeta ranks as the definitive statement establishing bioturbation. The tripartite of bioturbation, process and form drive the dynamics of evolving continental surfaces (cf. Johnson, 2002). The significance of this founding treatise of geobiology is even greater, for Darwin celebrates the status of the Enlightenment by the late 1800s.

Darwin's unifying lesson highlights the keystone position natural history holds in the sciences; above all — in over arching tribute to earthworms' profound, macroscale impacts — the work celebrates the discovery of Deep Time; this revolution has proved eminently foundational; such that, well over a century

since the concept matured, it undergirds all the evolutionary sciences. Manifestly, clear-cut logic dictates why Deep Time magnifies the keystone role of natural history in any scientific characterization of evolutionary phenomena. Yet, in the decisive decades since 1881, in contrast to its grand triumph in the Enlightenment, natural history experienced decidedly shifting fortunes. Notwithstanding all their outstanding achievements, the voyage of the sciences through the 20th century carried natural history as a barely tolerated stowaway. Finally, emerging from its prolonged metamorphosis, the stamp of natural history illuminates a spectrum of cutting-edge discoveries. Building on the foundations established by the Enlightenment pioneers, 21st century opportunities and developments consolidate this core science.

In all its impacts and outcomes across a spectrum of scales and form, historical contingency has set pervasive controls on the tempo and mode of Earth history. Ever improving tools enable us to make sense of how this complexity has evolved from the molecular scale through to the diversities and historical fates of organisms and landforms; and we can map out and classify each macroscale process, dominating the solid, liquid and gaseous spheres, in the context of Earth's history. The prism of historical contingency has shaped this spectrum of evolutionary outcomes. It equally structures how science works at the research frontier challenging a multitude of disciplines. All their interpretations continue to build on the Enlightenment's pioneering discoveries that founded biology and geology; and we rely on the Individuality Thesis and Darwin's Law for the universal ontology to identify and classify any evolving pattern or process. The Tentelic Thesis enables, and supports, the epistemology of this entire research frontier. Tentelism prescribes why each research domain collects

and preserves vouchers of the multitude of singular observations.

The history and current status of science testifies to how dogmatic paradigms too often suppress innovative questions and research; this is especially where inertia quashes opportunities and initiatives. The ivory archipelago of academia (Wilson, 2007) dominates the teaching and funding of science. The majority of investigations continue to be framed within scientific disciplines, administered and directed from within each of these introspective silos curating traditional disciplines. In this context, the peerless *epistemological* values of natural science specimens remain poorly appreciated, especially overarching roles and relevance. The credentials of the Tentelic Thesis are very poorly recognized, let alone taught. The time is long overdue to fix this disturbing deficiency. Obviously, pedagogy is the way forward. Museums are challenged to lead efforts, and broadcast why it is that tentelism is the primary *raison d'être* for why scientists collect and preserve specimens, and seek out new insights.

Contrary to naive belief, and how whiggish histories of science position the Voyages of Discovery as events in the past (central in the emergence of biology during the 19th century), our explorations of the biosphere remain very inadequate. The Wallacean Shortfall underscores big gaps in biodiversity maps (Lomolino, 2004). Ongoing inventories continue on land and sea (Donoghue, Alverson, 2000), and in the air (Womack et al., 2010; Smith, 2013). At least one quarter of Earth's minerals are undiscovered (Hazen et al., 2015b). A wealth of discoveries continues to pour into museums, at a time when scientific instrumentation is superbly strengthened to explore the complexity of the natural world from genomes, cells, and mineral grains, outward across the Critical Zone.

This knowledge deficit, together with the challenges and opportunities, endorse earth and life scientists to work more closely together. Today's sciences are uniquely empowered to work in partnerships: in affiliations the pioneering founders of these disciplines could never have anticipated. The challenges of Earth System science and the complexities of geobiology make immanent changes hard to avoid. Given the latter's demands, the significance of natural science collections has never ranked higher. This is where specimens hold pivotal roles in all the ways whereby epistemic fecundity and epistemic fidelity underpin scientific discoveries. Here, especially, precise determinations of biochemicals and geochemicals — refining Principles of Specificity — expand the epistemic scope for new, surprising discoveries.

These epistemological realities and opportunities underscore why the state of 21st century science — its refined instrumentation especially — broadens the scope and deepens the significance of the Tentelic Thesis. I have argued that refinements of molecular methods (demonstrated and potential) rejuvenate natural history, and unify the natural sciences. These developments, in turn, elevate the values and relevance of natural science collections in research. In this overarching role, as the core science in 21st century science, natural history enables any research activity reliant on collections. In its expanding epistemic scope, natural history can integrate and classify a diversity of historical data: flowing from specimens into the many different specialist disciplines. This potential is exemplified in the emerging opportunities to build a consilient evolutionary narrative of the Critical Zone; in which natural history integrates geological and biological records preserved in extinct and extant biodiversity, palaeoclimates, landscapes and the rock record.

Among all mechanisms of discovery, history reveals how the two overlapping operations of epistemic fecundity and interdisciplinary integration advance science. Epistemic fecundity flourishes in those unique circumstances of academic environments that foster the asking of new, unanticipated questions. Invariably, established scientists had never anticipated the subjects nor bearing of these new questions. Their impacts act via positive feedbacks, as new insights open out into larger perspectives, which in turn reshape previous frontiers of ignorance. Science is then able to see further, deeper, and can often identify entirely new research challenges.

A cluster of fruitful scientific questions can catalyse pulses of unanticipated growth, which can be sufficient to attract and establish a new discipline in its own right. Here, epistemic fecundity dovetails with interdisciplinary integration; our abilities to identify new questions often occur, in the first place, in the unanticipated meeting of scientists from very different backgrounds. Analogously, the integration of two or more disciplines can engender the most unexpected outcomes, when they consolidate remotely isolated ideas and methods.

Natural science collections are uniquely suited to foster such unanticipated meetings between scientists of very different backgrounds. And this is where the mechanisms of epistemic fecundity and integration are already expanding the scope and significance of the Tentelic Thesis; under the aegis of Earth System science, widening integration of biology and geology empowers new insights: identifying new questions poised along previously unrecognized frontiers of discovery. It is instructive to examine these two interlinked mechanisms in more detail.

Clearly, epistemic fecundity and integration operate in mutual tandem. Prominent episodes in the history of science, exempli-

fied in geophysics and molecular biology, demonstrate why the integration of formerly isolated sciences is a powerful epistemological mechanism. Emboldened by entirely new questions, the histories of both these sciences reveal "...research at its best is the finding of answers about the world that have not previously been asked." (Maddox, 2013, p. xxvi). Such successes emphasize how a wealth of serendipitous discoveries grow and bear fruit along new frontiers of discovery. In this paper, I have argued that the new (and refined) analytical methods revitalizing natural history enable science to ask entirely new questions about the evolving Earth System.

Underpinned by tentelic veracity, structured by taxonomy, a universal methodology enables and empowers natural history. Married with the refined instrumental precision of the analytical sciences, the epistemic scope of its discoveries are enabled by the unique ability of this methodology to classify facets of historical evidence. We have no competing methodology able to inform and guide research within, and across, the many traditionally isolated disciplines informing Earth System science (Cotterill, in prep). The origin of life, geocodynamics, and the "New Mineralogy" are three of the exciting research arenas opening up across geobiology. The expansion of geobiology testifies to how integration of disciplines identifies new research opportunities. We can anticipate yet more unanticipated insights, as refined methods allow new ways to study old specimens. As libraries preserving inestimable epistemic fecundity, the world's irreplaceable natural science collections preserve a wealth of opportunities. Never before have collections been so empowered to engender a new Age of Discoveries.

The fundamental roles of type specimens in taxonomy ranks as perhaps the best known attribute of collections: in classifying and

naming biological species, minerals and molecules. As the epistemic fecundity and scope of collections increases, taxonomies structure the expanding tentelic loom — the scientela — wherever we apply knowledge. More than ever before, the earth and life scientists need the theories, methodologies, and above all the data, structured by natural history to make sense of the historical events that shaped the Earth. This applies particularly to attempts to model the complex dynamics of the evolving Earth. The operational rule that "all models are wrong but some are useful" (Box, 1976) underscores why we need robust, representative idiographic knowledge to inform, and especially validate, any model we build in a supercomputer to try and approximate natural complexity. And if it is to begin to try and approximate reality, any such model has to be framed in not only phylogenetic history but palaeoenvironmental history.

Those researchers and institutions that embrace and extend the expanding epistemic scope of natural history stand to reap rich dividends in discoveries, enabled by integrated research strategies. There is convincing evidence that geobiology, biogeomorphology and geocodynamics hold remarkable opportunities: not least where evolutionary insights inform biotechnology and other applied sciences. Burgeoning discoveries being enabled by the armamentarium of modern science demonstrate the new insights flowing from the genomic and isotopic evidence preserved in tentelic specimens in all their unprecedented details.

We can only guess at what future explorations will reveal in the way of new insights and applications. We can expect unexpected partnerships and collaborations to explore collections of organisms and minerals with yet more new methods. Framed in the vast scope and potential of Earth System exploration, and founded on natural science collec-

tions, the revival of natural history challenges orthodox academia at very roots.

Acknowledgements

I dedicate this paper to Dr. Donald G. Broadley (29 May 1932 – 10 March 2016), legendary taxonomist and herpetologist. Demonstrably in his professional prowess, scholarship and advice, Don mentored generations of us in tentelism. I thank many colleagues for feedback, support and ideas. I thank Dr. Igor Pavlinov for the invitation to submit this essay, and dedicated enthusiasm and support to ensure its publication.

My research has been supported by Stellenbosch University, the Volkswagen Stiftung, the ERANDA Foundation, UK; the Claude Leon Foundation, Cape Town; and a Biodiversity Leadership Award (Bay Foundation, and the Josephine Bay Paul and C. Michael Paul Foundations, New York City).

References

- Alfred J., Baldwin I.T. 2015. The natural history of model organisms: New opportunities at the wild frontier. — *eLife*, 4: e06956. <http://elifesciences.org/content/4/e06956v1>.
- Allègre C.J. 2008. *Isotope geology*. Cambridge: Cambridge University Press. 512 p.
- Allmon W.D., Kelley P.H., Ross R.M. 2009. Stephen Jay Gould: reflections on his view of life. Oxford: Oxford University Press. 416 p.
- Amundson R., Richter D.D., Humphreys G.S. et al. 2007. Coupling between biota and earth materials in the Critical Zone. — *Elements*, 3 (5): 327–332.
- Anon. 2013. 450 m² of protist diversity: Conservation area for newly discovered ciliates in Salzburg. Press Release. <https://www.fwf.ac.at/en/research-in-practice/project-presentations-archive/2013/450-m2-of-protist-diversity-conservation-area-for-newly-discovered-ciliates-in-salzburg/>.
- Ager D.V. 1993a. *The nature of the stratigraphic record*. 3rd Edition. New York: John Wiley & Sons. 151 p.
- Ager D.V. 1993b. *The New Catastrophism: the importance of the rare event in geological history*. Cambridge: Cambridge University Press. 231 p.
- Ayres R.U. 1994. *Information, entropy, and progress. a new evolutionary paradigm*. New York: American Institute of Physics. 301 p.
- Baker M. 2013. Big biology: The 'omes puzzle. — *Nature*, 494 :416–419.
- Banwart S.A., Chorover J., Gaillardet J. et al. 2013. *Sustaining Earth's critical zone. Basic science and interdisciplinary solutions for global challenges*. Sheffield: University of Sheffield. 47 p.
- Barbieri M. 2003. *The organic codes. An introduction to semantic biology*. Cambridge: Cambridge University Press. 301 p.
- Barbieri M. 2015. *Code biology: A new science of life*. Berlin: Springer. 224 p.
- Bartholomew G.A. 1986. The role of natural history in contemporary biology. — *BioScience*, 36 (5): 324–329.
- Baye P.C. 2009. Comment on “Conservation of protists: Is it needed at all?” by Cottrell et al. — *Biodiversity & Conservation*, 18 (3): 503–505.
- Beehler B.M. 2009. The forgotten science: A role for natural history in the twenty-first century? — *Journal of Field Ornithology*, 81 (1): 1–4.
- Beehler B.M. 2011. Natural history today and tomorrow. — *Taprobianca*, 3 (1): 50–51.
- Benton M.J. 2015. Exploring macroevolution using modern and fossil data. — *Proceedings of the Royal Society, ser. B, Biological Sci.*, 282: 20150569. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0569>.
- Benton M.J., Donoghue P.C.J., Asher R.J., Friedman M., Near T.J., Vinther J. 2015. Constraints on the timescale of animal evolutionary history. — *Palaeontologia Electronica*, 18.1.IFC: 1–106. <http://palaeo-electronica.org/content/fc-1>.
- Berg P. 2014. Fred Sanger: A memorial tribute. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 111 (3): 883–884.
- Bini L.M., Diniz-Filho J.A.F., Rangel T.F.L.V.B. et al. 2006. Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: Knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hot-

- spot. — *Diversity and Distributions*, 12 (5): 475–482.
- Boero F. 2015. From Darwin's Origin of Species toward a theory of natural history. — *F1000 prime reports*, 7: 49. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4447030/>.
- Boessenkool S., Mcglynn G., Epp L.S. et al. 2014. Use of ancient sedimentary DNA as a novel conservation tool for high-altitude tropical biodiversity. — *Conservation biology*, 28 (2): 446–455.
- Boussau B., Gouy M. 2012. What genomes have to say about the evolution of the Earth. — *Gondwana Research*, 21 (2–3): 483–494.
- Bowring S.A., Erwin D.H. 1998. A new look at evolutionary rates in deep time: Uniting paleontology and high-precision geochronology. — *GSA Today*, 8 (9): 1–2.
- Box G.E. 1976. Science and statistics. — *Journal of the American Statistical Association*, 71 (356): 791–799.
- Brantley S.L., Lebedeva M. 2011. Learning to read the chemistry of regolith to understand the critical zone. — *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39: 387–416.
- Brantley S.L., Goldhaber M.B., Ragnarsdottir V. 2008. Crossing disciplines and scales to understand the Critical Zone. — *Elements*, 3 (5): 307–314.
- Brooks D.R., McLennan D.A. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*. Chicago: The University of Chicago Press. 434 p.
- Brooks D.R., McLennan D.A. 1999. Species: turning a conundrum into a research program. — *The Journal of Nematology*, 31 (2): 117–133.
- Brooks D.R., McLennan D.A. 2002. *The nature of diversity: An evolutionary voyage of discovery*. Chicago: The University of Chicago Press. 676 p.
- Brownlee G.G. 2014. *Fred Sanger double Nobel Laureate. A biography*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brunsdon D. 1993. Applicable models of long term landform evolution. — *Zeitschrift für Geomorphologie, N.F., Supplement band*, 93: 13–28.
- Brunsdon D. 1996. Geomorphological events and landform change. — *Zeitschrift für Geomorphologie, N.F.*, 40 (3): 273–288.
- Brunsdon D. 2001. A critical assessment of the sensitivity concept in geomorphology. — *CATENA*, 42 (2–4): 99–123
- Caetano-Anollés G., Wang M., Caetano-Anollés D., Mitterhaller J.E. 2009. The origin, evolution and structure of the protein world. — *Biochemical Journal*, 417 (3): 621–637.
- Caetano-Anollés G., Kim K.M., Caetano-Anollés D. 2012. The phylogenomic roots of modern biochemistry: origins of proteins, co-factors and protein biosynthesis. — *Journal of Molecular Evolution*, 74 (1–2): 1–34.
- Caetano-Anollés G. (ed.). 2016. *Untangling molecular biodiversity: Explaining unity and diversity principles of organization with molecular structure and evolutionary genomics*. Singapore: World Sci. Publ. 400 p.
- Carroway E. 2016. Oldest ancient-human DNA details dawn of Neanderthals. — *Nature*, 531: 296–286.
- Condie K.C. 2005. *Earth as an evolving planetary system*. Amsterdam: Elsevier. 430 p.
- Copeland S.R., Sponheimer M., de Ruiter D.J. et al. 2011. Strontium isotope evidence for landscape use by early hominins. — *Nature*, 474: 76–78.
- Cotterill F.P.D. 1995. Systematics, biological knowledge and environmental conservation. — *Biodiversity & Conservation*, 4 (2): 183–205.
- Cotterill F.P.D. 1996. The socio-economic values of biodiversity collections and the challenges of measuring organismal and ecological biodiversity. Invited Keynote Address. — Second World Congress on Natural Science Collections. Cambridge, UK, 20th to 24th August 1996, Cambridge University. https://www.researchgate.net/publication/292931602_Invited_Keynote_Address_The_socio-economic_values_of_biodiversity_collections_and_the_challenges_of_measuring_organismal_and_ecological_biodiversity.
- Cotterill F.P.D. 1997a. The Second Alexandrian Tragedy, and the fundamental relationship between biological collections and scientific knowledge. — Nudds J.R., Pettitt C.W. (eds). *The value and valuation of natural science collections: Proceedings of the International Conference, Manchester*,

1995. London: The Geological Society. P. 227–241.
- Cotterill F.P.D. 1997b. The growth of the WCCR or the extinction of biosystematic resources? Beyond the Second World Congress on Natural History Collections. — ICOM Natural History Collections Newsletter, 11: 7–11.
- Cotterill F.P.D. 1999. Toward exorcism of the ghost of W.T. Thistleton-Dyer: a comment on “overduplication” and the scientific properties, uses and values of natural science specimens. — *Taxon*, 48 (1): 35–39.
- Cotterill F.P.D. 2002a. The future of natural science collections into the 21st century. — Conferencia De Clausura. Actas Del I Simposio Sobre El Patrimonio Natural En Las Colecciones Públicas En Espaca. Vitoria. P. 237–282.
- Cotterill F.P.D. 2002b. A new species of horse-shoe bat (Microchiroptera: Rhinolophidae) from south-central Africa: with comments on its affinities and evolution, and the characterization of rhinolophid species. — *Journal of Zoology (London)*, 256 (2): 165–179.
- Cotterill F.P.D. 2003a. Species concepts and the real diversity of antelopes. — Plowman A. (ed.) Proceedings of the Ecology and Conservation of Mini-antelope: An International Symposium on Duiker and Dwarf Antelope in Africa. Fühürth: Filander Verlag. P. 59–118.
- Cotterill F.P.D. 2003b. Insights into the taxonomy of tsessebe antelopes, *Damaliscus lunatus* (Bovidae: Alcelaphini) in south-central Africa: with the description of a new evolutionary species. — *Durban Museum Novitates*, 29: 11–30.
- Cotterill F.P.D. in prep. The genomic record of the Earth system: Geocodynamics of biodiversity and landscapes in the Critical Zone.
- Cotterill F.P.D., Dangerfield J.M. 1997. The state of biological knowledge. — *Trends in Ecology and Evolution*, 12 (5): 206.
- Cotterill F.P.D., Foissner W. 2010. A pervasive denigration of natural history misconstrues how biodiversity inventories and taxonomy underpin scientific knowledge. — *Biodiversity & Conservation*, 19 (2): 291–303.
- Cotterill F.P.D., Augustin H., Medicus R., Foissner W. 2013. Conservation of protists: The Krauthügel Pond in Austria. — *Diversity*, 5 (2): 374–392.
- Cotterill F.P.D., Taylor P.J., Gippoliti S. et al. 2014. Why one century of phenetics is enough: Response to ‘are there really twice as many bovid species as we thought?’ — *Systematic Biology*, 63 (5): 819–832.
- Cotterill F.P.D., de Wit M.J. 2011. Geocodynamics and the Kalahari epeirogeny: linking its genomic record, tree of life and palimpsest into a unified narrative of landscape evolution. — *South African Journal of Geology*, 114 (3–4): 489–514.
- Crick F.H.C. 1958. On protein synthesis. — Symposium of the Society of Experimental Biology, 12: 138–163.
- Dadson S. 2010. Geomorphology and Earth System science. — *Progress in Physical Geography*, 34 (3): 385–398.
- Danchin A. 2002. *The Delphic Boat: what genomes tell us*. Cambridge (MA): Harvard University Press. 368 p.
- Darwin C. 1881. *The formation of vegetable mould through the action of worms*. London: John Murray. 298p.
- David L.A., Alm E.J. 2011. Rapid evolutionary innovation during an Archaean genetic expansion. — *Nature*, 469: 93–96.
- DeSalle R., Giribet G., Wheeler W. (eds). 2013. *Molecular systematics and evolution: Theory and practice*. Basel: Birkhäuser. 309 p.
- Diehl R.H. 2013. The airspace is habitat. — *Trends in Ecology and Evolution*, 28 (7): 377–379.
- Dilley S. 2013. Nothing in biology makes sense except in light of theology? — *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 44 (4, pt B): 774–786
- Dobzhansky T.H. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. — *The American Biology Teacher*, 35 (2): 125–129.
- Donoghue M.J., Alverson W.S. 2000. A new age of discovery. — *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87 (1): 110–126.
- Dretske F.R. 1981. *Knowledge and the flow of information*. Oxford: Blackwell Scientific. 288 p.
- Dretske F. R. 1985. *Precis of knowledge and the flow of information*. — Kornblith H. (ed.). *Naturalising epistemology*. Cambridge (MA): MIT Press. P. 169–187.

- Dubois A. 2010. Taxonomy in the century of extinctions: taxonomic gap, taxonomic impediment, taxonomic urgency. — *Taprobanica*, 2 (1): 1–5.
- Earth... 2011. Earth Microbiome Project. <http://www.earthmicrobiome.org>.
- Earth System Sciences Committee. 1988. Earth system sciences: A closer view. NASA Advisory Council. Earth System Sciences Committee, United States. Washington (DC): National Aeronautics and Space Administration. P. 208.
- Eisner T., Wilcove D. S. 2000. The Impending Extinction of Natural History. — *The Chronicle of Higher Education*, 47 (3): B24.
- Eldredge N. 2003. The sloshing bucket: How the physical realm controls evolution. — Crutchfield J. Schuster P. (eds). *Evolutionary dynamics. Exploring the interplay of selection, accident, neutrality, and function*. New York: Oxford University Press. P. 3–32.
- Eldredge N. 2008. Hierarchies and the sloshing bucket: toward the unification of evolutionary biology. — *Evolution Education and Outreach*, 1 (1): 10–15.
- Eldredge N. 2015a. *Eternal Ephemera: Adaptation and the origin of species from the nineteenth century through punctuated equilibria and beyond*. New York: Columbia Univ. Press. 416 p.
- Eldredge N. 2015b. *Extinction and evolution. What fossils reveal about the history of life*. New York: Firefly Books. 256 p.
- Epp L.S., Stoof K.R., Trauth M.H., Tiedemann R. 2010. Historical genetics on a sediment core from a Kenyan lake: intraspecific genotype turnover in a tropical rotifer is related to past environmental changes. — *Journal of Paleolimnology*, 43 (4): 939–954.
- Epp L.S., Gussarova G., Boessenkool S. et al. 2015. Lake sediment multi-taxon DNA from North Greenland records early post-glacial appearance of vascular plants and accurately tracks environmental changes. — *Quaternary Science Reviews*, 117 (2): 152–163.
- Falkowski P.G., Fenchel T., Delong E.F. 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. — *Science*, 320: 1034–1039.
- Felsenstein J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sunderland (MA): Sinauer Assoc. 664 p.
- Frankel H.R. 2012a. *The continental drift controversy: Vol. 1. Wegener and the Early Debate*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 625 p.
- Frankel H.R. 2012b. *The Continental Drift Controversy: Vol. 2. Paleomagnetism and Confirmation of Drift*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 544 p.
- Frankel H.R. 2012c. *The Continental Drift Controversy: Vol. 3. Introduction of Seafloor Spreading*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 492 p.
- Frankel H.R. 2012d. *The Continental Drift Controversy: Vol. 4. Evolution into Plate Tectonics*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 796 p.
- Frisch W. Meschede M., Blakey R. 2010. *Plate tectonics: Continental drift and mountain building*. Berlin: Springer. 212 p.
- Ghiselin M.T. 1971. The individual in the Darwinian revolution. — *New Literary History*, 3 (1): 113–134.
- Ghiselin M.T. 1997. *Metaphysics and the Origin of Species*. New York: State Univ. of New York. 377 p.
- Ghiselin M.T. 2005a. The Darwinian revolution as viewed by a philosophical biologist. — *Journal of the History of Biology*, 38 (1): 123–136.
- Ghiselin M.T. 2005b. Homology as a relation of correspondence between parts of individuals. — *Theory in Biosciences*, 124 (2): 91–103.
- Gould S.J. 1989. *Wonderful life: The Burgess shale and the nature of history*. London: Penguin Books. 347 p.
- Gould S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge: Harvard Univ. Press. 1392 p.
- Granger D.E., Lifton N.A., Willenbring J.K. 2013. A cosmic trip: 25 years of cosmogenic nuclides in geology. — *Geological Society of America Bulletin*, 125 (3–4): 1379–1402.
- Grew E.S., Hazen R.M. 2014. Beryllium mineral evolution. — *American Mineralogist*, 99 (5–6): 999–1021.
- Grosch E.G., Hazen R.M. 2015. Microbes, mineral evolution, and the rise of microcontinents — origin and evolution of life with early Earth. — *Astrobiology*, 15 (10): 922–939.
- Guschanski K., Krause J., Sawyer S. et al. 2013. Next-generation museomics disentangles one

- of the largest primate radiations. — *Systematic Biology*, 62 (4): 539–554.
- Harel A., Bromberg Y., Falkowski P.G., Bhat-tacharya D. 2014. Evolutionary history of redox metal-binding domains across the tree of life. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 111 (19): 7042–7047.
- Hazen R.M. 2010. Evolution of minerals. — *Scientific American*, 302 (3): 58–65.
- Hazen R.M. 2012. The story of Earth: the first 4.5 billion years, from stardust to living planet. London: Penguin. 320.
- Hazen R.M., Ferry J.M. 2010. Mineral evolution: Mineralogy in the fourth dimension. — *Elements*, 6 (1): 9–12.
- Hazen R.M., Ewing R.C., Sverjensky D.A. 2009. Evolution of uranium and thorium minerals. — *American Mineralogist*, 94 (10): 1293–1311.
- Hazen R.M., Papineau D., Bleeker W. et al. 2008. Mineral evolution. — *American Mineralogist*, 93 (11–12): 1693–1720.
- Hazen R.M., Papineau D. 2012. Mineralogical co-evolution of the geosphere and biosphere. — Knoll A.H. et al. (eds). *Fundamentals of Geobiology*. New York: John Wiley & Sons. P. 333–350.
- Hazen R.M., Golden J., Downs R.T., et al. 2012. Mercury (Hg) mineral evolution: A mineralogical record of supercontinent assembly, changing ocean geochemistry, and the emerging terrestrial biosphere. — *American Mineralogist*, 97 (7): 1013–1042.
- Hazen R.M., Downs R.T., Kah L., Sverjensky D. 2013a. Carbon mineral evolution. — *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 75 (7): 79–107.
- Hazen R.M., Sverjensky D.A., Azzolini D. et al. 2013b. Clay mineral evolution. — *American Mineralogist*, 98 (11–12): 2007–2029.
- Hazen R.M., Liu X.M., Downs R.T. et al. 2014. Mineral evolution: Episodic metallogenesis, the supercontinent cycle, and the coevolving geosphere and biosphere. — *Society of Economic Geologists, Special Publication*, 18: 1–15.
- Hazen R.M., Grew E.S., Downs R.T. et al. 2015a. Mineral ecology: Chance and necessity in the mineral diversity of terrestrial planets. — *The Canadian Mineralogist*, 53 (3): 295–324.
- Hazen R.M., Hystad G., Downs R.T. et al. 2015b. Earth's "missing" minerals. — *American Mineralogist*, 100 (10): 2344–2347.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana (IL): University of Illinois Press. 263 p.
- Herkt K.M.B., Barnikel G., Skidmore A.K., Fahr J. 2016. A high-resolution model of bat diversity and endemism for continental Africa. — *Ecological Modelling*, 320 (1): 9–28.
- Hoagland K.E. 1996. The Taxonomic Impediment and the convention on biodiversity. — *Association of Systematics Collections News*, 24: 61–62, 66–67.
- Hoffmann P.F. 2012. The tooth of time: Cesare Emalini. — *Geoscience Canada*, 39 (1): 13–16.
- Hoffmann V., Verboom G.A., Cotterill F.P.D. 2015. Dated plant phylogenies resolve Neogene climate and landscape evolution in the Cape Floristic Region. — *PLoS ONE*, 10 (9): e0137847.
- Holmes A. 1965. *Principles of physical geology*. London: Nelson. 730 p.
- Jenner R.A. 2014. Macroevolution of animal body plans: Is there science after the tree? — *BioScience*, 64 (8): 653–664.
- Jenner R. A., Wills M.A. 2007. The choice of model organisms in evo-devo. — *Nature Reviews of Genetics*, 8: 311–319.
- Johnson C.M., McLennan S.M., McSween H.Y., Summons R.E. 2013. Smaller, better, more: Five decades of advances in geochemistry. — *Geological Society of America, Special Papers*, 500: 259–302.
- Johnson D.L. 2002. Darwin would be proud: bioturbation, dynamic denudation, and the power of theory in science. — *Geoarchaeology*, 17 (1): 7–40.
- Johnson N.A. 2007. *Darwinian detectives: Revealing the natural history of genes and genomes*. Oxford: Oxford University Press. 265 p.
- Judson H.F. 1993. Frederick Sanger, Erwin Chargaff, and the metamorphosis of specificity. — *Gene*, 135: 19–23.
- Judson H.F. 2013. *Eighth Day of Creation: Makers of the revolution in biology*. New York: Cold Spring Harbour Laboratory Press. 714 p.

- Kim K.M., Caetano-Anollés G. 2012. The evolutionary history of protein fold families and proteomes confirms that the archaeal ancestor is more ancient than the ancestors of other superkingdoms. — *BMC Evolutionary Biology*, 12: 13.
- Kunz T.H., Gauthreaux S.A., Hristov N.I., et al. 2008. Aeroecology: probing and modeling the aerosphere. — *Integrative and comparative biology*, 48 (1): 1–11.
- Lee W. D. 2014. *From X-Rays to DNA: How engineering drives biology*. Cambridge (MA): MIT Press. 233 p.
- Li Y.F., Costello J.C., Holloway A.K., Hahn M.W. 2008. “Reverse ecology” and the power of population genomics. — *Evolution*, 62 (12): 2984–2994.
- Lin H. 2010. Earth’s Critical Zone and hydrogeology: Concepts, characteristics, and advances. — *Hydrology and Earth System Sciences*, 14 (1): 25–45.
- Lomolino M.V. 2004. Conservation biogeography. — Lomolino M.V., Heaney L.R. (eds). *Frontiers of biogeography: New directions in the geography of nature*, Sunderland (MA): Sinauer Assoc. P. 293–296.
- Louys J., Price G.J., O’Connor S., 2016. Direct dating of Pleistocene stegodon from Timor Island, East Nusa Tenggara. — *PeerJ*, 4: p.e1788.
- MacArthur R.H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. New York: Harper & Row. 269 p.
- Maddox J. 2013. Preface to the Expanded Edition. — Judson H.F. *Eighth Day of Creation: Makers of the revolution in biology*. New York: Cold Spring Harbour Laboratory Press. P. xxii–xxvi.
- Mayr E. 1982. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge (MA): The Belknap Press. 974 p.
- Mayr E. 2004. *What makes biology unique: Considerations of the autonomy of a scientific discipline*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 232 p.
- Meyer M., Arsuaga J-L., de Filippo C. et al. 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature*. doi:10.1038/nature17405.
- Miall A.D. 2013. *Sophisticated stratigraphy*. — Geological Society of America, *Special Papers*, 500: 169–190.
- Miall A.D. 2014. The emptiness of the stratigraphic record: a preliminary evaluation of missing time in the Mesaverde Group, Book Cliffs, Utah, USA. — *Journal of Sedimentary Research*, 84 (3): 457–469.
- Miall A.D. 2015a. Updating uniformitarianism: stratigraphy as just a set of “frozen accidents”. — Geological Society of London, *Special Publications*, 404: 11–36.
- Miall A.D. 2015b. Logan Medallist 3. Making stratigraphy respectable: from stamp collecting to astronomical calibration. — *Geoscience Canada*, 42 (3): 271–302.
- Microbial... 2016. *Microbial Earth Project*. <http://www.microbial-earth.org>.
- Morange M. 1998. *A history of molecular biology*. Cambridge: Harvard Univ. Press. 336 p.
- Mushegian A. 2007. *Foundations of comparative genomics*. New York: Academic Press. 280 p.
- NRC 2009. *The new science of metagenomics: Revealing the secrets of our microbial planet*. Washington (DC): National Academy of Sciences. 188 p.
- Nudds J.R., Selden, P.A. 2008. Fossil-Lagerstätten. — *Geology Today*, 24 (4): 153–158.
- O’Hara R.J. 1988. Homage to Clio, or, toward an historical philosophy for evolutionary biology. — *Systematic Zoology*, 37 (2): 142–155.
- O’Hara R.J. 1997. Population thinking and tree thinking in systematics. — *Zoologica Scripta*, 26 (4): 323–329.
- Oyibo H.K., Znamenskiy P., Oviedo H.V., Zador A.M. 2014. Long-term Cre-mediated retrograde tagging of neurons using a novel recombinant pseudorabies virus. — *Frontiers in Neuroanatomy*, 8: 86.
- Pavlinov I.Y. 2011. Morphological disparity: an attempt to widen and to formalize the concept. — Pavlinov I.Y. (ed.). *Research in biodiversity: Models and applications*. InTech Open Access Publ. P. 341–364.
- Perez-Iratxeta C. Palidwor G., Andrade-Navarro M.A. 2007. Towards completion of the Earth’s proteome. — *EMBO reports* 8 (12): 1135–1141.

- Price G.J., Feng Y.X., Zhao J.X., Webb G.E. 2013. Direct U-Th dating of vertebrate fossils with minimum sampling destruction and application to museum specimens. — *Quaternary Geochronology*, 18 (1): 1–8.
- Raup D.M. 1991. *Extinction: Bad genes or bad luck?* New York: W.W. Norton & Co. 210 p.
- Rasmussen C., Troch P.A., Chorover J. et al. 2011. An open system framework for integrating critical zone structure and function. — *Biogeochemistry*, 102 (1–3): 15–29.
- Richardson S.S., Stevens H. (eds). 2015. *Post-genomics: Perspectives on biology after the genome*. London: Duke Univ. Press. 304 p.
- Ricklefs R.E. 2012. Naturalists, natural history, and the nature of biological diversity. — *The American Naturalist*, 179 (4): 423–435.
- Rinke C., Schwientek P., Sczyrba A., et al. 2013. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter. — *Nature*, 499: 431–437.
- Roberts L. 2001. The human genome: controversial from the start. — *Science*, 291: 1182–1188.
- Rogers Y.H., Venter J.C. 2005. Genomics: massively parallel sequencing. — *Nature*, 437: 326–327.
- Rose S. 1997. *Life lines: Biology, freedom, determinism*. London: Penguin. 335 p.
- Rothman D.H., Fournier G.P., French K.L. et al. 2014. Methanogenic burst in the end-Permian carbon cycle. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 111 (15): 5462–5467.
- Saito M.A. 2012. The rise of oxygen and aerobic biochemistry. — *Structure*, 20 (1): 1–2.
- Sanger F. 1988. Sequences, sequences, and sequences. — *Annual Review of Biochemistry*, 57: 1–28.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. 1977b. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 74 (12): 5463–5467.
- Schoene B., Condon D.J., Morgan L., McLean N. 2013. Precision and accuracy in geochronology. — *Elements*, 9 (1): 19–24.
- Schoene B., Samperton K.M., Eddy M.P. et al. 2015. U-Pb geochronology of the Deccan Traps and relation to the end-Cretaceous mass extinction. — *Science*, 347: 182–184.
- Schmitz M.D., Kuiper K.F. 2013. High-precision geochronology. — *Elements*, 9 (1): 25–30.
- Selden P., Nudds J. 2012. *Evolution of fossil ecosystems*. New York: CRC Press. 304 p.
- Sepkoski D. 2012. *Rereading the fossil record: The growth of paleobiology as an evolutionary discipline*. Chicago: University of Chicago Press. 432 p.
- Sepkoski D. 2014. Paleontology at the “high table”? Popularization and disciplinary status in recent paleontology. — *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 45 (3): 133–138.
- Sepkoski D., Ruse M. (eds.). 2013. *The paleobiological revolution: Essays on the growth of modern paleontology*. Chicago: University of Chicago Press. 584 p.
- Smith D.J. 2013. Microbes in the upper atmosphere and unique opportunities for astrobiology research. — *Astrobiology*, 13 (10): 981–990.
- Stager J.C., Sporn L.A., Johnson M., Regalado S. 2015. Of paleo-genes and perch: What if an “Alien” is actually a Native? — *PloS ONE*, 10 (3): p.e0119071.
- Stent G. S. 1968. That was the molecular biology that was. — *Science*, 160: 390–395.
- Stent G.S. 1969. *The coming of the Golden Age: A view of the end of progress*. New York: Natural History Press. 146 p.
- Stent G.S. 1970. DNA. — *Daedalus*, 99 (4): 909–937.
- Stent G.S. 1985. Thinking in one dimension: The impact of molecular biology on development. — *Cell*, 40 (1, pt. 1–2): 1–2.
- Stevens H. 2013. *Life out of sequence: A data-driven history of bioinformatics*. Chicago: University of Chicago Press. 272 p.
- Stevenson A., Burkhardt J., Cockell C.S. et al. 2015. Multiplication of microbes below 0.690 water activity: implications for terrestrial and extraterrestrial life. — *Environmental Microbiology*, 17 (2): 257–277.
- Summerfield M.A. 2005. A tale of two scales, or the two geomorphologies. — *Transactions of the Institute of British Geographers, New Series*, 30 (4): 402–415.
- Tewksbury J.J., Anderson J.G., Bakker J.D. et al. 2014. Natural history’s place in science and society. — *BioScience*, 64 (5): 300–310.

- Trueman C.N. 2013. Chemical taphonomy of biomineralized tissues. — *Palaeontology*, 56 (3): 475–486.
- Venter J.C., Levy S., Stockwell T. et al. 2003. Massive parallelism, randomness and genomic advances. — *Nature Review of Genetics*, 33: 219–227.
- Vrba E.S. 1993. Turnover pulses, the Red Queen, and related topics. — *American Journal of Science*, 293A (5): 418–452.
- Walker D. 2013. Plates, planets, and phase changes: 50 years of petrology. — *Geological Society of America, Special Papers*, 500: 1–32.
- Walker J. 2014. Frederick Sanger (1918–2013): Double Nobel-prizewinning genomics pioneer. — *Nature*, 505: 27.
- Wiley E.O., Lieberman B.S. 2011. *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. 2nd ed. New York: Wiley-Blackwell. 424 p.
- Williams G.C. 1966. *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton Univ. Press. 328 p.
- Williams G.C. 1992. *Natural selection: Domains, levels and challenges*. Oxford: Oxford Univ. Press. 198 p.
- Wilson D.S. 2007. *Evolution for everyone: How Darwin's theory can change the way we think about our lives*. New York: Random Books. 400 p.
- Wilson E.O. 1994. *Naturalist*. Washington (DC): Island Press. 380 p.
- Womack A.M., Bohannon B.J., Green J.L. 2010. Biodiversity and biogeography of the atmosphere. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, ser. B. Biological Sci.*, 365: 3645–3653.
- Zador A.M., Dubnau J., Oyibo H.K. et al. 2012. Sequencing the connectome. *PLoS Biol*, 10 (10): e1001411.
- Ziman J. 1978. *Reliable knowledge: An exploration of the grounds for belief in science*. Cambridge: Cambridge University Press. 197 p.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И БИОКОЛЛЕКЦИИ: ПРОБЛЕМА СООТВЕТСТВИЯ*

И.Я. Павлинов

Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова; igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

В статье исследуются теоретические вопросы общей проблемы соответствия между биocolлекциями и биоразнообразием (БР). Кратко рассмотрены научные предпосылки возникновения интереса к БР, охарактеризованы фундаментальные проявления БР (фрагменты, уровни иерархии, аспекты). Очерчено расширенное понимание биоинформатики как дисциплины, изучающей информационное обеспечение исследований БР; биocolлекции являются частью этого обеспечения в качестве специфической ресурсной базы. Долговременно сохраняющиеся музейный биocolлекции гарантируют опытную выводимость и опытную проверяемость (верификацию) знания о БР, делая это знание вполне научным. Показано, что биocolлекция, в качестве информационного ресурса, в работах по БР выполняет роль исследовательской выборки. Рассмотрены основные характеристики биocolлекции: наиболее общей является её научная значимость, более частные делятся на три основные группы: «собственные» (содержательность, информативность, достоверность, адекватность, документированность, систематичность, объём, структура, уникальность, стабильность, лабильность), «внешние» (разрешающая возможность, исползуемость, этическая составляющая), «служебные» (музеефицированность, обеспеченность системой хранения, включённость в метаструктуру, стоимость).

BIODIVERSITY AND BIOCOLLECTIONS: PROBLEM OF CORRESPONDENCE

Igor Ya. Pavlinov

Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University; igor_pavlinov@zmmu.msu.ru

The focus of biology, as a science, on the study and explanation of the similarities and differences between organisms led in the second half of the 20th century to the recognition of a specific subject area of biological research, viz. biodiversity (BD).

One of the most important general scientific prerequisites for this shift was understanding that (at the level of ontology) the structured diversity of nature is its fundamental property equivocal to subjecting of some of its manifestations to certain laws. At the level of epistemology, this led to the acknowledging that the “diversificationary” approach to description of the living nature is as justifiable as the formerly dominated “unificationary” approach.

This general trend has led to a significant increase of attention to BD proper. From a pragmatic perspective, its leitmotif was conservation of BD as a renewable resource; from a scientific perspective, the leitmotif was studying BD as a specific natural phenomenon. These two points of view are combined by recognition of the need for scientific substantiation of BD conservation strategy, which implies the need for detailed research of the very BD.

At the level of ontology, in the study of BD (leaving aside the question of its genesis), one of the key problems is elucidation of its structure, which is interpreted as a manifestation of the structure of the Earth’s biota itself. With this, it is acknowledged that the subject area of empirical research is not the BD as a whole (“Umgebung”) but its various particular individual manifestations (“Umwelts”). Within the latter, it is suggested herewith to recognize: fragments of BD (especially taxa and ecosystems), hierarchical levels of BD (primarily within- and interorganismal ones), and aspects of BD (before all taxonomic and meronomic ones).

Attention is drawn to a new interpretation of bioinformatics as a discipline that studies the information support of BD research and protection. An important fraction of this support are museum (and eventually any other) biocollections.

The scientific value of biocollections means that they provide a possibility of both empirical inferring and testing (verification) of the knowledge about BD. This makes biocollections, in their epistemological status, equivalent to experiments, and so it makes collection-based studies on BD quite scientific. It is emphasized that collections of natural objects (naturalia) contain primary (objective) information about BD, while information retrieved somehow from these objects is a secondary (subjective) one.

Collection, as an information resource, serves as a research sample in the studies of BD. Collection pool, as the totality of all materials kept in all collections over the world, can be treated as a general sample, with every single collection being a local sample. The main characteristic of collection as a sample is its representativeness; so the basic strategy of development of the collection pool is to maximize its representativeness as a means to ensure correspondence of the structure of the biocollection pool to that of BD itself.

The most fundamental characteristic of the collection pool, as an information resource for BD studies and protection, is its scientific significance. More particular characteristics of research collections are as following:

- the “proper” characteristics of every collection are its meaningfulness, informativeness, reliability, adequacy, documenting, systematicity, volume, structure, uniqueness, stability, lability;
- the “external” characteristics of collection are its resolution, usability, ethic constituent;
- the “service” characteristics of collection are its museofication, storage system security, inclusion in metastructure, cost.

In the contemporary world, development of the biocollection pool, as a specific resource for BD research and conservation, requires development of an “extravertal” strategy and considerable organizational efforts, including “information support” aimed at demonstrating necessity of the existence and development of museum biocollections.

Основной задачей биологической науки всегда было и остаётся выявление и объяснение сходств и различий между организмами: как они возникают, в чём проявляются, в чём их функциональный, адаптивный и эволюционный смысл и т. п. Вся классическая биология занималась решением этой глобальной головоломки: почему организмы разные (Уоддингтон, 1970). И хотя биология XX в., став во многом экспериментальной и сосредоточившись в основном на субклеточных и экологических уровнях организации живого вещества, попыталась «откреститься» от классики, на самом деле задача осталась той же: объяснить а) почему организмы дифференцированы структурно и функционально и б) почему они различаются по способам структуризации и по своей роли в природных сообществах.

В последней трети XX в. традиционное внимание к разнообразию организмов, раздробленное между разными биологическими дисциплинами, оформилось в особую целостную предметную область, получившую название биологическое разнообразие (биоразнообразие, БР) (Wilson, 1988). Редактор только что указанной книги в предисловии к ней назвал БР довольно поэтично «величайшим чудом нашей планеты». Прагматично на-

строенные чиновники в начале 1990-х гг. в законодательном порядке включили БР в число важнейших природных ресурсов, сохранение которого было объявлено одним из условий устойчивого развития человечества (Декларация..., 1992). Эта «Декларация Рио» послужила своего рода триггером в разворачивании бурного обсуждения и решения широкого круга вопросов и задач, так или иначе связанных с изучением, сохранением и использованием БР.

Частью этого обсуждения стало выяснение вопроса о том, что является эмпирической (ресурсной) базой для изучения БР: что позволяет судить о его структуре и динамике на глобальном и локальном уровнях. Поскольку в качестве ключевого аспекта БР с самого начала фигурировало таксономическое (главным образом видовое) разнообразие, а его фактологией традиционно были музейные коллекции, повышенное внимание к БР неизбежно распространилось и на коллекционные собрания.

Подчёркивая значение биокolleкций для изучения и отчасти сохранения БР, их афористически стали называть «архивом», «библиотекой» или «обсерваторией» БР (Калякин и др., 2001; Cotterill, 2002; Горяшко, Калякин, 2004; Winston,

2007; Калякин, Павлинов, 2012; ICOM..., 2013). Это вдохнуло «новую жизнь» в «старые музеи», показав их востребованность в решении современных проблем БР (Miller, 1985; Tyndale-Biscoe, 1992; Alberch, 1993; Chalmers, 1993; Miller, 1993; Duckworth et al., 1993; Shetler, 1995; Cotterill, 1996, 1997a,b, 2002; Mehrhoff, 1997; Butler et al., 1998; Krishtalka, Humphrey, 2000; Ponder et al., 2001; Bates, 2007; Ward, 2012). Новое понимание предназначения музейных собраний отразил термин Biodiversity Collections, а сами эти собрания были обозначены как Biodiversity Repositories (Biodiversity Collections..., 2008, 2013, 2015; Global..., 2013; Matsunaga et al., 2013).

При рассмотрении коллекционного фонда, объединяющего «коллекции биоразнообразия», в таком ключе — как преимущественно информационного ресурса, на основе которого проводятся исследования БР, — одной из ключевых является проблема *соответствия коллекций*. Последнее понятие весьма многозначно, для целей настоящей статьи для него достаточно указать два общих смысла. Один из них подразумевает соответствие музейных коллекций неким критериям научности: оно позволяет рассчитывать на то, что проводимые на основе коллекций исследования БР как природного явления являются «научными» в достаточно строгом значении этого слова. Другой смысл подразумевает, что структура коллекционного фонда соответствует структуре самого БР: в таком случае мы можем рассчитывать на то, что результаты изучения музейных коллекций с высокой надёжностью отражают реальные свойства БР.

В настоящей статье в достаточно сжатом виде (т. е. не обсуждая разные точки зрения и не вдаваясь в полемику) рассмотрены ключевые вопросы, относящиеся

к указанной «титულიной» проблеме. В первую очередь изложены соображения, касающиеся научных предпосылок возникновения современного интереса к БР (раздел 1). Охарактеризованы фундаментальные проявления самого БР, которые являются конкретными предметами исследований, — его аспекты, фрагменты, уровни иерархии и т. п. (раздел 2). В связи с интерпретацией биокolleкций как информационного ресурса для изучения БР кратко охарактеризовано расширенное понимание биоинформатики как дисциплины, изучающей информационное обеспечение исследований БР (раздел 3). Вслед за этим кратко представлено понимание биокolleкций как специфического биоресурса для указанных исследований (раздел 4) и рассмотрены общие основания, позволяющие присваивать биокolleкциям статус научных (раздел 5). В завершение выделены базовые характеристики биокolleкций, рассматриваемых в таком ключе, которые позволяют считать их а) научными и б) надёжным информационным ресурсом для изучения БР. Очерчены три базовые группы этих характеристик и указано их основное содержание (раздел 6).

1. Разнообразие vs. единообразие

По-видимому, любая деятельность человека, направленная на внешний по отношению к нему мир (вещей и идей), так или иначе связана с упорядочением — прежде всего представлений об этом мире, а по мере необходимости и возможности и самого этого мира. Цель упорядочения — приспособить мир к своим нуждам, сделать глобальный «мир вообще» (Umgebung, «умгебунг») локальным «миром для себя» (Umwelt, «умвельт») (Утехин, 2005). В результате происходит некая редукция реального (объективно-

го) разнообразия к такому его уровню, с которым конкретно имеет дело человек в своей деятельности.

При этом понятно, что такое упорядочение само по себе «упорядоченно» — оно является мотивированным и формируется теми или иными потребностями упорядочивающего субъекта. Эти потребности и определяемые ими мотивы могут быть весьма разными, здесь необходимо указать две наиболее общие — конкретную утилитарную и абстрактную познавательную.

Утилитарная мотивация формирует вполне локальные цели и задачи, определяясь конкретными потребностями локальных сообществ людей. Поэтому достигаемая на её основе редукция разнообразия в каждом конкретном случае достаточно неполная, а результаты разных «локальных» редукций в той или иной мере различны.

В отличие от этого, познавательная мотивация в рамках доминировавшего до самого недавнего времени классического рационализма нацеливает субъект на всеобъемлющий охват «умгебунга» и тем самым делает его редукцию глобальной по изначальной интенции. В основе такой редукции лежит ключевая идея — представление об «умгебунге» как о рационально устроенной детерминированной системе, подчиняющейся единой причине (чем бы она ни была).

Начальная форма упорядочения всякого разнообразия, а тем самым и его начальная познавательно мотивированная редукция, — классифицирование в самом общем понимании. Оно заключается в выделении в наблюдаемом разнообразии некоторых группировок, объединяющих элементы разнообразия на основании их сходства по тем или иным классифицирующим признакам. В результате по-

тенциально бесконечное и потенциально непрерывное разнообразие редуцируется до некоторого конечной совокупности дискретных групп, составляющих некую *классификационную систему*. Последняя представляет собой форму *качественной редукции* разнообразия.

Основной мотивацией разработки классификационных систем на уровне онтологии с самого начала становления современной науки (XVI–XVII вв.) была и остаётся идея всеобщей Системы природы. На уровне эпистемологии ей первоначально соответствовало представление о всеобщем аналитическом языке «качественного» (в форме классификаций) научного описания всего сущего (Slaughter, 1982); новейшим воплощением такого языка можно считать т. н. классиологию (Покровский, 2006). Конечной целью является разработка такой единой всеобщей классификационной системы, основное назначение которой состоит в редукции всего разнообразия проявлений природы к некоторому единственному (по исходному условию) «наивысшему роду», полагая выделяемые «промежуточные роды» не более чем его детализациями. С точки зрения сущностного видения «умгебунга» основной смысл такой системы — связывание между собой бесконечного количества свойств, характеризующих элементы классифицируемого множества, через их (свойства) редукцию к некоторой ограниченной совокупности сущностей — в пределе, разумеется, к единственной. На этом основании можно считать, что полностью разработанная «естественная классификация» выполняет функцию законоподобного обобщения (Розова, 1986; Забродин, 1989).

Существенно иной является *количественная* форма редукции разнообразия, результатом которой являются *па-*

раметрические системы (о термине см.: Субботин, 2001). Последние редуцируют разнообразие, подводя его элементы под некую «формулу», которая чаще всего имеет математическое выражение. Как и классификационная система, параметрическая связывает между собой свойства элементов многообразия; важное отличие состоит в том, что всякая «формула» делает одни из свойств вычислимой функцией других — в пределе какого-то одного параметра (иногда его называют «любищевским», см.: Расницын, 2002). В результате «умгебунг» редуцируется до такого «умвельта», который задан градиентом значений такого параметра; при желании его можно соотносить с сущностью в эссенциалистской натурфилософии, что соответствует концепции «естественного рода» в понимании Куайна (1996). При этом понятно, что, как и в случае классификационной системы, параметризация «умгебунга» в пределе должна быть глобальной: идеалом является всеохватная количественная «формула», которая связывает с одним каким-то параметром (аргументом) все возможные свойства элементов «умгебунга» (Вайнберг, 2008). Очевидно, такая формула полностью отвечает условиям выше упомянутого аналитического языка науки: здесь крайности сходятся.

Несмотря на единство общего идеала, присущего классической рациональности, — разработки некой всеобщей системы, будь то классификационная или параметрическая, — между качественным и количественным способами редукции «умгебунга» существует важное различие. Первый представляет структуру разнообразия в явном виде — как так или иначе организованную совокупность группировок разного уровня общности; второй же это разнообразие скрывает, сводя его

к некоей «формуле» (Розов, 1995; Субботин, 2001). На этом основании в контексте основной проблематики данной статьи первый способ описания можно обозначить как «*диверсификационный*», в нём разнообразие подчёркивается. Второй способ заслуживает обозначения как «*унификационный*», в нём разнообразие так или иначе затушёвывается, считается чем-то вроде досадной «помехи» (например, при применении статистических методов реальное разнообразие низводится до статуса «погрешности»).

В той мере, в какой качественные характеристики элементов «умгебунга» не сводимы к количественным, классификационные системы не сводимы к параметрическим (Уайтхед, 1990; у него иная терминология). Впрочем, они могут так или иначе комбинироваться, порождая, например, периодические системы (Попов, 2008), а также совмещаться на уровне описания неких общих закономерностей организации БР (Пузаченко, 2010; также его статья в настоящем сборнике). Эта несводимость, по-видимому, означает, что «умгебунгу» изначально присущ некий неустранимый «базовый фон» разнообразия, представимый лишь средствами классификационной системы. Понимание недостаточности «унификационного» подхода заложено в одно из новейших представлений о том, каким образом на «диверсификационной» основе надлежит организовывать знание о безграничном разнообразии проявлений материального и духовного мира (Heu et al., 2009). Данное общее заключение, к которому мы ещё вернёмся, важно иметь в виду, поскольку оно имеет самое прямое отношение к исследовательской проблематике БР.

На этом основании оба указанных способа описания (редукции) «умгебунга» можно полагать равноправными в том

смысле, что каждый из них решает оптимальным способом некие специфические познавательные задачи, которые «не по зубам» другому. Такое понимание складывается в рамках современной неклассической научной рациональности: само по себе «диверсикационное», оно означает признание правомочности разнообразия исследовательских программ, которое в какой-то мере соответствует разнообразию форм упорядоченности (структуризации) познаваемого «умгебунга» (Куайн, 1996). Эта общая позиция более глубоко обосновывается эволюционной эпистемологией (см. далее настоящий раздел).

Проблема здесь в том, что до самого недавнего времени как в науке, так и, соответственно, в обывательских представлениях о ней, абсолютно доминировал идеал классической рациональности, в основе которого лежит представление о научной состоятельности лишь одного — и при этом строго «унификационного» — способа редукции «умгебунга». Это доминирование оказывало и пока ещё оказывает весьма сильное влияние на характер восприятия научным и «околонаучным» сообществом того, каков статус исследований, так или иначе связанных с БР. Поэтому указанному идеалу следует посвятить здесь хотя бы несколько абзацев.

Этот идеал, как кратко указано выше, заключается в признании следующего: а) «умгебунг» представляет собой детерминированную систему, подчиняющуюся единой и потому единственной причине, б) этой последней соответствует некоторая единая и потому единственная теория, которая исчерпывающе описывает «умгебунг», в) формой представления такой «всеобщей теории всего» служит единая и потому единственная «формула», синтаксис которой заимствуется из математики (в общем смысле).

Только что указанные позиции (а) и (б) восходят к Античности (к платоновскому Единому или к аристотелевскому Первоначалу). В период становления классической науки картезианского толка эту общую идею активнейшим образом подпитывала библейская монотеистическая натурфилософия — представление о том, что весь тварный мир во всём многообразии его проявлений является воплощением единого божественного «Плана творения», а его единственная начальная причина — «Божественный замысел» (или «промысел») (Гайденко, 1997). Это представление достаточно полно и глубоко выразил один из отцов-основателей современной биологической систематики Карл Линней, провозгласив: *Natura est lex Dei* (Breidbach, Ghiselin, 2007).

Позиция (в) также погружена в довольно глубокую натурфилософию всё того же библейского толка. Одной из важных предпосылок к этому стала метафора Авр. Августина, уподобившего саму Природу «книге Природы», которую можно читать точно так же, как Библию — «книгу Откровения» (Harrison, 2006). В конце XVI в. Г. Галилей, с именем и работами которого связано начало становления науки Нового времени, заявил, что эта «книга Природы написана на языке математики». В конце XVIII в. философ И. Кант в работе «Метафизические начала естествознания» закрепил этот афоризм чёткой формулировкой: «в любом частном учении о природе можно найти науки в собственном смысле лишь столько, сколько имеется в ней математики» (цит. по: Кант, 1999, с. 58). И наконец к началу XX в. этот общий тренд развития рациональности породил физикалистскую парадигму, согласно которой научно лишь то, что выразимо аналитическим количественным языком (= «формулой») физики.

В этом месте уместно напомнить, что на рубеже XVI–XVII вв. Ф. Бэкон, закладывая философские основания современного естествознания, разделил его на «естественную философию» и «естественную историю». Первая оперирует точным математическим языком и открывает законы, вторая оперирует классификациями и просто упорядочивает с их помощью наблюдаемые явления. В XIX в. этим двум разделам естествознания были присвоены эпитеты «номотетика» и «идеография» (У. Уэвэлл), в наше время относящимся к ним дисциплинам присвоен статус «теоретических» и «классифицирующих» («таксономических») (Розов, 1995). В рамках современной классической рациональности первая считается «наукой» в строгом смысле, вторая этого статуса лишена: вспомним известный афоризм (то ли Кельвина, то ли Резерфорда) о «физике» и «собирании марок».

Понятно, что вся проблематика изучения разнообразия живой природы на основе качественной формы редукции и разработки классификационных систем относится ко второй категории, т. е. — с точки зрения физикализма — должна считаться (и многими действительно считалась и считается) «ненаукой», «вещью второго сорта». Основным способом поднятия научного статуса этой проблематики и связанных с нею биологических дисциплин (прежде всего систематики) в рамках физикалистской доктрины полагается её номотетизация (Любищев, 1968, 1972) — т. е. подчинение «диверсификационного» способа исследования и представления структуры БР «унификационному». В частности, в рамках этой исследовательской программы предлагается выстраивать «логические классификации» (Любищев, 1972; Кожара, 1982)

или разрабатывать уже упоминавшиеся периодические системы для животных и растений по образу таковой системы химических элементов (Попов, 2008).

Этот общий «унификационный» тренд развития естествознания стал постепенно сдавать доминирующие позиции начиная со второй половины XIX в.

«Первой ласточкой» явилось отрицание самоочевидности и единственности аристотелевской логики, составляющей подспудную основу всей классической рациональности. Её заменило множество логических систем, по-разному обосновываемых *per se* и по-разному формулирующих правила вывода одних суждений из других (Шуман, 2001).

Следующим важнейшим шагом, с которым связано начало становления современной неклассической научной рациональности, стало признание равноправия разных исследовательских программ (в широком смысле) (Куайн, 1996; Хаклеер, Хукер, 1996; Лакатос, 2003). Этот переход радикально порвал с морально устаревшей претензией «унификационистов» на владение «единственно верным учением» о том, что такое наука как способ и совокупный результат познания структуры «умгебунга». Согласно новой научной парадигме, разным проявлениям (аспектам и т. п.) этой структуры соответствуют разные исследовательские программы, онто-эпистемологические основания которых наиболее адекватны соответствующим специфическим проявлениям исследуемой реальности. С данной точки зрения качественный способ построения «умгельта» ничуть не хуже количественного, а «классификации» ничуть не хуже «формул» — разумеется, строго в рамках сферы их компетенции.

Наконец, как представляется, для признания безусловной правомочности «ди-

версификационного» видения и описания структуры «умгебунга» определённое значение имеет активное развитие неравновесной термодинамики, или синергетики. Она на уровне онтологии утверждает разнообразие как неотъемлемое свойство всякой достаточно сложно устроенной системы, а диверсификацию — как неотъемлемое свойство её развития (Пригожин, Стенгерс, 1986; Баранцев, 2003); к числу таких систем относится биота (Brooks, Wiley, 1986). Примечательно, что этот общий принцип перенесён на эпистемологию, породив её новейшую эволюционную версию: она подводит свою теоретическую базу под только что отмеченное признание того, что развивающейся науке неизбежно присуща диверсификация познавательных систем (Hull, 1988; Хаклеер, Хукер, 1996; Поппер, 2000).

Всё это вместе взятое стало предпосылкой к вызреванию понимания того, что разнообразие как таковое не может и не должно исключаться из научной сферы как нечто «постороннее» по отношению к изыскиваемым наукой «унифицирующим» законам. Напротив, это разнообразие может и должно быть предметом познавательной деятельности (и вообще частью новейшей культурной традиции: см. статью С.В. Чебанова в настоящем сборнике). Соответственно этому усилия должны быть направлены на корректное определение самого этого предмета (что такое разнообразие, как оно организовано и т. п.), методологию его исследования (базовые алгоритмы и т. п.), способы его представления («классификации» и т. п.).

Понятно, что развитие «диверсификационного» подхода и включение его в сферу науки на равных правах с «унификационным» сыграло важную роль в формировании современных представлений о БР как о самостоятельном и вполне

самодостаточном объекте научных исследований. Это, в свою очередь, повлекло за собой повышение интереса к методологическим и эмпирическим основаниям таких исследований, в числе которых оказались научные коллекции.

2. Структура биоразнообразия

Сказанное в предыдущем разделе о том, что всякое изучение всеобщего «умгебунга» неизбежно сопряжено с его редукцией до некоторого множества частных «умвельтов» и что способ каждой их этих редукций неизбежно сопряжён с исходной мотивацией, надо полагать справедливым и в отношении БР. Это последнее, будучи в некотором глобальном масштабе уже неким «умвельтом», выделенным в результате некоторой операции редукции из глобального «умгебунга»-Вселенной, в рамках собственно биологической проблематики выступает в качестве локального «умгебунга», подлежащего дальнейшей редукции.

Очевидно, то, как оно понимается и определяется, какие проявления его структуры вычлениются в качестве основных и подлежащих изучению, — всё это изначально зависит от (не побоюсь этого слова) мировоззренческой позиции (от номинализма через концептуализм до реализма) и целевой установки (от сугубого исследования до сохранения или использования) субъекта, обратившего своё внимание на БР.

2.1. Способы определения структуры биоразнообразия

Разнообразие точек зрения на то, что собой представляет БР, настолько велико, а посвящённая этой проблеме литература настолько обширна, что едва ли имеет смысл представлять здесь хотя бы беглый обзор. Большинство точек зрения

сложилось в конце прошлого столетия, их содержание достаточно полно отражено в одном из выпущенных в то время весьма «знаковым» сборнике (Reaka-Kudia et al., 1997). С тех пор, как представляется, в понимании того, что такое БР, мало что в сущности изменилось, разве что заметно развились IT-технологии в способах его представления, описания и оценки.

Вместо такого обзора, оставаясь в рамках основного контекста настоящей статьи, хотелось бы обратить внимание на то, что конкретное содержание концепции БР самым непосредственным образом может сказываться на понимании того, каким образом надлежит развивать биоколлекции как часть ресурсной базы для изучения БР. Действительно, «геноцентрическая» концепция БР, акцентирующая внимание на генетическом разнообразии живых организмов, делает во многом избыточным весь тот огромный «классический» коллекционный материал, который представляет морфологическое разнообразие. То же самое можно сказать о «видоцентричной» или «экоцентричной» концепциях БР, согласно которым в коллекциях достаточно сохранять только т. н. «ваучерные» экземпляры, служащие эталонами для выяснения видовой принадлежности добываемых в природных сообществах материалов. Столь же односторонней является, в сущности, «таксоцентрическая» концепция, согласно которой в основе исследований по БР лежит систематика, соответственно чему прочие его проявления имеют второстепенное значение.

Для дальнейшего изложения авторских представлений о том, что такое БР и как оно структурировано, необходимо очень кратко изложить некоторые ключевые понятия.

Условимся считать, что основной объектной областью для биологии, к ведению

которой относится БР, является *биота* — «живое вещество» планеты Земля. «Элементарным кирпичиком» биоты является *организм*.

При базовом элементаристском рассмотрении БР представимо как совокупность всех и всяческих различий и сходств между организмами: так его нередко и определяют.

Холистическое рассмотрение «живого вещества» ставит в центр внимания глобальную сложно структурированную биоту. С этой точки зрения БР можно мыслить как некий эпифеномен, в котором «внешне» проявляется структура самой биоты, и представлять его как всеобщую структуру разного типа отношений. Эта последняя структура в конкретной познавательной ситуации выступает как «умгебунг», который может быть редуцирован до некоторых частных «умвельтов». В таком качестве фигурируют разные проявления структуры БР, каковыми можно считать его аспекты, уровни и фрагменты (Павлинов, Россоломо, 2004; Pavlinov, 2007); о них подробнее см. далее в настоящем разделе. Одни из них объективно формируются теми или иными причинно-следственными связями, структурирующими саму биоту; другие субъективно вычлняются по каким-то основаниям, структурирующим отношение людей к биоте; а в конкретных познавательных ситуациях возникают сложные сети объектно-субъектных взаимодействий при структуризации БР.

Попутно замечу, что последнее означает принципиальную невозможность определить раз и навсегда заданную единую для всех целей и задач категоризацию проявлений БР. Скорее, речь может идти о разработке для разных категоризаций некой совокупной достаточно гибкой «фасетной классификации» (о ней см.: Broughton, 2006).

Таким (или любым иным) способом выделяемые проявления БР могут быть разного уровня общности и по-разному соотноситься с его глобальной структурой. Дебаты о том, какие из них более и какие менее «значимы», достаточно бесплодны вне указания того, на каких принципах вводятся критерии оценки их «значимости» — для изучения? для сохранения? для использования? ещё для чего-то? (Sarkar, 2002). Составляющий доминанту настоящей статьи научный (и отчасти философский) взгляд на БР предполагает, что выделяемые в нём самые разные частные «умвелты» имеют равный познавательный статус — в том смысле, что в равной мере могут претендовать на осмысленность и тем самым на необходимость их изучения. Соответственно этому равный статус имеют и конкретные исследовательские программы, каждая со своей предметной областью и задачей, со своими методами и своей фактологической базой. Прочие расстановки приоритетов в данном случае имеют вторичный характер.

Вся совокупность так или иначе формируемых «умвелтов» БР разного уровня общности организована иерархически. Важно подчеркнуть, что поскольку эти «умвелты» во всякой познавательной ситуации возникают не сами по себе, но лишь в связи со способами их вычленения субъектом-исследователем, здесь имеется в виду не только иерархия самих «умвелтов» в обыденном смысле (вроде стандартной таксономической), но и способов вычленения.

Как можно полагать, чем более редукционен тот или иной способ рассмотрения БР за счёт отбрасывания каких-либо его характеристик, тем более частным оказывается вычленяемое и исследуемое проявление (аспект, уровень, фрагмент) БР, тем

меньше в нём отражено свойств последнего. Например, можно реконструировать (в форме классификации) Естественную систему мира живых организмов на основе интегративного подхода, учитывающего все характеристики организмов, — а можно только на основе какой-то одной признаковой системы (например, семантической). Как представляется, в первом случае получаемое представление БР в форме названной системы будет более адекватно его структуре, чем во втором.

Впрочем, эта проблема последовательной редукции в какой-то мере и в каких-то частях снимается фрактальностью иерархически организованной структуры БР и способов её представления (Brown et al., 2002; Olffa, Ritchie, 2002; Гелашвили и др., 2013). Следовательно, в любом осмысленно (не произвольно) выделенном проявлении БР, как можно полагать, в той или иной мере должна (или может?) быть отражена его структура в целом. Принципиальный вопрос здесь — в какой мере и от чего она зависит?

Общий ответ на этот вопрос может состоять в следующем. Для того, чтобы это представление было по возможности более полным и, соответственно, чтобы результаты исследования того или иного проявления структуры БР как можно полнее (как минимум неслучайным образом) соотносились бы с исследуемым предметом, последний (предмет, «умвелт») должен быть онтологизирован, т. е. вычленен из «умгебунга» неким естественным способом. Это в общем случае достигается указанием или (чаще) подразумеванием того, что тот или иной так или иначе фиксируемый (вычленяемый, определяемый) аспект, уровень, фрагмент т. п. БР: а) действительно присущ БР по «природе» его и б) может вычленяться и исследоваться как некая цельная отдельность, также наде-

лённая собственной «природой», которая не исчезает в результате его вычленения.

Понятно, что здесь мы неизбежно сталкиваемся с тем, что разные мировоззренческие позиции будут давать разные понимания «природы» и «естественности» как БР в целом («умгебунга»), так и каждого мыслимого его проявления, подлежащего исследованию в качестве того или иного «умвельта». Это нужно принимать в расчёт при обсуждении исследовательских программ и проектов, касающихся БР: при рассмотрении сфер их приложения (предметных областей) не делать вид, что мы исследуем то, что «есть на самом деле» (т. е. глобальный «умгебунг»), но честно признаваться в том, что предметы нашего исследования фиксируются нами самими как некие локальные (частные) «умвельты» и что основания для их фиксации (определения) могут быть разными. Такова позиция концептуализма, который составляет общий онто-эпистемологический фундамент современной неклассической науки (и настоящей статьи).

[Хорошей иллюстрацией сказанному могут служить разрабатываемые биологической систематикой представления о том, какова природа (причины и структура) таксономического разнообразия (ТР) и как её надлежит отображать в классификациях (Павлинов, 2011а; Павлинов, Любарский, 2011). Так, таксономические теории каузального толка (т. е. натурфилософские в широком смысле) полагают, что ТР должно определяться через порождающие его предполагаемые причины. В отличие от этого, феноменологические теории ограничиваются констатацией того, что структура ТР определяется операционально через сравнения реально наблюдаемых конкретных экземпляров (философия позитивизма). В первой группе теорий до начала XIX в. доминировало представление о том, что ТР, как и весь тварный мир, — «от Бога» и что естественные группы воплощают в се-

бе некие «божественные архетипы» (Линней, Агассис). Затем возобладала точка зрения, согласно которой всё это разнообразие — «от Эволюции» и что естественные группы должны определяться через генеалогическое родство (Дарвин, Геккель). В эволюционно интерпретированной систематике естественность групп трактуется в зависимости от того, каким образом видится процесс эволюции: согласно этому основной акцент делается: в популяционной биосистематике (Кемп, Турресон, «ранний» Майр) — на локальных расах, в эволюционной таксономии (Симпсон, «поздний» Майр) — на биологических видах, в филогенетике (от Геккеля до Хеннига) — на монофилетических группах высокого ранга. Воплощения этих идей в конкретные классификации дают существенно разные формы представления структуры ТР. Каждая из таких форм (классификаций), как можно полагать, отражает некую особенность этой структуры; согласно общему правилу (см. выше), чем более редуцирован классификационный подход, тем меньше свойств ТР он способен отразить. Поэтому, например, кладистические классификации (особенно разрабатываемые на основе молекулярной филогенетики) содержательно беднее классических филогенетических.]

Современная специализация способствует тому, что конкретные исследования по структуре БР выполняются чаще всего в рамках того или иного достаточно «узкого» его понимания. Но конечная задача, вообще говоря, состоит не в утверждении примата какой-то одной из частных форм представления БР, а в поисках возможных путей соединения разных форм в некую более полную и внутренне минимально противоречивую картину БР в целом (см. выше о «фасетных классификациях»).

2.2. Проявления структуры биоразнообразия

Чтобы «что-то» соединить, надо прежде это «что-то» разделить; в нашем случае — выяснить, какие проявления

БР имеет смысл вычленять и определять как некие отдельные «сущности», заслуживающие изучения. В данном случае более важным, чем разные способы их формального (логического) определения, представляется необходимость понять, каким образом вычленяются эти проявления-«сущности».

По-видимому, способы их вычленения можно свести к двум базовым принципам — предметному и аспектному. В первом случае имеются в виду сами природные объекты или по крайней мере такие проявления БР, которые можно считать «объектами», во втором — способы их субъектного рассмотрения. Здесь (без дополнительной «философической» аргументации) предлагается по предметному принципу выделять прежде всего фрагменты БР, а также (не столь очевидно, но допустимо) иерархические уровни БР; по аспектному принципу выделять (по тавтологии) собственно аспекты БР.

Далее каждая из этих трёх обозначенных основных категорий проявлений БР рассматривается несколько подробнее. И начнём мы, пожалуй, с того, что представляется более простым, — с иерархии.

Иерархические уровни БР, вообще говоря, — это уровни организации «живого вещества»; из чего следует, что их обсуждение имеет достаточно долгую историю, породившую широкое разнообразие точек зрения. Не вдаваясь в их разбор, можно отметить, что наиболее очевидно выделение трёх достаточно дискретных уровней — организменного (нередко отождествляемого с «генетическим», наверное не без влияния Докинза), популяционно-видового и биоценологического (Залепухин, 2003; Бродский, статья в настоящем сборнике). Кроме того, принято выделять иерархические уровни в пределах организма (от органов до биомолекул), а также для био-

ценозов (от биоты в целом до локальных экосистем).

Эта глобальная иерархическая организация БР может дробиться как по «вертикали», так и по «горизонтали»: в первом случае речь идёт о детализации иерархии каждой данной выстраиваемой системы, во втором — об иерархии способов выделения этих систем. В обоих случаях наглядным примером служит Естественная система таксономистов: в пределах этой общей концепции можно дробить иерархию а) выделяемых таксонов (классы>отряды>семейства>роды со всеми возможными приставками «над-» и «под-») или б) способов их выделения (типологически или филогенетически, во втором случае «слабо» или «строго» монофилетические, по морфологическим или генетическим признакам и т. п.).

Фрагменты БР можно, по всей очевидности, с большим или меньшим основанием выделять на любых уровнях иерархии. Во всех случаях речь идёт о неких «единицах» БР, которые в совокупности составляют его общую структуру. В качестве примера здесь можно указать способы их выделения на двух наиболее общих уровнях иерархии — внутриорганизменном и надорганизменном.

Единицами внутриорганизменного разнообразия являются, прежде всего, части биологического индивидуума — органы, тканевые образования, клетки, органеллы, биомолекулы. Они выделяются на основании стандартных критериев гомологии и могут рассматриваться как организменные мероны (партоны). Кроме того, сюда же имеет смысл включать фазы онтогенеза, особенно если они имеют (квази)дискретный характер — споро- и гаметофит у растений, личиночную и взрослую стадию у многих животных, особенно у насекомых с полным превра-

щением. В отличие от этого, те атрибуты организма, которые не могут быть индивидуализированы в качестве его частей (например, окраска, поведение и т. п.), наверное, не могут считать фрагментами структуры организменного разнообразия.

Единицами надорганизменного разнообразия, в полной мере претендующими на статус фрагментов БР, можно считать разного рода группировки индивидов; далее будет показано, что они определяются в основном аспектно. Наиболее очевидными являются таксоны и биоценозы, выделяемые (отчасти в терминах Симпсона, 2006), соответственно, по «сходству» (общность признаков) и по «смежности» (экологические или территориальные связи). Оба эти фрагмента структуры БР организованы иерархически, их иерархии формируют два соответствующих глобальных компонента БР — таксономический (филогенетический) и эколого-хорологический (Eldredge, 1992; Faith, 2003; Павлинов, Россолимо, 2004; Pavlinov, 2007). В таком же ракурсе можно интерпретировать био(эко)морфы, полагая их весьма значимыми единицами глобальной организации БР (Чернов, 1991; Pavlinov, 2007; Павлинов, 2010). В пределах биоценозов в качестве значимых фрагментов БР можно выделять сукцессионные стадии, которые, вообще говоря, более конкретны (существуют «здесь и сейчас»), чем собственно биоценозы (Разумовский, 1999). Сюда же следует причислить отображённые в структуре БР различные проявления социальной организации животных: многовидовые колониальные скопления (птичьи базары и т. п.), фундаментальные для некоторых организмов единицы внутривидовой организации (семьи, племена, касты) и т. д. Наконец, можно упомянуть также и другие проявления внутривидовой структу-

ры — например, половозрастные группы. Представленный здесь список, очевидно, не исчерпывающий.

Аспекты БР весьма многообразны: в общем случае они формируются согласно исходной мотивации субъекта, по той или иной причине обращающегося к БР как к объекту приложения своей активности.

Начать, видимо, следует с указания того, что в зависимости от характера этой мотивации так или иначе фиксируемые аспекты рассмотрения БР могут быть в большей или меньшей степени нагружены онтологией. Первые (больше онтологии) подразумеваются главным образом исследовательской мотивацией, вторые (меньше онтологии) — прагматической мотивацией.

Исследовательская мотивация рассмотрения БР может быть теоретической или эмпирической. В первом случае репрезентацией БР служит некая более или менее формализованная модель (например, математическая), рассмотрению подлежат его фундаментальные свойства (Пузаченко, 2010; также его статья в настоящем сборнике). Во втором случае БР анализируется в его конкретных проявлениях, но цель та же — познание БР. Прагматическая мотивация рассмотрения БР, очевидно, является в своей основе прикладной, связана с решением практических задач сохранения или использования БР.

В случае онтологической нагруженности выявляемые аспекты обычно приписываются самому БР, а не просто субъективному способу его рассмотрения.

Аспектность их выделения заключается в том, что (согласно концептуалистской эпистеме) именно субъект-исследователь указывает, исходя из собственной мотивации, по каким именно основаниям надлежит опознать тот или иной аспект БР. При этом (по умолчанию) подразумевается,

что (субъектный) аспект рассмотрения выделяет (объектный) аспект структуры собственно БР — т. е. что между ними есть определённое соответствие. Аспектный характер рассмотрения БР в таком «онтологическом» ключе фундаментально важен: строго говоря, практически все единицы межорганизменного разнообразия (фрагменты БР) распознаются, выделяются и анализируются сначала именно по аспектному принципу, а затем уже по предметному (Павлинов, 2011а). Действительно, при рассмотрении структуры БР в первую очередь фиксируются его таксономический и мерономический аспекты, а затем в пределах каждого выделяются те или иные его фрагменты. В первом случае вычлениаются и исследуются фрагменты как таковые (организмы, таксоны, биоценозы и др.), во втором — их свойства как таковые (физиологические, типологические, экологические и т. п., несть им числа) (Мейен, 1977; Zeigler, 2007).

Действительно, всё, что мы имеем перед глазами, — это конкретные организмы со всем многообразием их собственных (обычно наблюдаемых) свойств и (иногда наблюдаемых, иногда нет) отношений между ними. Эти свойства и отношения рассматриваются в контексте мерономического аспекта и фиксируются в зависимости от задачи (мотивации) исследования. Выделяя те или иные свойства и/или отношения, мы на основании их анализа выявляем те или иные группировки организмов — экологические, биохорологические, таксономические, социальные и т. п. В пределах каждого из таким образом выделенного фрагмента БР общего порядка опять-таки на аспектной основе можно выделять более частные фрагменты: например, в пределах экологических групп по разным характеристикам выделяются локальные биоценозы, сукцессионные

стадии, синтаксоны, гильдии и т. п. В рамках биохорологического аспекта можно членить биогеографические выделы, скажем, на основе эколого-географического или историко-географического подходов. Таксоны, в зависимости от положенных в основу их выделения характеристик, задающих частные аспекты ТР, могут быть фенонами, монофилами, экоморфами и т. п. Фрагменты БР могут вычлениваться и на более сложной аспектной основе: например, комплексный эколого-социально-пространственный аспект позволяет опознавать многовидовые колонии животных (вроде упомянутых ранее птичьих базаров).

Отчасти на аспектной основе, как можно полагать, вычлениаются также и иерархические уровни структуры БР: в данном случае аспектность задана масштабом рассмотрения. Так, изучение макроморфологических признаков не подразумевает анализа гистологического или биохимического состава таким образом характеризуемых частей организмов. Для анализа структуры биохорологического разнообразия важны таксоны того или иного ранга, но не конкретные организмы, причём в зависимости от масштаба рассмотрения в качестве опорных таксонов могут выступать виды или семейства.

Отдельного упоминания заслуживает морфологическое разнообразие, которому в последнее время уделяется значительное внимание (Foote, 1997; McClain et al., 2004; Erwin, 2007; Павлинов, 2008а; MacLaurin, Sterelny, 2008; Pavlinov, 2011). Такой аспект рассмотрения организмов служит важным дополнением к другим аспектам, позволяя особым образом характеризовать специфику, скажем, экологически или таксономически выделяемых групп с точки зрения морфологической организации их членов. Поскольку струк-

тура морфологического и таксономического аспектов БР в общем случае не совпадает, первый выделяется в предметную область исследований, имеющую самостоятельное значение.

Ещё один специфический аспект рассмотрения БР формируется «инструментально»: разные методы анализа позволяют исследовать разные проявления (аспекты) разнообразия групп организмов, выделенных иным способом. Традиционным примером здесь служат разные количественные техники анализа ТР (прежде всего фенетические и кладистические), которые позволяют выявлять некоторые «тонкие» детали его организации. Другим примером служит применение количественных методов анализа размеров и формы организмов: они позволяют исследовать разные аспекты структуры морфологического разнообразия (см. статью А.Ю. Пузаченко в настоящем сборнике).

Аспекты рассмотрения БР, формируемые преимущественно или исключительно на прагматической основе, не подразумевают вычленения в структуре БР каких-либо конкретных фрагментов или иерархических уровней (хотя обычно бывают приложены лишь к некоторым из них). Такие аспекты связаны с разными видами прикладной деятельности — природоохранной, потребительской и т. п. и соответственно мотивируются. Они нередко упираются в экономические оценки БР и поэтому ныне в значительной мере сводятся к частной стратегии разработки неких «экосистемных услуг» (Pearce, Moran, 1997; Бобылев и др., 1999; Анализ..., 2010; Leadley et al., 2010; Букварёва, 2013; статья А. Бродского в настоящем сборнике).

3. «Новая» биоинформатика

В одной из мыслимых форм редукции всякого сложно организованного объекта,

особенно пространственно распределённого (каким является биота), он представим как информационная система, а все взаимодействия между её элементами — как процессы преобразования информации в ней. Соответственно, дисциплина, изучающая таким образом редуцируемые биосистемы, с достаточным основанием может обозначаться как *биоинформатика*.

Развитие биоинформатики и само содержание этой дисциплины первоначально связывалось с изучением биополимеров, особенно семантид (нуклеиновых кислот), а её основной задачей считался анализ информационных процессов в молекулярных биосистемах (Hogeweg, 2011). Несколько позже под влиянием бурно развивающихся информационных и лабораторных биохимических технологий к числу основных задач биоинформатики была отнесена разработка компьютерных методов обработки информации, содержащейся в биополимерах (их секвенирование, сравнение сиквенсов и т. п.), создание больших баз данных (вроде ГенБанка), представление их структуры в древовидной форме для целей филоинформатики (Page, 2005; Attwood et al., 2011; Parr1 et al., 2012).

Затем в содержание биоинформатики был внесён существенно новый акцент, связанный с активным развитием исследовательских и прикладных проектов по БР. В англоязычной литературе родилось словосочетание «Biodiversity Informatics» (Biodiversity Informatics..., 1999), которое со временем при сокращении обратилось во всё ту же «биоинформатику». От исходной «молекулярной» трактовки содержания этой дисциплины в ней осталась опора на современные информационные технологии; важным новшеством стал отказ от её привязки преимущественно к молекулярной биологии и включение в

сферу её приложения всего того, что более или менее тесно связано с БР (Bisby, 2000; Soberón, Peterson, 2004; Guralnick, Hill, 2009; Attwood et al., 2011; Heidorn, 2011; Lapp et al., 2011; Hardisty, Roberts, 2013). По сложившейся в науке традиции её нарекли *новой биоинформатикой* (Jones et al., 2006).

Основная задача этой «новой» биоинформатики — интеграция в единую информационную систему (электронную базу данных) самых разных данных и метаданных о материальных и информационных биоресурсах, позволяющих исследовать, сохранять и использовать БР. В первую очередь имеются в виду таксономические (систематика), геоинформационные (распространение) и экоинформационные (синэкология) ресурсы, в совокупности позволяющие оценивать глобальную и локальную структуру и динамику видового состава живых организмов. Из этого видно, что в основу «новой» биоинформатики заложено вполне традиционное — видо- и/или эоцентричное — понимание того, что такое БР. Вместе с тем, по мере развития этой проблематики в её рамках начинает зарождаться многообещающая идея необходимости включения в глобальные оценки БР интегрированного подхода, включающего и иные его проявления — например, морфологическое разнообразие (Peterson et al., 2010). В таком понимании «новая» биоинформатика действительно предоставляет достаточно широкую концептуальную и технологическую платформу для оценки и использования ресурсной базы по БР в его почти всеобъемлющем понимании.

Основным достижением к настоящему времени результатом развития биоинформатики в этом новом направлении стала организация огромного информационного сетевого ресурса — международной

интегрированной системы электронных баз данных по БР, в том числе: Biodiversity Information Platforms (Berendsohn et al., 2011), The World Information Network on Biodiversity (REMIB, 2008), Global Biodiversity Information Facility (Lane, Edwards, 2007; GBIF, 2016), European Biodiversity Observation Network (EU BON, 2012), Информационная система по биоразнообразию России (Информационная..., 2003). Одним из важных разделов работы в этом направлении является разработка стандартизированной системы описания и представления данных по БР, которая на языке IT-технологов называется «онтологией» (к философскому пониманию отношения не имеет) (Franz, Thau, 2010; Wiczorek et al., 2012; Соловьёв, 2014; Walls et al., 2014). Площадкой для обмена идеями и результатами в области «новой» биоинформатики стал журнал «Biodiversity Informatics».

С точки зрения основной темы настоящей статьи особо значимым является включение в сферу деятельности «новой» биоинформатики биологических коллекций как одного из ключевых разделов ресурсной базы для разнообразной деятельности, направленной на БР (Graham et al., 2004; Berendsohn, 2007; Scoble, Berendsohn, 2007; GBIF..., 2008; Ariño, 2010; Scoble, 2010; Drew, 2011; Буйкин и др., 2012; Digitisation..., 2012; Holetschek et al., 2012). Разговоры о «компьютеризации» музейных коллекций начались ещё в 1960-е гг. (Manning, 1969); позже именно разработки 1990-х гг. по интеграции в цифровой формате метаданных о европейских коллекциях и основанных на их изучении публикаций стало одной из ключевых предпосылок к созданию современной сетевой базы стандартизованных данных по БР (Berendsohn et al., 1999, 2011; Scoble, Berendsohn, 2007).

Современная информатизация биокolleкций подразумевает их оцифровку — перевод традиционных музейных материалов в цифровой формат с использованием доступных новейших технологий (Anderson, 1999; Дремайлов, Лагутин, 2001; Baird, 2010; Beaman, Cellinese, 2012; Holetschek et al., 2012; Barbosa, 2013). Работа по оцифровке коллекционных материалов в настоящее время стала одной из вполне рутинных форм музейной деятельности, которая обычно поддерживается и финансируется международными и национальными программами и фондами (Chavan, Krishnan, 2003; Häuser et al., 2005; Blagoderov, Smith, 2012; Hyam, 2012). При крупных музеях организуются особые подразделения, основной задачей которых является оцифровка коллекционных фондов; в одном из музеев такое подразделение названо «Digitarium» (Tegelberg et al., 2012).

Это направление музейной работы может быть сведено к решению трёх основных задач: 1) оцифровка самих натуральных объектов, 2) оцифровка информации о них и представление этой информации в форме компьютерных баз данных (метаданных), 3) организация сетей, интегрирующих оцифрованные коллекционные материалы в единую глобальную цифровую базу метаданных.

Значительное разнообразие биокolleкций по их структуре, исторически сложившимся традиционным методам фиксации информации о коллекционных материалах, многогранный «субъективный» фактор и т. п. — всё это на начальном этапе реализации проектов по их оцифровке порождает некое «узкое горлышко» в форме специфических проблем, не всегда поддающихся тривиальным легко формализуемым решениям (Murphey et al., 2004; Beaman et al., 2007; Crome,

2010; Vollmar et al., 2010; Haston et al., 2012). Из-за этого возникают достаточно специфические технические проблемы, связанные с тем, что «погоня за количеством» на основе стандартных процедур, позволяющих проводить оцифровку «конвейерным методом» (Tann, Flemons, 2008; Blagoderov et al., 2012; Flemons, Berents, 2012; Haston et al., 2012; Tegelberg et al., 2014), может приводить к потере качества извлекаемой информации (Ariño, Galicia, 2005; Mononen et al., 2014).

Достижение конечной (в рамках общего «проекта информатизации») цели подразумевает в качестве одного из необходимых начальных этапов выработку специфической «онтологии», уже упоминавшейся выше, но в данном случае со специфическим музейным оттенком (Walls et al., 2014). Последнее подразумевает выработку приоритетов и детальных стандартов описания и представления коллекционных данных и метаданных (An Information..., 1992; Berendsohn et al., 1999; Chapman, 2005; Berents et al., 2010; Walls et al., 2014).

Одна из руководящих идей развития «новой» биоинформатики применительно к коллекциям заключена в лозунге «вывести коллекции из тьмы» хранилищ и сделать их доступными для публики (Smith, Blagoderov, 2012). Наверное, эту цель можно считать благой, поскольку её достижение в какой-то мере позволяет оправдать существование музейных коллекций в глазах обывателей (налогоплательщиков) и чиновников. Более того, размещённые в сети фотографии музейных предметов, особенно организованные в ресурсы вроде Morphobank (Morphobank, 2012), действительно могут быть полезными — например, предоставлять важные материалы для образовательных и популяризационных программ (Stoitsis, Tsilimparis, 2012;

Cook et al., 2014; также статья последнего автора в настоящем сборнике). Однако в научных исследованиях потенциальные возможности такого рода материалов вряд ли стоит высоко оценивать. Во всяком случае, уравнивание «электронных экземпляров», особенно типовых, с натурными музейными предметами (Monk, Baker, 2001; Speers, 2005; Cromeu, 2012) нельзя считать корректным. На самом деле такие «экземпляры» представляют не первичную, а вторичную информацию, поэтому их потенциальная научная значимость существенно ниже, чем натуральных объектов (об этом см. раздел 5.1).

Решение третьей из указанных выше общих задач в рамках данного раздела «новой» биоинформатики привело к разработке международной сети коллекционных баз данных в составе упомянутых выше информационных платформ по БР. Интеграция с их помощью данных и метаданных о биокolleкциях облегчает доступ к хранящейся в них информации и тем самым повышает используемость коллекций. Здесь следует указать прежде всего глобальную информационную систему Biological Collections Access Service (Bio-CASe), её дополняют Access to Biological Collection Data (ABCD) (Holetschek et al., 2012), Biological Collection Information Service in Europe (BioCISE) (Berendsohn, Güntsch, 2001) и некоторые другие более локальные, в том числе российские (Байков и др., 2000; Смирнов и др., 2003).

4. Биокolleкции как специфический биоресурс

Выше представленное общее понимание биокolleкций как важной части общей ресурсной базы, которая обеспечивает разные формы деятельности, связанной с БР, подразумевает, что сами эти коллекции являются специфическим биоресурсом.

Во всяком случае, такая их трактовка вполне укладывается в понимание того, что хранимые в музеях материалы можно рассматривать как особого рода ресурсы, обеспечивающие те или иные потребности человеческого сообщества (Keen, 2008; Latham, Simmons, 2014). В той мере, в какой этот ресурс представлен так или иначе сохраняемым коллекционным биологическим материалом, его можно обозначать в общем случае как коллекционный биоресурс.

В зависимости от того, в какой форме представлен этот биоресурс и каким образом он вовлекается в только что указанную деятельность, его можно разделить на две основные категории — *материальный* биоресурс и *информационный* биоресурс.

Материальный коллекционный биоресурс представляет собой совокупность биологических объектов, которые непосредственно (как таковые) вовлекаются в деятельность, направленную на БР. Сюда относятся «живые» коллекции зоопарков и вивариев, ботанических садов, микробиологические культуры; также «условно живые» коллекции — высушенные и/или замороженные микроорганизмы, семена растений, гаметы животных. Здесь также уместно упомянуть разного рода биокolleкции, собираемые и используемые в сугубо прикладных целях, не связанных с БР (биомедицина, биотехнология и т. п.).

Информационный коллекционный биоресурс, в отличие от предыдущего, состоит из объектов, которые вовлекаются в деятельность, направленную на БР, не как таковые (в своём «материальном» выражении), но *опосредованно*. Имеется в виду, что коллекционные предметы, используемые в таком качестве, служат источником разного рода информации, оставаясь при этом (почти) неизменными.

ми. Сюда относятся коллекционные материалы, представленные собственно натурными объектами (анатомические и гистологические препараты, пробы тканей и др.), эписоматические материалы (записи голосов, фото- и киноматериалы и зарисовки, следы жизнедеятельности и др.), разного рода полевая документация.

Эти две базовые формы представления биокolleкций разграничены не дискретно. Причина в том, что коллекционные предметы, относящиеся ко второй из указанных категорий, в ходе исследований выступают нередко в качестве «материального» биоресурса. К их числу относятся, например, объекты, используемые в экспериментальной систематике для гибридологических экспериментов — как сами животные (например, Малыгин, 1983; Мейер, 1984), так и выборки тотальной ДНК (например, Попов и др., 1973; Sibley, Ahlquist, 1984; Goris et al., 2007).

Следует подчеркнуть следующие важные обстоятельства, характеризующие биокolleкцию как специфический ресурс.

Прежде всего, это *пополняемый* ресурс: научные биокolleкции постоянно пополняются вновь поступающими материалами (см. раздел 6.1).

С другой стороны, это в определённой мере *невозобновляемый* ресурс: деградация природных сообществ и исчезновение видовых популяций делает невозможным повторный сбор «тех же» коллекционных материалов (Cato et al., 2001).

Наконец, это *падающий* ресурс: при необходимости повторно исследовать какую-либо природную популяцию можно обращаться к ранее собранным и сохранённым материалам, а не добывать новые.

5. Научный статус биокolleкций

С точки зрения основного предмета настоящей статьи важнейшую часть коллек-

ционного фонда, входящего в ресурсную базу исследований БР, составляют научные биокolleкции. В настоящем разделе они рассмотрены с теоретической точки зрения в двояком ракурсе: а) в каком смысле коллекции могут считаться научными и б) что именно делает их таковыми.

В истории биологии коллекции возникают, сохраняются и развиваются не спонтанно, но с вполне определённой научной целью. Как только что было сказано, они обеспечивают необходимой ресурсной базой специфические исследовательские и связанные с ними прикладные задачи, решаемые некоторыми биологическими дисциплинами. Эту общую цель можно считать ключевой мотивацией существования и развития коллекций в биологии.

Значение биокolleкций многогранно — научное, образовательное, культурное, историческое, эстетическое, практическое, стоимостное и др. Из этого видно, что сфера их использования выходит далеко за пределы собственно науки. Однако можно полагать, что их научный статус имеет основополагающее и в некотором смысле «первичное» значение: именно от него зависит эффективность многих прочих форм использования коллекций. Так, от того, насколько коллекция соответствует статусу научной согласно некоторым заданным критериям (об этом см. далее), в конечном итоге зависит, насколько научными (достоверными) являются те «вторичные» и «третичные» знания, которые извлекаются из неё по мере её вовлечения в учебную и просветительную деятельность. То же самое верно и в отношении сугубо прикладных аспектов использования той или иной биокolleкции: результаты этого использования (например, в биомедицине, биотехнологии) во многом зависят от того, насколько научными (достоверными) являются хранимые в кол-

лекции и предоставляемые пользователям-прагматикам биоматериалы.

5.1. Научное значение коллекций

Научное значение коллекций, в самом общем случае, определяется возможностью решения с их помощью главным образом исследовательских и иных близких к ним по содержанию задач.

На этом основании авторы, характеризуя научное значение коллекций, обычно ограничиваются перечислением такого рода задач (Pettitt, 1989; Nicholson, 1991; Allmon, 1994, 2005; Davis, 1996; Jeram, 1997; Butler et al., 1998; Kress et al., 2001; Funk, 2004; Suarez, Tsutsui, 2004; A matter..., 2005; Winker, 2005; Pinto et al., 2010; Pyke, Ehrlich, 2010; Clemannn et al., 2014; MacLean et al., 2016). Разумеется, это весьма важно в качестве «информационной поддержки» деятельности коллекционных собраний (см. 6.3). Но, как представляется, такого перечисления совершенно недостаточно для глубокого и полноценного понимания того, что такое и чем определяется научный статус и научное значение биокolleкций. На самом деле обсуждение этого ключевого вопроса следует начинать с его постановки в более общем смысле — говорить об этом статусе и значении с точки зрения, если угодно, «философии науки» (Павлинов, 1990, 2008б; Cotterill, 1997a,b, 2002; статья последнего автора в настоящем сборнике).

Для этого, очевидно, необходимо апеллировать к общезначимым критериям, которые позволяют отличить науку от «ненауки» — не в том узком смысле, который вложен в вышеупомянутое физикалистское понимание науки, а в более общем эпистемологическом. Таковых критериев в общем немного (Ильин, 2003), среди них один из ключевых — *опытная проверка-*

мость утверждений об исследуемом объекте. Именно в нём — принципиальное отличие научного знания от любой другой формы представлений об окружающем нас мире. Названный общий критерий «обслуживают» два более частных: а) обоснование знания *фактами* и б) *воспроизводимость* такого знания.

Его значение позволяет понять историю возникновения и развития научных музейных коллекций.

Ясное осознание эмпирического характера науки Нового времени в начальный период её становления (XVI в.) привело к тому, что основной «доказательной базой» знания, претендующего на научный статус, стала апелляция не к Слову (к Священному писанию, к иным авторитетным источникам «истины в последней инстанции»), а к Факту — к тому, что поддается наблюдению, опытной проверке и т. п. Именно это обстоятельство, как подчёркивают исследователи истоков формирования музейного дела в Европе, стало причиной превращения прежних кунсткамер в систематизированные научные коллекции (Hooper-Greenhill, 1992; Boylan, 1999; Impey, Macgregor, 2001; Юренева, 2002, 2003; Lourenço, 2003; Alexander, Alexander, 2008). Они возникли как опытная (эмпирическая, фактологическая) основа исследований, так или иначе связанных с разработкой представлений о Естественной системе, тем самым укладывая их в общее русло рационального научного естествознания (Фуко, 1994; Павлинов, Любарский, 2011).

Утверждение этой общезначимой эпистемологической максимы связано во многом с именем уже упоминавшегося Ф. Бэкона. Он же, как указано выше, разделил естествознание на две основные ветви — на «естественную философию» и «естественную историю». Кроме разделя-

ющего их ключевого критерия, также указанного выше, — характера обобщающего знания (номотетика или идеография, соответственно), их принципиально различает характер фактологии, используемой для обоснования эмпирического знания. В «естественной философии» (физика, химия) её основу составляют эксперименты, в «естественной истории» (биология, геология и др.) — научные коллекции (Уэвелл, 1867; Маур, 1982).

Какими бы важными ни были различия между этими двумя общими категориями фактологии, их объединяет одна общая фундаментальная черта — и эксперименты, и коллекции обеспечивают возможность воспроизведения ранее полученных знаний о соответствующих природных объектах, а тем самым и его опытную проверку на предмет истинности или ложности. Из этого следует важное общее заключение: с точки зрения эпистемологии коллекции в «естественной истории» по своему фундаментальному значению вполне аналогичны экспериментам в «естественной философии», поскольку и те, и другие служат средством получения, воспроизведения и верификации научного знания. Поэтому «естественная история» не может обходиться без коллекций, точно так же как «естественная философия» не может обходиться без экспериментов. Соответственно, собрания научных коллекций «обречены» и на сохранение, и на развитие — точно так же, как лаборатории, в которых проводятся физические эксперименты, химические опыты и проч. (Павлинов, 2008б).

Столь высокий научный статус музейных коллекций обеспечивается тем фундаментальным обстоятельством, что в них собираются и хранятся на долгосрочной неизменной основе подлинные предметы естественной истории — *натурные объек-*

ты. Принимая во внимание ту информационную терминологию, в которую ныне принято облекать рассуждения о коллекциях и их значения для изучения БР (см. предыдущий раздел), это основополагающее (и поэтому в общем-то тривиальное для всякого музейщика) утверждение (Шляхтина, 2016) можно акцентировать следующим образом (Павлинов, 2008б).

Принципиальное значение собрания натуральных объектов, с точки зрения эпистемологии, заключается в том, что оно содержит *первичную информацию* о том «умвельте», для описания которого эти объекты собираются и хранятся. Будучи заключённой в самих коллекционных материалах, эта информация в определённом смысле является *объективной*: её содержание зависит лишь от структуры самих этих материалов (хотя, разумеется, её существенно ограничивают способы препаровки последних).

В отличие от этого, та информация, которую исследователь извлекает из коллекционных материалов и отображает в той или иной форме, является *вторичной*: она представляет собой результат некоторой так или иначе мотивированной операции над этими материалами. Поэтому вторичная информация во многом *субъективна*: её содержание зависит от теоретических воззрений и практического опыта исследователя, от целей исследования, от использованных методов и т. п. Иными словами, подобная информация, сколько бы скрупулёзной она ни была, представляет собой не объект как таковой, а его интерпретацию; поэтому в современной эпистемологии «факт» и «интерпретацию» нередко отождествляют (Поппер, 2000; Ильин, 2003). Это верно в отношении любых сведений, так или иначе извлекаемых из коллекционных материалов, будь то измерения или описание окраски макро-

анатомических объектов, изготовленные по определённой методике гистологические или цитогенетические препараты, помещённые в ГенБанк расшифровки молекулярных сиквенсов, фотографии коллекционных экземпляров (в том числе «виртуальные коллекции») и т. д.

Из этого видно, что первичную информацию можно считать потенциально неисчерпаемой: формулировка новых задач, развитие новых методов — всё это делает возможным вновь обращаться к коллекционным материалам, чтобы извлечь из них новую информацию, неинтересную или недоступную ранее. Содержание вторичной информации существенно беднее: оно всегда ограничено ментальными, техническими и иными возможностями и потому является «конечной». Из этого следует фундаментальный вывод: натурные объекты (*naturalia*) подлежат долгосрочному хранению как коллекционные материалы не только для верификации информации, извлечённой из них ранее, но и для извлечения новой информации в будущем.

5.2. Научная коллекция как выборка

Для понимания того, каким образом соотносятся между собой БР и биокolleкции и каким образом между ними устанавливается некое соответствие, принципиальное значение имеет трактовка научной коллекции как *выборки*. Эта трактовка вытекает из следующих соображений.

Прежде всего, следует напомнить, что БР представляет собой сложное природное явление, непосредственное наблюдение и изучение которого в его всеобщности (таковости) принципиально невозможно (см. выше раздел 1). Это верно как в отношении БР в целом («умгебунга»), так и любого из его частных проявлений («умгельтов»). Оно изучается не непосредственно, не само по себе, но

лишь опосредованно — через некоторую совокупность извлечённых из биоты её «элементарных кирпичиков»-организмов. Такая совокупность, согласно стандартным формулировкам, представляет собой только что упомянутую выборку.

Далее. В конкретных исследованиях эти организмы репрезентируют биоту не сами по себе, а лишь в форме так или иначе фиксированных фрагментов, на основании анализа которых исследователи составляют их конкретные описания (признаки) исходя из своих конкретных исследовательских задач. Это «фрагментирование» имеет место в любой познавательной ситуации и справедливо для любого организма: даже если исследователь имеет дело с живым существом, он описывает не его тотальность, а лишь тот или иной аспект или фрагмент (скажем, пищевое или половое поведение, особенности сигнальной окраски и т. п.). Такое «фрагментирование» тем более справедливо в тех случаях, когда в качестве материального носителя описаний выступают те или иные остатки или дериваты мёртвого организма. Именно фрагменты, а не сами организмы как таковые, в совокупности составляют выборку для изучения структуры БР.

Для того, чтобы соответствовать выше указанным основным критериям научности (см. раздел 5.1), совокупности организменных фрагментов должны сохраняться согласно определённым стандартам, обеспечивающим их стабильность. В принятой терминологии такие сохраняемые совокупности принято обозначать как коллекции. Следовательно, биокolleкция, включающая фрагменты организмов в качестве коллекционных материалов как носителей первичной информации, по отношению к БР выступает как *исследовательская выборка*.

Исследуемое биологами БР как сложно организованное природное явление, согласно этой же стандартной терминологии, представляет собой генеральную совокупность; очевидно, это же верно в отношении того или иного проявления БР. Весь наличный коллекционный материал самого разного содержания, предназначенный для изучения БР, представляет собой генеральную выборку, которую можно обозначить как *фонд коллекций биоразнообразия*, или просто *биокolleкционный фонд* (biocollection pool). Его основной структурной единицей — локальной выборкой — является конкретная коллекция как совокупность биоматериалов, с указанной целью собираемых и на протяжении достаточно продолжительного времени сохраняемых в минимально изменяемом состоянии в каком-то одном месте.

Биокolleкция-выборка в исследованиях выполняет функцию специфической операциональной модели (репрезентации) БР в целом или какого-то его проявления; результаты изучения выборки экстраполируются (в рамках принятого доверительного интервала) на БР (проявление БР) как на генеральную совокупность. Надёжность этой экстраполяции определяется тем, насколько выборка *репрезентативна* — т. е. насколько полно в ней отражено БР (проявление БР). Коль скоро выше было отмечено, что основным предметом исследования на коллекционном материале является структура БР, то данное утверждение можно переформулировать так: репрезентативность биокolleкционного фонда вообще и отдельных биокolleкций в частности определяется тем, *насколько полно в их структуре отражена структура БР* в целом или структура отдельных его проявлений (аспектов, фрагментов, уровней, см. раздел 2.2).

Таким образом, вынесенная в заголовки статьи проблема соответствия БР и биокolleкций на операциональном уровне — это прежде всего проблема репрезентативности коллекционного фонда как генеральной выборки. В более узком понимании она раскладывается на две важные характеристики — достоверности и адекватности, рассматриваемые далее (см. раздел 6.1).

Соответствие двух указанных структур — БР и коллекционного фонда — можно рассматривать двояко: «сверху» и «снизу». В первом случае речь идёт о взгляде на всю эту познавательную ситуацию с позиции исследователя-теоретика, во втором — с позиции исследователя-эмпирика. Каждая из этих точек зрения имеет свои резоны и поэтому своё право на существование, что видно из следующего.

Взгляд «сверху» подразумевает, что некое общее представление о структуре БР служит основанием для суждения о том, какова должна быть структура коллекционного фонда. Например, исходя из этого решается, нужно или нет собирать серийные материалы для изучения морфологического разнообразия. В результате репрезентативность генеральной выборки максимизируется (оптимизируется) на той или иной теоретической основе, чтобы обеспечить её соответствие предполагаемой (постулируемой) структуре БР.

Взгляд «снизу» имеет неоспоримый эмпирический фундамент: именно структура коллекционного фонда, вообще говоря, служит основанием для суждения о структуре БР. Обращаясь к наиболее очевидной и, возможно, наиболее изученной составляющей последнего — к таксономическому разнообразию, мы можем констатировать, что репрезентативность нашей генеральной выборки не слишком велика, поэтому обсуждаемое

соответствие далеко от желаемого. В этом убеждает анализ динамики ежегодного описания новых таксонов: судя по их темпам, наличная генеральная выборка биокolleкционного фонда отражает лишь малую часть реального разнообразия живых организмов, особенно в группах, ранее не входивших в число приоритетных в науке (Mora et al., 2011; Zhang, 2013). Причина несоответствия кроется в тех разнообразных стимулах и ограничениях, под воздействием которых развивается коллекционный фонд, — начиная от исторических и кончая технологическими и даже субъективными.

Из предыдущего можно заключить, что эмпирическая генеральная выборка коллекционных материалов, на основании которой мы судим о структуре БР, является существенно смещённой. Это заключение можно считать справедливым — даже в более сильной форме — и в отношении отдельных биокolleкций. Каждая из них репрезентирует лишь незначительную часть БР, при этом чем меньше масштаб коллекции, тем менее она в целом репрезентативна.

Как представляется, это общее заключение имеет принципиальное значение как для оценки существующего состояния, так и для выработки ближайшей общей стратегии развития биокolleкционного фонда. Несмотря на возражения, выдвигаемые «зелёными алармистами» (см. раздел 6.2), дальнейшее накопление коллекционных материалов представляется совершенно необходимым для максимизации репрезентативности генеральной коллекционной выборки (Peterson et al., 1998; Patterson, 2002; Pyke, Ehrlich, 2010; Feeley, Silman, 2011; Rocha et al., 2014). При этом следует всячески наращивать разнообразие форм хранимого материала, чтобы не только обеспечить более полное

соответствие биокolleкционного фонда структуре БР, но и подготовить его (фонд) к «пост-БР эре» (Winker, 2004).

Для последовательной максимизации соответствия структуры коллекционного фонда структуре БР важное значение имеет корректное определение приоритетов при планировании сбора коллекционных материалов. По-видимому, следует отказываться от традиционной «интравертной тактики», когда пополнение коллекции зависит от интересов конкретных исследователей, в пользу «экстравертной стратегии», которая предполагает акцентирование внимания на репрезентации наименее изученных проявлений БР (Humphrey, 1991).

В частности, при разработке стратегии развития как всего коллекционного фонда, так и его отдельных составляющих, приоритет должен отдаваться, очевидно, сбору материалов по тем таксономическим группам и биотическим комплексам, которые согласно экспертным оценкам считаются «белыми пятнами» и «горячими точками» БР. Такую стратегию можно уподобить той, которая подразумевается при планировании сети заповедников: их следует размещать не там, где возможно, а там, где действительно нужно (Pressey et al., 1993; Myers et al., 2000).

Выше было сказано о необходимости сбора и сохранения (включая музейфикацию) тех материалов, которые собираются для молекулярно-генетических исследований. Специального развития заслуживает фонд генетических ресурсов, который объединяет «живые» и «условно живые» коллекции, поддерживаемые *ex situ* в зоопарках и аквариумах, садах, в хранилищах семян и т. п. (Hutchins et al., 1995; Hohn, 2007; Fowler, 2008; Hassapakis, 2009; Rogers et al., 2009; Молканова и др., 2010; Blackburn, Boettche, 2010; Си-

лаева, 2012; Zimkus, Ford, 2014). К этой категории относятся микробиологические коллекции, для которых существуют специфические организационные формы (Colwell, 1976; Malik, Claus, 1987; Smith, 1997; Похиленко и др., 2009; Stackebrandt, 2010; Калакуцкий, Озерская, 2011). Многие из таких «генетических банков» имеют главным образом коммерческое значение, но велика их роль и в качестве потенциально-го ресурса для изучения и сохранения БР.

Следует особо отметить значение коллекционных выборок, которые служат специфической репрезентацией экосистем как особых фрагментов, выделяемых в структуре БР. Имеются в виду «экологические» коллекции: этот термин был введён в научный оборот достаточно давно (например, Carpenter, 1936; Mayr, Goodwin, 1956), но сейчас, по-видимому, забыт. Подобные комплексные коллекции (например, планктонные и бентосные сборы) обычно содержатся в музеях недолго в качестве «сырьевых» и со временем разбираются по таксономической принадлежности. Тем не менее, их продолжительное (как минимум десятки лет) компактное хранение в качестве *мониторинговых* коллекций (Павлинов, 1990; Spellerberg, 2005; Смирнов и др., 2006) может быть вполне оправдано: они позволяют отслеживать (отсюда название) временную динамику структуры локальных природных сообществ. По-видимому, к этой категории коллекций можно отнести также комплексные пробы так называемой «средовой ДНК», получаемые в ходе метагеномных исследований природных сообществ микроорганизмов (Wolfgang, Rolf, 2010).

6. Основные характеристики научной биоколлекции

Очевидно, коллекции можно характеризовать с самых разных точек зрения

— например, с естественнонаучной (коллекция как «инструмент» познания), музейно-эведческой (коллекция как совокупность музейных объектов), «материальной» (какие именно и в какой форме предметы составляют коллекцию) и т. п. (Шляхтина, 2016). Коль скоро основная тема настоящей статьи — *соответствие между БР и биоколлекциями*, то и характеристики последних будут рассматриваться именно с этой точки зрения.

В настоящем разделе рассмотрены характеристики, определяющие прежде всего научный статус биоколлекции. Их обоснованное выделение имеет достаточно глубокий смысл. С одной стороны, они позволяют в совокупности оценивать конкретную коллекцию с точки зрения её соответствия критериям научности и возможности вовлечения в решения научных задач, относящихся к проблематике БР. С другой стороны, эти характеристики выражают определённые параметры коллекционного фонда в целом, оптимизируя которые, можно содействовать его развитию в желаемом направлении.

К сожалению, мне не известны работы, в которых были бы эксплицитно и системно представлены характеристики научных биоколлекций, рассматриваемых в предлагаемом здесь ключе — в качестве коллекционных исследовательских выборок. Следуя общему стилю настоящей статьи, я позволю себе не вдаваться в пространное обсуждение этого важного вопроса, а просто изложу свои соображения, опираясь на ранее опубликованную предварительную их версию (Павлинов, 1990, 2008б).

Наиболее общей интегрирующей характеристикой всякой коллекции, очевидно, является её *значимость*. Как мне представляется, несмотря на созвучие, она не тавтологична вынесенному в заголовок

предыдущего подраздела *значению*. Это последнее можно считать чем-то вроде некоего общего «оценочного суждения», значимость же более конкретна. Она может быть определена как возможность на основе научной коллекции решать разного рода задачи, связанные прежде всего с познавательной, а также с другими связанными с нею формами деятельности человека, ради которых коллекция собирается, хранится и пополняется. Очевидно, что чем более широкий круг такого рода задач позволяет решать коллекция, тем в целом выше её значимость.

В наиболее широком контексте значимость коллекции может быть определена как *потребительская*: коллекция обеспечивает конкретные потребности обращающихся к ней субъектов для решения тех или иных конкретных задач (Boylan, 1999; Winker, 2004; Keen, 2008; Latham, Simmons, 2014; Шляхтина, 2016). Для коллекции, основное назначение которой — обеспечение научных исследований, эта значимость и обозначается (по тавтологии) как *научная*. Коль скоро в настоящей статье речь идёт о БР, в целом значимость биокolleкции определяется тем вкладом, который она вносит в развитие представлений о БР, обоснование принципов его сохранения и т. п. задач.

Характеристики более частного порядка, обеспечивающие в совокупности научную значимость биокolleкции, несколько условно можно делить на три основные категории — «собственные», «внешние» и «служебные». Характеристики первой группы имеют отношение к коллекции как таковой, второй группы — к её включению в решение пользовательских задач, третьей — к обеспечению возможности такого включения.

Следует отметить, что излагаемая здесь система характеристик не претен-

дует ни на оригинальность, ни на завершённость. Она лишь призвана показать, в каком направлении можно развивать этот раздел музееведения, который затрагивает биокolleкции как важный материальный и информационный биоресурс.

6.1. «Собственные» характеристики

К этой категории относятся, так сказать, «сущностные» характеристики всякой биокolleкции — такие, которые имеют отношение к ней самой и в основном определяют её научный статус.

По-видимому, наиболее важной сущностной характеристикой коллекции можно считать её **содержательность**: именно она определяет значимость последней, позволяя решать определённые научные задачи. Содержательность коллекции очевидным образом зависит от (по тавтологии) её содержания — от того, какие материалы и в каком количестве в ней представлены. Детализация этой характеристики зависит от того, каким образом главным образом используется коллекция — как материальный (здесь не рассматривается) или как информационный ресурс.

Коль скоро научная биокolleкция служит в основном в качестве информационного ресурса, её содержательность можно определить как **информативность** — т. е. объём (количество) и содержание (качество) имеющейся в ней первичной информации. Из этого определения видно, что информативность коллекции возрастает по мере увеличения её объёма и расширения качественного состава (об этих характеристиках см. далее).

При оценке информативности коллекции следует иметь в виду, что, согласно одной из многочисленных трактовок информации (Хургин, 2007), она не существует «сама по себе» вне субъекта, который её так или иначе считывает и

обрабатывает. Принимая это во внимание, информативность биоколлекции следует рассматривать двояким образом. Как таковая, как проявление собственно «содержания» коллекции (без вмешательства пользователя), информативность существует в *потенциальной* форме. Она переходит в *реализуемую* форму по мере того, как пользователи обращаются к коллекции для решения с её помощью конкретных исследовательских или иных задач. Очевидно, в первом случае речь идёт о первичной информации, во втором — скорее о вторичной информации.

Признание первичного информационного содержания биоколлекций как во многом потенциального имеет важное значение для понимания того, что их имеет смысл собирать не только для решения каких-то текущих задач, но и в расчёте на будущее. Существует весьма значительная часть первичной информации, накапливаемой в коллекционном фонде, которая может перейти в реализуемое состояние лишь при определённом её количестве и при определённых запросах на неё. Так, потребность в изучении внутривидовой изменчивости возникла в середине XIX в. в связи с формированием дарвиновской микроэволюционной концепции — но понимание значения внутривидовой изменчивости могло появиться лишь на фоне постепенного накопления всё большего объёма коллекционных материалов, которые, собственно говоря, и побудили систематиков и эволюционистов «увидеть» этот природный феномен и начать размышлять о нём (Павлинов, 2011б). Другим примером того, как проявляется потенциальная информативность коллекций, служит вовлечение «классических» музейных материалов в молекулярно-генетические исследования (см. далее).

С точки зрения основной темы статьи, подчёркнутой в начале настоящего раздела, принципиальное значение имеют две взаимодополнительные характеристики коллекции — достоверность и адекватность. Первая характеризует соответствие коллекции самой структуре БР («внутреннее» соответствие), вторая — её соответствие тем задачам, которые возникают при изучении этой структуры («внешнее» соответствие). Их соотношение задаётся только что отмеченным двояким пониманием информативности коллекции — как её собственного свойства и как проявления взаимодействия между коллекцией и её пользователями. Обе они имеют отношение к оценке репрезентативности коллекционного фонда как генеральной выборки (см. выше раздел 5.2).

Достоверность коллекции как источника информации — очень важная её характеристика, в конечном итоге во многом определяющая научную значимость коллекции. Здесь в первую очередь имеется в виду точность данных, сопровождающих коллекционные объекты и тем самым делающих содержащуюся в них и извлекаемую информацию *предметной* — «привязанной» к определённому таксону, региону, сезону и т. п.

Адекватность, как только что сказано, означает соответствие коллекции тем конкретным запросам, ради которых она создаётся и хранится. Таким образом, адекватность по содержанию является не только «собственной» характеристикой коллекции, но в определённой мере и «внешней». При рассмотрении адекватности как «собственной» характеристики коллекции её можно считать частью содер­жательности, но между ними нет строгой прямой корреляции. Например, коллекция собирается в качестве справочной в данном заповеднике: её содержатель-

ность не слишком велика в сравнении, скажем, с коллекцией общего назначения в каком-нибудь крупном научном центре, но конкретная «локальная» адекватность может быть выше, чем в этой последней.

Систематичность коллекции означает, что составляющие её коллекционные материалы хранятся в упорядоченной форме, обеспечивающей её используемость. Иными словами, научная коллекция — это не «куча» экземпляров, а их систематизированная (и потому системная) совокупность. При этом формы систематизации могут быть достаточно разными, что определяется мотивацией создания и поддержания коллекции. Научные коллекции, уходящие своими корнями во времена изучения Естественной системы, прежде всего упорядочены по таксономическому принципу; проблематика БР делает не менее актуальным организацию коллекций по экологическому принципу (см. выше). Свои коррективы в систематизацию музейных коллекции вносит разнообразие форм хранимых материалов (например, «сухие» и «влажные»), требующих раздельного размещения и курирования.

Документированность коллекции означает, что в её состав, кроме самих натуральных предметов, в качестве обязательного элемента входит связанная с ними выше упомянутая «предметная» информация, хранящаяся в разной форме на разного рода носителях — от традиционных музейных этикеток и учётных журналов до электронных баз данных. Здесь важно подчеркнуть, что музейная документация, фиксирующая эту информацию, является таким же коллекционным материалом, что и сами натурные предметы. Это столь же неотъемлемая и неотчуждаемая часть коллекции, без такой документации последняя не может претендовать на статус научной.

Объём коллекции является универсальной характеристикой: он определяется достаточно тривиально через количество единиц хранения в её составе. В настоящее время общий объём научного фонда биокolleкций по приблизительным оценкам составляет от 1.5 до 2.5 млрд единиц, хранящихся в 6.5 тыс. музеев и гербариев (Duckworth et al., 1993; Mares, 1993; Ariño, 2010). В этих рамках распределение отдельных коллекций по их объёму, как можно с достаточным основанием полагать, подчиняется ранговому распределению Цифпа–Мандельброта: больших коллекций значительно меньше, чем коллекций малого объёма. Наиболее крупной является коллекция National Museum of Natural History в Вашингтоне, её объём оценивается в 126 млн единиц хранения; впрочем, сюда входят не только биоматериалы (Research..., 2016).

Структура (состав) коллекции зависит от разнообразия и специфики форм хранения (*качественный состав*), широты охвата таксонов (*таксономический состав*), регионов (*географический состав*) и т. п. Очевидно, что чем разнообразнее структура представленных в данном собрании коллекционных материалов, тем в целом выше его значимость и информативность.

В качестве отдельной «собственной» характеристики имеет значение **уникальность** коллекции. Она не столь очевидна, как прочие рассматриваемые в настоящем разделе, поскольку зависит, причём отнюдь не «линейно», от самых разных показателей. С одной стороны, уникальность прямо пропорциональна объёму и структурному разнообразию коллекционных материалов, собранных в одном месте. С другой стороны, хорошо составленная небольшая коллекция, позволяющая решать какие-то специфиче-

ческие задачи, может с достаточным основанием считаться и сохраняться как некий частный «уникум».

Стабильность коллекции означает её определённую устойчивость по отношению к тем или иным внешним воздействиям, способным снизить её содержательность. Эта стабильность, кроме очевидного «бытового», имеет весьма серьёзный научный смысл, связанный с выше определённым эпистемологическим статусом научной коллекции. Дело в том, что она служит одной из необходимых предпосылок воспроизводимости и проверяемости знаний, извлекаемых из научной коллекции. Действительно, если в физике и химии средством верификации служат проводимые согласно стандартным протоколам эксперименты и опыты, то в биологических дисциплинах это обеспечивается стандартизацией условий долгосрочного хранения — а тем самым стабильности — коллекционных материалов.

Лабильность коллекции очевидным образом обратна стабильности. При этом следует различать как минимум две общие формы лабильности — «негативную» и «позитивную». Первая связана с деградацией коллекций и вступает в противоречие с требованием их стабильности, вторая связана с развитием коллекций и дополняет их стабильность.

В теоретическом плане «негативную» лабильность, связанную с нарушением сохранности коллекционных материалов, можно рассматривать как прирост энтропии в совокупном коллекционном фонде (Simmon, Muñoz-Saba, 2003). Из этого явствует, что некоторый темп постепенной деградации коллекций — вещь неизбежная; минимизировать этот процесс призвана комплексная система их хранения (см. далее раздел 6.3).

Основной причиной «позитивной» лабильности коллекций является поступление новых материалов, увеличивающих объём и расширяющих качественный состав (структуру), а вследствие этого — их содержательность. Поэтому всякая нормально развивающаяся коллекция — это растущая коллекция.

«Позитивная» динамика коллекционного фонда очевидным образом определяется динамикой мотивации самого его существования, обеспечивающей его развитие в направлении максимизации соответствия его собственной структуры структуре БР — т. е. его репрезентативности как коллекционной выборки. Это означает, что научные коллекции обречены развиваться вслед за развитием опирающихся на них биологических дисциплин. Изменение содержания, методологии и технологии последних приводит к изменению запросов, предъявляемых к коллекциям, что в свою очередь ведёт к изменению самих коллекций. Если раньше научные коллекции формировались в основном таким образом, чтобы позволять реконструировать Естественную систему по «существенным» признакам, то в настоящее время в основу их формирования положены представления о многоаспектной структуре БР во всём многообразии его проявлений. Наглядная иллюстрация «позитивной» лабильности биокolleкций — их современная «молекуляризация» вслед за «молекуляризацией» систематики и отчасти экологии.

Лабильность коллекционного фонда, наряду с «внешней» мотивацией, определяемой главным образом потребностями науки, в определённой мере задаётся некой «внутренней» логикой его развития. Будучи неким объектом системной природы, он (фонд) отчасти способен развиваться «сам по себе», без особых внешних

побудительных причин, что приводит к росту потенциальной информативности коллекций.

Тот факт, что лабильность научных биокolleкций не отвергает, а дополняет их стабильность, означает, что поступления новых коллекционных материалов ни в коем случае не означает ликвидацию прежних. Долгосрочно существующие коллекции представляют собой нечто вроде «слоёного пирога», в котором старые коллекционные материалы соседствуют с постоянно поступающими новыми, причём последние со временем также становятся «старыми» (Cotterill, 1997a; Павлинов, 1999, 2008б; Любарский, 2015).

Поскольку долгое время хранящиеся и накапливающиеся коллекции позволяют решать большое количество содержательных научных и основанных на них прикладных задач, можно утверждать, что «устаревших» научных коллекций не бывает (Cotterill, 1997a,b; Pettitt, 1997). Более того, из-за невозможности некоторых коллекционных материалов их научное значение со временем возрастает (Cato et al., 2001). А поскольку некоторые задачи изучения БР могут решаться только при наличии больших объёмов данных, научных коллекций не бывает «слишком много» (Laubitz et al., 1983; Павлинов, 2011б).

Тем не менее, кураторам коллекций приходится тратить силы и время на отстаивание необходимости не только сохранения, но и пополнения коллекций (особенно «классического» типа) перед сторонниками всяческих новаций, «алармистами» от охраны природы, а равно перед чиновниками, пекущимися о расходовании финансов (Danks, 1991; Chalmers, 1994; Pettitt, 1997; Suarez, Tsutsui, 2004; Гельтман, 2012; Roche et al., 2014; Schilthuisen et al., 2015). В связи с этим кураторы обычно приводят конкретные

наглядные примеры той роли, которую «старые» коллекции могут играть в актуальных исследованиях некоторых аспектов динамики БР вообще и экосистем в частности (Thompson et al., 1992; Remsen, 1995; Shaffer et al., 1998; Green, Scharlemann, 2003; Rocque, Winker, 2005; Winker, 2005; Cherry, 2009; Hoeksema et al., 2011; Lister et al., 2011; Rowe et al., 2011). Самая недавняя блестящая демонстрация возможностей «отложенного» использования музейных коллекций — открытие в долгое время хранившихся бентосных сборах уникального древнейшего животного *Dendrogramma* (Just et al., 2014).

Стабильность и лабильность имеют отношение не только к совокупному коллекционному фонду и отдельным коллекциям, но (или даже прежде всего) к самим коллекционным предметам. Один из непреложных канонов музейного дела утверждает, что музейные предметы должны быть максимально стабильными, а любые формы пользования ими — максимально щадящими. Однако к научным биокolleкциям это требование, строго говоря, не применимо в полной мере. Во-первых, их подготовка к хранению (начальная музеефикация) всегда подразумевает ту или иную препаровку и поэтому почти всегда является «разрушающей» (Williams, 1999). Во-вторых, их использование в научных исследованиях также может подразумевать их частичное разрушение. Такова, например, препаровка гениталий у коллекционных образцов в некоторых группах животных для определения их видовой принадлежности. Частично разрушающим является также «перевод» цельных коллекционных экземпляров в иное состояние — в микроанатомические или гистологические препараты, взятие проб тканей для анализа их молекулярного состава и т. п.

Поэтому в случае предметов, хранящихся в научных биоколлекциях, речь может (и должна) идти не об их тотальной безусловной сохранности, а о том, что в процессе использования они должны подвергаться минимальной порче и лишь по весьма уважительной причине, остатки их частичной деструкции должны сохраняться в музеях в форме специфических коллекционных материалов (препаратов и т. п.), полученные результаты должны быть опубликованы как научно значимые (Danks, 1991; Michalski, 1992; Cato, 1994; Lane, 1996; Nudds, Pettitt, 1997; Metsger, Byers, 1999; Payne, Sorenson, 2003; Suarez, Tsutsui, 2004; Williams, Hawks, 2007).

6.2. «Внешние» характеристики

Характеристики этой категории — в известном смысле «вторичные» по отношению к «собственным». Они в значительной мере складываются под влиянием внешних обстоятельств (отсюда и название), прежде всего со стороны предъявляемых к коллекциям тех или иных запросов. Именно в этом их ключевое значение: они делают возможным реализацию «сущностных» характеристик коллекций и поэтому, строго говоря, принципиально важны для определения и осуществления их научного статуса.

Разрешающая возможность коллекции задаётся количеством вторичной информации, которую *потенциально* можно извлечь из коллекции на том или ином этапе развития биологической науки. Эта характеристика очевидным образом зависит от выше рассмотренной содержательности, в наибольшей степени связана с возможностью перевода потенциальной информации в реализуемую. Она во многом зависит от того, какие запросы могут быть и действительно бывают обращены к биоколлекциям, а эти запросы меня-

ются по мере развития биологических знаний, их теоретического базиса и инструментария. Соответственно этому разрешающая возможность коллекций может существенно увеличиваться: например, в настоящее время из многих «старых» сухих и заспиртованных материалов можно извлекать ДНК.

Используемость коллекции определяется объемом вторичной информации, которая *реально* извлекается из коллекционных материалов. Она очевидным образом зависит от того, в какой мере коллекции реально вовлечены в научный оборот, — прежде всего от их доступности для специалистов, руководствующихся соответствующими исследовательскими задачами и вооружённых необходимыми техническими средствами.

Неоднократно упомянутое выше вовлечение «классических» музейных материалов в молекулярно-генетические исследования — наглядный пример этого. Возможность экстрагирования фрагментов «древней ДНК» из музейных коллекционных экземпляров впервые была показана в 1980–1990-е гг.: сначала это были представители современных организмов, а затем и ископаемых (Paabo, 1989; Golenberg et al., 1991; Herrmann, Hummel, 1994; Thomas, 1994; Bada et al., 1999; Prendini et al., 2002); так родилась палеогеномика, она же «молекулярная палеонтология» с её разделом «молекулярная археология» (Birnbau et al., 2000; Scheitzer, 2003, 2004; Ariffin et al., 2007; Heintzman et al., 2015). Источником ДНК стали хранящиеся в музеях и гербариях засушенные дериваты животных и растений, замороженные и фиксированные в спирте образцы тканей, фоссилизованные остатки; выяснилась возможность использования для этих целей и формалинных материалов (Tang, 2006; Palero et al., 2010). Первоначальные

опыты давали довольно короткие фрагменты ДНК, но затем стало технически возможным извлекать «мегапоследовательности» (Poinar et al., 2006). Современные методы, дополненные идеологией «баркодинга жизни», сделали такого рода исследования вполне рутинными и широкомасштабными (Mulligan, 2005; Ellis, 2008; Knapp, Hofreiter, 2010; Malone, 2010; Särkinen et al., 2012; Bi et al., 2013; Nachman, 2013; Costa, Roberts, 2014; Гарафутдинов и др., 2015; Choi et al., 2015). В конечном итоге родилась некая дисциплина, которую называют «музейной геномикой», «музеогеномикой» или совсем коротко — «музеомикой» (Rowe et al., 2011; Guschanski et al., 2013; Волков, 2015).

В настоящее время при использовании коллекционных материалов для молекулярно-генетических исследований всё более актуальными задачами «музеомики» становятся поиски методов «щадящего» взятия музейных проб (особенно из типового материала), особых форм фиксации музейных материалов специально для генетического анализа, а также корректной музейфикации самого генетического материала (Rohland et al., 2004; Wisely et al., 2004; Martin, 2006; Mandrioli, 2008; Stuart, Fritz, 2008; Rowe et al., 2011; Jackson et al., 2012; Puillandre et al., 2012; Applequist, Campbell, 2014; Tin et al., 2014).

С другой стороны, заработала «обратная связь»: накопление генетических данных по большому количеству организмов повлекло за собой понимание необходимости сохранения в музеях так называемых *удостоверяющих* (voucher) экземпляров, позволяющих проверять правильность таксономической идентификации сиквенсов, размещённых в ГенБанке и других аналогичных ресурсах (Funk et al., 2005; Dubois, Nemésio, 2007; Lee et al., 2007; Rowley et al., 2007; Pleijel et al.,

2008; Jonas et al., 2013; Collection..., 2015; Federhen, 2015). Как стало понятно, несохранение в музеях коллекционных ваучеров или хотя бы отсутствие ссылок на них в журнальных публикациях делает «как бы самую передовую науку», основанную на анализе молекулярных данных, невозможной (Kageyama, 2003; Wheeler, 2003; Kageyama et al., 2007; Culley, 2013; Turney et al., 2015) — а тем самым, принимая во внимание сказанное выше (см. раздел 5.1), фактически «ненаукой».

Используемость коллекций в большинстве случаев значительно ниже их разрешающих возможностей. Так, согласно прикидочным оценкам, в настоящее время не менее половины коллекционного фонда остаётся невостребованным в текущих исследованиях по БР (Thomson, 2005). Следует подчеркнуть, однако, что это ни в коей мере не снижает значимость научных коллекций: в ней неявно присутствует «отложенная» используемость. Как указано выше, в музеях коллекционные материалы собираются и хранятся в расчёте на перспективу — на то, что они будут востребованы и исследованы в будущем.

Одним из очевидных ключевых условий повышения используемости коллекций является их включение в глобальные и региональные сетевые базы данных, отчасти упомянутые выше (Lane, Edwards, 2007; Walls et al., 2014; см. также след. подраздел).

В рассмотрении «внешних» характеристик коллекции, по-видимому, имеет смысл включать стоящую несколько особняком **этическую составляющую** коллекционного дела. В пользу этого недвусмысленно говорит недавно утверждённый ICOM «Кодекс этики для естественно-исторических музеев» (ICOM Code..., 2013). Эта характеристика многоаспектна, подразумевает определённые формы

регулирования а) изъятия организмов из живой природы для их превращения в музейные предметы научной коллекции, б) обеспечения необходимых стандартов хранения и использования этих предметов в научных и иных целях, в) соблюдения определённых специфических этико-моральных норм в случае антропологических материалов.

Пункт (а) отражает главным образом озабоченность сообщества «зелёных алармистов» тем отрицательным эффектом, который «сверхколлекционная» активность может сказываться на (в принятых здесь терминах) структуре природных сообществ, прежде всего на численности редких видов; в данном случае речь идёт о биоэтике в её природоохранном (а не биомедицинском) значении (Loftin, 1992; Norton et al., 1994; Winker, 1996; Remsen, 1997; Collar, 2000; Donegan, 2008; Winker et al., 2010; Minter et al., 2014). Пункт (б) направлен на то, чтобы поступающие в коллекции материалы не выпадали из научного и образовательного оборота: такое выпадение (синдром «скупого рыцаря») означает, что все траты на сбор и хранение коллекций, не говоря о влиянии на природные сообщества, оказываются «зряшными»; здесь имеется в виду прежде всего профессиональная этика кураторов (Павлинов, 1990; American..., 1992; Besterman, 1992; Developing..., 2012; Turner, 2014; Ekosaari et al., 2015). Пункт (в) особенно активно обсуждается в связи с проблемой хранения и реституции материалов, если на них претендуют национальные, этнические, религиозные и т. п. сообщества (Sullivan et al., 2000; Verna, 2011; Kakaliouras, 2014; Nichols, 2014).

6.3. «Служебные» характеристики

Сюда включены «третичные» характеристики служебного характера, кото-

рые в совокупности отражают саму возможность собрания натуральных предметов считаться музейной (в широком смысле) коллекцией.

Этот перечень открывает **музеефицированность** — интегральная характеристика, которая означает, что коллекция, как вся в целом, так и каждый коллекционный предмет в отдельности: а) пригодна к долгосрочному хранению в минимально изменённом состоянии и б) это хранение действительно осуществляется. В несколько более широком толковании ей приблизительно соответствует *музейность* (Шляхтина, 2016). Музеефицированность складывается из нескольких важных компонентов, рассматриваемых ниже.

Начать следует, наверное, с указания **музеефикации** — подготовки натуральных предметов к долгосрочному хранению согласно определённым стандартам и в то же время допускающей их научное использование также согласно определённым стандартам. Хотя музеефикация как процедура, строго говоря, не является «характеристикой», её включение в данный раздел представляется принципиально важным: без музеефикации нет музеефицированности (да простится эта тавтология). Без большого преувеличения можно утверждать, что вся история развития естественнонаучных музеев — это во многом история разработки методов и стандартов музеефикации. Проблем здесь много, по мере развития коллекций одни из них так или иначе решаются, на их месте возникают новые в связи с расширением структуры биоколлекций, они постоянно обсуждаются в текущей литературе и отражены в издаваемых руководствах и стандартах (см. далее данный подраздел). Так, в настоящее время одним из наиболее актуальных стало решение

задачи музеефикации материалов, собираемых, хранимых и используемых для молекулярно-генетических исследований.

Обеспеченность системой хранения — одна из ключевых «служебных» характеристик любой коллекции, хоть сколько-нибудь претендующей на статус научной. Причина достаточно очевидна: лишь надлежащее хранение коллекции, включая её защиту от разного рода повреждающих агентов, профессиональное курирование, развитую инфраструктуру (в том числе информационно-поисковую систему) и т. п., может гарантировать как её стабильность, так и возможность вовлечения в решение научных и иных пользовательских задач.

Необходимость обеспечения стандартов музеефикации, системы сохранения и развития коллекций служит основной причиной возникновения особого рода коллекционных «концентраторов». Согласно исторической традиции и специализации, такие «концентраторы» называются музеями, гербариями, зоопарками, ботаническими садами и т. п. В последнее время для их обозначения в оборот введены термины из современного «бюрократического новояза» — *биодепозитарии* (в русскоязычном обороте нередко фигурирует калька «репозиторий»), *биобанки*, *биоресурсные центры* (например, Биокolleкции..., 2015; Биобанк..., 2016; Global..., 2016; Biological..., 2016; NMNH..., 2016; и т. п.). Правда, таким образом чаще всего называют собрания биокolleкций прикладного характера, используемых в биомедицине, биотехнологии и т. п. Но, по-видимому, ничто не мешает придать этому термину более общий смысл и обозначать как *биодепозитарии* любые «концентраторы» биокolleкций самого разного содержания. Принимая во внимание вовлечение биодепозитариев (в при-

нятом здесь понимании) в решение задач, так или иначе связанных с проблематикой БР, их иногда в общем случае называют *центрами (коллекциями) биоразнообразия* (например, Global..., 2013; ADBC, 2016; NA3..., 2013).

Развитая система сохранения, по понятным причинам, присуща прежде всего крупным коллекционным собраниям с долгой историей. Небольшие коллекции, особенно в развивающихся странах, в этом отношении наименее благополучны (Carter, Walker, 1999).

Включённость в метаструктуру отражает положение коллекций в общем коллекционном фонде, от чего в значительной мере зависит не только их высокий научный и иной пользовательский статус, но порой и сама возможность их полноценного существования и развития. Под *метаструктурой* здесь понимается совокупность организаций, так или иначе поддерживающих, координирующих и отчасти регулирующих коллекционное дело.

Названная метаструктура, рассматриваемая в глобальном масштабе, организована во многом иерархически, но с заметным присутствием особенностей сетевой и ячеистой организации. Её основу составляют следующие важнейшие элементы:

— международные, региональные, национальные и локальные профессиональные объединения и организации. Наиболее крупным из них является International Council of Museums (в русскоязычной версии Международный совет музеев) (ICOM, 2016); для реального развития коллекционного дела большее значение имеют более специализированные общества, среди которых особого упоминания заслуживают (перечислены в алфавитном порядке) Association of Systematics Collections (ASC, 2015), Natural Science Collections Alliance (NSC, 2004), Natural

Sciences Collections Association (NatSCA, 2016), Network Integrated Biocollections Alliance (Network, 2010); Society For The Preservation of Natural History Collections (SPNHC, 2010); коллекции культур микроорганизмов объединены в World Federation for Culture Collections (WFCC, 2016); «утилитарные» (сервисные) биокolleкции объединены в Global Biological Resource Centre Network (GBRCN, 2012);

— международные проекты, поддерживающие те или иные формы коллекционной деятельности, в последние годы связаны главным образом с вовлечением биокolleкций в оценки БР и их оцифровку: Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2016), The World Information Network on Biodiversity (World..., 2008), Distributed Information Network for Biological Collections (SpeciesLink, 2016), Integrated Digitized Biocollections и Advancing Digitization of Biodiversity Collections (ADBC, 2016), Biological Collection Access Service (Biological..., 2016);

— международные конгрессы и конференции, посвящённые коллекционному делу; среди них особого упоминания заслуживает World Congress on the Preservation and Conservation of Natural History Collections (Palacios et al., 1993; Cannon-Brookes, 1996);

— разные формы обучения коллекционному (и вообще музейному) делу, начиная с курсов музееведения при ВУЗах и колледжах и кончая школами и семинарами по разным вопросам коллекционного дела; в качестве примера можно упомянуть ежегодную школу Natural History Collections and Biodiversity (Advanced..., 2015–2016)

— подготовка руководств по принципам, формам и методам музейной работы, хранению коллекций, частью в рамках читаемых учебных курсов, частью имеющих

самостоятельное значение (например, Herholdt, 1990; Paine, 1992; Duckworth et al., 1993; Hoagland, 1994; Collins, 1995; Rose et al., 1995; Юренева, 2004; Digitisation..., 2008; Сотникова, 2011; Шляхтина, 2016).

— обсуждение и разработка приоритетов и стандартов коллекционного (и вообще музейного) дела на международном и/или национальном уровнях (например, Michalski, 1992; Rose, de la Torre, 1992; Cato, 1994; Hoagland, 1994; Metsger, Byers, 1999; Williams, 1999; Cato et al., 2001; Williams, Hawks, 2007; Macdonald, 2011); в рамках отечественной традиции особое значение имеют разного рода директивные документы («инструкции»), особенно те, которые исходят из правительственных офисов (например, Единые правила..., 2009);

— международные и национальные периодические издания, посвящённые коллекционному делу, среди них наиболее значимы: «Museum Management and Curatorship», «Journal of Natural Science Collections», «Collection Forum», «Curator», «Вопросы музеологии».

Стоимость коллекции также относится к числу её важных потребительских «третичных» характеристик. Это в первую очередь относится к коллекционным биоресурсам прикладного характера, вовлечённым в разного рода коммерческие биомедицинские и биотехнологические проекты; здесь они не рассматриваются. Стоимостное выражение научных биокolleкций не очень принято обсуждать, однако и для них в некоторых случаях считается необходимым использовать «монетарный эквивалент» научного и иного значения (Cato, Williams, 1993; Doughty, 1993; Price, Fitzgerald, 1996).

Стоимостная характеристика коллекции подразумевает те финансовые и иные

ресурсные затраты, без которых невозможно серьёзное коллекционное (и вообще музейное) дело. Это значит, что научные коллекции действительно *стоят денег* — как они сами, так и средства их сохранения, развития и использования, а также подготовка профессиональных хранителей, организация метаструктурной сети со всеми её многообразными проявлениями и т. п. Имеющихся средств всегда не хватает, их недостаток серьёзно ограничивает содержательность и «позитивную» динамику коллекций и, наоборот, повышает их «негативную» динамику. При этом приходится принимать во внимание то важное обстоятельство, что работа по хранению научных коллекций подобна непрерывному производственному процессу: она требует постоянного внимания и постоянного вложения финансовых и иных средств. Всё это делает финансовое и иное материальное обеспечение коллекций предметом особого внимания музейных менеджеров (May, Goodwin, 1956; Danks, 1991; Allmon, 1994; Nudds, Pettitt, 1997; Dalton, 2003; Bradley et al., 2014; Музычук, Хаунина, 2015; Шляхтина, 2016).

В связи с последним комментарием хотелось бы обратить внимание на следующее важное обстоятельство. В большом современном внимании к биокolleкциям, о чём свидетельствует довольно объёмный список литературы в конце настоящей статьи (более 300 наименований), присутствует тревожная нотка. Появление многих публикаций обусловлено необходимостью доказывать важность существования и развития коллекций лицам, от которых зависит финансовая и иная поддержка коллекционного фонда. Некоторые авторы прямо пишут о явных признаках угрожающего состояния научных коллекций, в том числе и достаточно

известных, с высокой международной репутацией (Cotterill, 1997a, 2002; Левановский, 2010; Гельтман, 2012; Gropp, 2013; Funk, 2014; Hammond, 2015; Paknia et al., 2015). Примечательно, что эта тревога высказывается и по поводу перспектив развития налаженной системы коллекций «вторичной» информации по генетическим материалам в форме ГенБанка и т. п. (Strasser, 2008).

Всё это означает, что коллекционный фонд, чтобы и далее эффективно функционировать в качестве важного биоинформационного ресурса, нуждается не только в налаженном текущем хранении, но и в постоянной «агитационной» работе, направленной на демонстрацию необходимости существования и, соответственно, поддержки биокolleкций даже и в «post-biodiversity» эру (Winker, 2004).

7. Заключение

Ориентация биологии как науки, направленной на изучение и объяснение сходств и различий между организмами, во второй половине XX в. привела к вычленению специфической предметной области биологических исследований — биологического разнообразия (БР).

Одной из важных общенаучных предпосылок к этому стало понимание того, что (на уровне онтологии) структурированное разнообразие природы — столь же фундаментальное её свойство, как и подчинение некоторых её проявлений определённым закономерностям. На уровне эпистемологии это привело к признанию того, что «диверсификационный» подход к описанию живой природы столь же правомочен, как и доминировавший прежде «унификационный».

Этот общий тренд привёл к значительному росту внимания к БР: его лейтмотивом с точки зрения прагматики стало

сохранение БР как возобновляемого ресурса, с точки зрения науки — его изучение как специфического природного явления. Эти две точки зрения объединяет признание необходимости научного обоснования стратегии сохранения БР, что предполагает необходимость детального изучения самого БР.

На уровне онтологии в изучении БР (оставляя в стороне вопрос о его генезисе) одной из ключевых проблем считается определение его структуры, которая трактуется как проявление структуры самой биоты. Признётся, что предметной областью эмпирических исследований является не БР в целом («умгебунг»), а его отдельные проявления («умвельты»). В качестве таковых предлагается рассматривать фрагменты БР (прежде всего таксоны и экосистемы), иерархические уровни БР (прежде всего внутри- и межорганизменный) и аспекты БР (прежде всего таксономический и мерономический).

Обращается внимание на новую трактовку биоинформатики как дисциплины, изучающей информационное обеспечение исследований БР. Частью этого обеспечения являются биокolleкции.

Научное значение коллекций заключается в том, что они обеспечивают опытную выводимость и опытную проверяемость (верификацию) знания о БР. Это делает биокolleкции по своему эпистемологическому статусу эквивалентными экспериментам, а исследования БР — вполне научными. Подчёркивается, что коллекции натуральных объектов содержат первичную (объективную) информацию о БР; та информация, которая так или иначе извлекается из коллекционных материалов, является вторичной (субъективной).

Коллекция, в качестве информационного ресурса, в работах по БР выполняет роль исследовательской выборки. Кол-

лекционный фонд как общая совокупность всех коллекционных материалов выступает в качестве генеральной выборки, всякая отдельная коллекция фигурирует как локальная выборка. Основная характеристика коллекции как выборки — её репрезентативность; основная стратегия развития коллекционного фонда — максимизация его репрезентативности как средство обеспечения соответствия структуры биокolleкций и БР. При разработке общей стратегии развития коллекционного фонда приоритет должен отдаваться сбору материалов по наименее изученным проявлениям (аспектам, фрагментам и т. п.) БР.

Наиболее общей характеристикой коллекции как информационного ресурса является её научная значимость. Выделены следующие три основные группы характеристики более частного порядка:

— «собственные» характеристики коллекции: содержательность, информативность, достоверность, адекватность, объём, структура, уникальность, стабильность, лабильность;

— «внешние» характеристики коллекции: разрешающая возможность, использование;

— «служебные» характеристики коллекции: музеефицированность, обеспеченность системой хранения, документированность, систематичность, включённость в метаструктуру, стоимостное значение.

В современном мире развитие биокolleкционного фонда, обеспечивающего исследования БР, требует значительных организационных усилий, включая работу по их «информационной поддержке», направленную на демонстрацию необходимости существования биокolleкций не только в современной, но и в будущей «post-biodiversity» эре (Winker, 2004).

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РНФ № 14-50-00029 и РФФИ № 15-29-02445.

Литература

- Анализ... 2010. Анализ общей картины оценки биоразнообразия и экосистемных услуг. UNEP/IPBES/3/INF/1/Add.1. http://www.ipbes.net/sites/default/files/downloads/UNEP_IPBES_3_INF_1_Add.1_RU.pdf.
- Байков К.С., Ермаков Н.Б., Колчанов Н.А. и др. 2000. Электронные коллекции и проблемы биоразнообразия. — Вторая всероссийская научная конф. «Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции», 26–28 сентября 2000 г. Протвино. С. 58–65.
- Баранцев Р.Г. 2003. Синергетика в современном естествознании. Москва: УРСС. 144 с.
- Биобанк. 2016. Биобанк СЗФМИЦ им. В.А. Алмазова. http://www.almazovcentre.ru/?page_id=4750.
- Биокolleкции... 2015. Биокolleкции, биоресурсные центры. <http://mydocs.ru/7-60759.html>.
- Бобылев С.Н., Медведева О.Е., Сидоренко В.Н. и др. 1999. Экономическая оценка биоразнообразия. Москва: Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия». 112 с.
- Буйкин С.В., Брагина Е.Ю., Конева Л.А., Пузырёв В.П. 2012. Базы данных коллекций биологического материала: организация сопроводительной информации. — Бюллетень сибирской медицины, 1: 111–120.
- Букарёва Е.Н. (ред.). 2013. Экосистемные услуги наземных экосистем России: первые шаги. Status quo report. Москва: Центр охраны дикой природы. 45 с.
- Вайнберг С. 2008. Мечты об окончательной теории: Физика в поисках самых фундаментальных законов природы. Изд. 2. Москва: URSS. 256 с.
- Волков А. 2015. Музеогеномика – новая научная ниша. — Знание-сила, 11: 5–16.
- Гайденко П.П. 1997. Христианство и генезис новоевропейского естествознания. — Философско-религиозные истоки науки. Москва: Инст. философии РАН. С. 45–87.
- Гарафутдинов Р.Р., Нагаев Н.Р., Сахабутдинова А.Р., Чемерис А.В. 2015. Аутентичность, сохранность и доступность древней ДНК. — Вестник Башкирского университета, 20 (2): 432–439.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. и др. 2013. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородс. госуд. универ. 370 с.
- Гельтман Д. 2012. Российская наука и научные коллекции. — Троицкий вариант, 22 (116). <http://elementy.ru/lib/431778>.
- Горяшко А., Калякин М. 2004. Архив биоразнообразия. Формирование, хранение и значение зоологических коллекций. — Биология, 18. http://bio.1september.ru/view_article.php?ID=200401801.
- Декларация... 1992. Рио-де-Жанейрская декларация по окружающей среде и развитию. Принята Конференцией ООН по окружающей среде и развитию, Рио-де-Жанейро, 3–14 июня 1992 года. http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/declarations/riodecl.shtml.
- Дремайлов А.В., Лагутин А.Б. 2001. АДИТ. От компьютеризации музеев к информационному менеджменту. <http://www.future.museum.ru/part01/010603.htm>.
- Единые правила организации формирования, учета, сохранения и использования музейных предметов и музейных коллекций, находящихся в музеях Российской Федерации (утв. приказом Минкультуры РФ от 8 декабря 2009 г. № 842). <http://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/97240/>.
- Забродин В.Ю. 1989. К проблеме естественности классификаций: классификация и закон. — Кочергин А.И., Митрофанова С.С. (ред.). Классификация в современной науке. Новосибирск: Наука. С. 59–73.
- Залепухин В.В. 2003. Теоретические аспекты биоразнообразия. Волгоград: Изд-во Волгоград. госуд. универ. 192 с.
- Ильин В.В. 2003. Философия науки. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. 360 с.
- Информационная... 2003. Информационная система по биоразнообразию России. <http://www.zin.ru/biodiv/Index.html>.
- Калакуцкий Л.В., Озерская С.М. 2011. Биологические ресурсные центры: совре-

- менное состояние в России и мире, проблемы организации, перспективы развития. — Вестник биотехнологии и физико-химической биологии им. Ю.А. Овчинникова, 7 (1): 28–40.
- Калякин М.В., Павлинов И.Я. 2012. О стратегии научного использования зоологических коллекций. — Зоологические коллекции в России в XVIII–XXI веках: социально-политический и научный контекст. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ Санкт-Петербург». С. 13–29.
- Калякин М.В., Редькин Я.А., Томкович П.С. 2001. Коллекционное дело: состояние к 2001 г. и перспективы. — Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Труды междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань: Магариф. С. 50–67.
- Кант И. 1999. Метафизические начала естествознания. Москва: Мысль. 1710 с.
- Кожара В.Л. 1982. Функции классификации. — Теория классификации и анализ данных. Ч. 1. Новосибирск: ВЦ СО АН СССР. С.5–19.
- Куайн У.В.О. 1996. Онтологическая относительность. — Современная философия науки. Москва: Издат. корп. «Логос». С. 40–61.
- Лакатос И. 2003. Методология исследовательских программ. Москва: АСТ. 380 с.
- Левановский В. 2010. Вавиловская коллекция под угрозой уничтожения. — Скепсис. http://scepsis.net/library/id_2796.html.
- Любарский Г.Ю. 2015. Невидная наука Зоологического музея. — Знание-сила, 11: 124–127.
- Любищев А.А. 1968. Проблемы систематики. — Воронцов Н.Н. (ред.). Проблемы эволюции, Т. 1. Новосибирск: Наука. С. 7–29.
- Любищев А.А. 1972. К логике систематики. — Воронцов Н.Н. (ред.). Проблемы эволюции, Т. 2. Новосиб.: Наука. С. 45–68.
- Малыгин В.М. 1983. Систематика обыкновенных полевок. Москва: Наука. 207 с.
- Мейен С.В. 1977. Мерономия и таксономия. — Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка. С. 25–33.
- Мейер М.Н. 1984. Комплексный таксономический анализ в систематике грызунов на примере серых полевок (род *Microtus*) фауны СССР. Дисс... докт. биол. наук. Ленинград: Зоологический инст. РАН. 538 с.
- Молканова О.И., Коротков О.И., Ветчинкина Е.М. и др. 2010. Генетические банки растений: проблемы формирования, сохранения и использования. — Вестник Удмуртского универ., 3: 33–39.
- Музычук В.Ю., Хаунина Е.А. 2015. Механизмы поддержки музеев в условиях экономического кризиса (на примере крупнейших музеев Европы и России). — Журнал Новой экономической ассоциации, 1 (25): 132–161.
- Павлинов И.Я. 1990. Научные коллекции как феномен культуры. — Природа, 4: 3–9.
- Павлинов И.Я. 2008а. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики. — Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 49. С. 343–388.
- Павлинов И.Я. 2008б. Музейные коллекции как феномен науки. — Известия Музейного фонда им. А.А. Браунера (Одесса), 5 (4): 1–4.
- Павлинов И.Я. 2010. Замечания о биоморфике (экоморфологической систематике). — Журнал общей биологии, 71 (2): 187–192.
- Павлинов И.Я. 2011а. Как возможно выстраивать таксономическую теорию. — Зоологические исследования, 10: 45–100.
- Павлинов И.Я. 2011б. Когда коллекций не бывает слишком много. — Природа, 10: 48–50.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. 2011. Биологическая систематика: эволюция идей. Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 51. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 667 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 2004. Структура биологического разнообразия. — Аграрная Россия, 4: 21–24.
- Покровский М.П. 2006. Классология как система. — Вопросы философии, 7: 95–104.
- Попов И.Ю. 2008. Периодические системы и периодический закон в биологии. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 223 с.

- Попов Л.С., Антонов А.С., Медников Б.М., Белозерский А.Н. 1973. О естественной системе рыб: итоги применения метода гибридизации ДНК. — Доклады Академии наук СССР, 211 (3): 737–739.
- Поппер К.П. 2000. Эволюционная эпистемология. — Лахути Д.Г., Садовский В.Н., Финн В.К. (ред.). Эволюционная эпистемология и логика социальных наук: Карл Поппер и его критики. Москва: УРСС. С. 57–74.
- Похиленко В.Д., Баранов А.М., Детушев К.В. 2009. Методы длительного хранения коллекционных культур микроорганизмов и тенденции развития. — Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Медицинские науки, 4 (12): 99–121.
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса. Москва: Прогресс. 432 с.
- Пузаченко Ю.Г. 2010. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ. — Биосфера, 1 (1): 25–38.
- Разумовский С.М. 1999. Избранные труды: Сборник научных статей. Москва: КМК Sci. Press. 560 с.
- Расницын А.П., 2002. Процесс эволюции и методология систематики. — Труды Русского энтомологического общества, 73. 108 с.
- Розов М.А. 1995. Классификация и теория как системы знания. — На пути к теории классификации. Новосибирск: Изд-во Новосибирск. госуд. универ. С. 81–127.
- Розова С.С. 1986. Классификационная проблема в современной науке. Москва: Наука. 222 с.
- Силаева О.И. 2012. Хранение коллекции семян мировых растительных ресурсов в условиях низких положительных температур – оценка, состояние, перспективы. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 169: 230–239.
- Симпсон Дж. Г. 2006. Принципы таксономии животных. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 293 с.
- Смирнов И.С., Лобанов А.Л., Алимов А.Ф., Кривохатский В.А. 2003. Электронные коллекции Зоологического института РАН. — Труды 5-й Всероссийской научной конференции «Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции», Санкт-Петербург, Россия, 2003. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербург. госуд. универ. С. 275–278.
- Смирнов И.С., Лобанов А.Л., Алимов А.Ф. и др. 2006. Зоологические электронные публикации: коллекции и идентификационные системы. — Интернет и современное общество. Труды IX всероссийской объединенной конференции, 14–16 ноября 2006 г., Санкт-Петербург. Санкт-Петербург: Санкт-Петербург. госуд. универ. С. 115–118.
- Соловьёв И.В. 2014. Онтологии предметной области в науках о Земле. — Perspectives of Science and Education, 1: 74–78.
- Сотникова С.И. 2011. Естественноисторическая музеология. Томск: Изд-во Томск. госуд. универ. 304 с.
- Субботин А.Л. 2001. Классификация. Москва: Инст. филос. РАН. 89 с.
- Уайтхед А.Н. 1990. Избранные работы по философии. Москва: Прогресс. 717 с.
- Утехин И.В. 2005. Введение в семиотику. ИДПО «Европейский университет в Санкт-Петербурге». http://old.eu.spb.ru/ethno/courses/et_p10_add.htm.
- Уоддингтон К. 1970. На пути к теоретической биологии, Т. 1. Прологомены. Москва: Мир. 184 с.
- Уэвелл У. 1867. История индуктивных наук, Т. 2. Санкт-Петербург: Изд-во Русск. книж. торг. 431 с.
- Фуко М. 1994. Слова и вещи. Археология гуманитарных наук. Санкт-Петербург: А-cad. 406 с.
- Хахлеег К., Хукер К. 1996. Эволюционная эпистемология и философия науки. — Современная философия науки. Москва: Логос. С. 158–198.
- Хургин В.М. 2007. Об определении понятия «информация». — Информационные ресурсы России, 3 (97): 1–8.
- Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы. — Успехи современной биологии, 111 (4): 499–507.
- Шляхтина Л.М. 2016. Основы музейного дела: теория и практика. Санкт-Петербург: Изд-во «Лань». 248 с.

- Шуман А.Н. 2001. Философская логика: истоки и эволюция. Минск: Экономпресс. 368 с.
- Юренева Т.Ю. 2002. Западноевропейские естественно-научные кабинеты XVI–XVII веков. — Вопросы истории естествознания и техники, 4: 765–786.
- Юренева Т.Ю. 2003. Музей в истории мировой культуры. Москва: Русское слово. 532 с.
- Юренева Т.Ю. 2004. Музееведение. Москва: Академический Проект. 560 с.
- A matter.... 2005. A matter of life and death: Natural science collections: why keep them and why fund them? — NatSCA. 2005. A report published by the Natural Sciences Collections Association in the UK. 14 p. <http://www.spnhc.org/media/assets/AMatterOfLifeAndDeath.pdf>.
- ADBC. 2016. The National Science Foundation's Advancing Digitization of Biodiversity Collections (ADBC). <https://www.idigbio.org/content/nsf-adbc-program-information>; https://www.nsf.gov/funding/pgm_summ.jsp?pims_id=503559.
- Advanced... 2015–2016. Advanced Courses — Natural History Collections and Biodiversity. <http://ce3c.ciencias.ulisboa.pt/training/ver.php?id=17>.
- Alberch P. 1993. Museums, collections, and biodiversity inventories. — Trends in Ecology and Evolution, 8 (10): 372–375.
- Alexander E.P., Alexander M. 2008. Museums in motion. An introduction to the history and functions of museums. New York: Altamira Press. 352 p.
- Allen B., Steel M. 2001. Subtree transfer operations and their induced metrics on evolutionary trees. — Annals of Combinatorics, 5: 1–13.
- Allmon W. D. 1994. The value of natural history collections. — Curator, 37 (1): 82–89.
- Allmon W.D. 2005. The importance of museum collections in paleobiology. — Paleobiology, 31 (1): 1–5.
- American Association of Museums. 1992. Code of ethics. American Association of Museums, Washington (DC). 4 p.
- An information model for biological collections. 1992. Report of the Biological Collections Data Standards Workshop August 18–24, 1992. Association of Systematics Collections
- Anderson M. 1999. Museums of the future: the impact of technology on museums practices. — America's Museums, 128 (3): 129–162.
- Applequist W.L., Campbell L.M. (eds). 2014. DNA Banking for the 21st Century. Proceedings of the U.S. Workshop on DNA Banking. St. Louis (MO): The William L. Brown Center at the Missouri Botanical Garden. 194 p.
- Ariffin S.H.Z., Wahab R.M.A., Zamrod Z. et al. 2007. Molecular archeology of ancient bone from 400 year old shipwreck. — Asia Pacific Journal of Molecular Biology and Biotechnology, 15 (1): 27–31.
- Ariño A. 2010. Approaches to estimating the universe of natural history collections data. — Biodiversity Informatics, 7 (2): 81–92.
- Ariño A.H., Galicia D. 2005. Taxonomic-grade images. — Häuser C.L., Steiner A., Holstein J., Scoble M.J. (eds). Digital imaging of biological type specimens. A manual of best practice. Results from a study of the European Network for Biodiversity Information. Stuttgart: Staatliches Museum für Naturkunde; London: The Natural History Museum. P. 87–125.
- ASC. 2015. Association of Systematics Collections. https://en.wikipedia.org/wiki/Association_of_Systematics_Collections; http://siarchives.si.edu/collections/siris_arc_217612.
- Attwood T.K., Gisel A., Eriksson N.-E., Bongcam-Rudloff E. 2011. Concepts, historical milestones and the central place of bioinformatics in modern biology: A European perspective. — Mahdavi M.A. (ed.). Bioinformatics — trends and methodologies. In Tech — Open Access Publ. P. 1–38. <http://www.intechopen.com/books/bioinformatics-trends-and-methodologies>.
- Bada J.L., Wang X.S., Hamilton H. 1999. Preservation of key biomolecules in the fossil record: current knowledge and future challenges. — Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sci., 354: 77–86.
- Baird R. 2010. Leveraging the fullest potential of scientific collections through digitization. — Biodiversity Informatics, 7 (1): 130–136.

- Barbosa C.C. 2013. Innovation in museums through the use of ICTs. Master Programme in European Studies of Society, Science, and Technology (ESST). Oslo: University of Oslo. 105 p. https://www.duo.uio.no/bitstream/handle/10852/35928/CostaBarbosa_MasterESSTTIKsenter.pdf?sequence=1.
- Barrowclough G.F. 1985. Museum collections and molecular systematics. — Miller E.H. (ed.). *Museum collections: Their roles and future in biological collections*. Victoria: British Columbia Provincial Museum. P. 43–54.
- Bates J. 2007. Natural history museums. World centers of biodiversity knowledge now and in the future. — *The Systematist*, 29: 3–6.
- Beaman R., Macklin J., Donoghue M., Hanken J. 2007. Overcoming the digitization bottleneck in natural history collections: A summary report on a workshop held 7–9 September 2006 at Harvard University. http://www.etaxonomy.org/wiki/images/b/b3/Harvard_data_capture_wkshp_rpt_2006.pdf.
- Beaman R.S., Cellinese N. 2012. Mass digitization of scientific collections: New opportunities to transform the use of biological specimens and underwrite biodiversity science. — *ZooKeys*, 209: 7–17.
- Berendsohn W.G. (ed.). 2007. Access to biological collection data. ABCD Schema 2.06 — ratified TDWG Standard. TDWG Task Group on Access to Biological Collection Data, BGBM, Berlin. <http://www.bgbm.org/TDWG/CODATA/Schema/default.htm>.
- Berendsohn W.G., Anagnostopoulos A., Hagedorn G. 1999. A comprehensive reference model for biological collections and surveys. — *Taxon*, 48 (8): 511–562.
- Berendsohn W.G., Güntsch A. 2001. Resource identification for a Biological Collection Information Service in Europe (BioCISE). — *Boccone*, 13: 257–260.
- Berendsohn W.G., Güntsch A., Hoffmann N. et al. 2011. Biodiversity information platforms: From standards to interoperability. — Smith V., Penev L. (eds). *e-Infrastructures for data publishing in biodiversity science*. *ZooKeys*, 150: 71–87.
- Berents P., Hamer M., Chavan V. 2010. Towards demand-driven publishing: Approaches to the prioritization of digitization of natural history collection data. — *Biodiversity Informatics*, 7 (2): 113–119.
- Besterman T. 1992. Disposals from museum collections: Ethics and practicalities. — *Museum Management and Curatorship*, 11 (1): 29–44.
- Bi K., Linderoth T., Vanderpool D. et al. 2013. Unlocking the vault: Next generation museum population genomics. — *Molecular Ecology*, 22 (24): 6018–6032.
- Birnbaum D., Coulier F., Pébusque M.-J., Pontarotti P. 2000. “Paleogenomics”: Looking in the past to the future. — *Journal of Experimental Zoology*, 288 (1): 21–22.
- Biodiversity Collections ... 2008. Biodiversity Collections Index. <http://hangingtogether.org/?p=477>.
- Biodiversity Collections... 2013. Biodiversity Collections. Department of Integrative Biology. <https://integrativebio.utexas.edu/biodiversity-collections>.
- Biodiversity Collections ... 2015. Biodiversity Collections. Science @ NYBG. <http://www.nybg.org/science-new/explore/biodiversity-collections.php>.
- Biodiversity Informatics... 1999. Biodiversity Informatics — The Term. <http://www.bgbm.org/BioDivInf/TheTerm.htm>.
- Biological... 2016. Biological Collection Access Service. <http://www.biocase.org/>.
- Bisby F.A. 2000. The quiet revolution: biodiversity informatics and the internet. — *Science*, 289 (10): 2309–2312.
- Blackburn H.D., Boettche P.J. 2010. Options and legal requirements for national and regional animal genetic resource collections. — *Animal Genetic Resources*, 47: 91–100.
- Blagoderov V., Kitching I.J., Livermore L. et al. 2012. No specimen left behind: Industrial scale digitization of natural history collections. — *ZooKeys*, 209: 133–146.
- Blagoderov V., Smith V.S. 2012. No specimen left behind: Mass digitization of natural history collections. Sofia–Moscow: PenSoft. 267 p.
- Boylan P.J. 1999. Universities and museums: Past, present and future. — *Museum Management and Curatorship*, 18 (1): 43–56.
- Bradley R.D., Bradley L.C., Garner H.J., Baker R.J. 2014. Assessing the value of natural history collections and addressing issues re-

- garding long-term growth and care. — *Bio-Science*, 64 (12): 1150–1158.
- Breidbach O., Ghiselin M.T. 2007. Baroque classification: A missing chapter in the history of systematics. — *Annals of the History and Philosophy of Biology*, 11 (2006): 1–30.
- Brooks D.R., Wiley E.O. 1986. *Evolution as entropy*. Chicago: Univ. Chicago Press. 335 p.
- Broughton V. 2006. The need for a faceted classification as the basis of all methods of information retrieval. — *Aslib Proceedings: New Information Perspectives*, 58 (1/2): 49–72.
- Brown J.H., K. Gupta V. Li B.-L. et al. 2002. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sci.*, 357: 619–626.
- Butler D., Gee H., Macilwain C. 1998. Museum research comes off list of endangered species. — *Nature*, 394: 115–117.
- Cannon-Brookes P. 1996. Second World Congress on the preservation and conservation of natural history collections, 1996. — *Museum Management and Curatorship*, 15 (3): 323–325.
- Carpenter J.R. 1936. Quantitative community studies of land animals. — *Journal of Animal Ecology*, 5 (2): 231–245.
- Carter D., Walker A. 1999. *Care and conservation of natural history collections*. Oxford (UK): Butterworth-Heinemann Ltd. 288 p.
- Cato P.S. 1994. Guidelines for the care of natural history collections. — *Society for the Preservation of Natural History Collections*. <http://cool.conservation-us.org/byorg/spnhc/spnhc1.html>.
- Cato P.S., Dicus D.H., von Endt D. 2001. Conservation research: Results of a survey of the SPNHC membership. — *Priorities for natural history collections research: Results of a survey of the SPNHC membership*. Collection Forum; 15 (1–2): 1–25.
- Cato P.S., Williams S.L. 1993. Guidelines for developing policies for the management and care of natural history collections. — *Collection Forum*, 9 (2): 84–107.
- Chalmers N. 1993. Achieving strategic change: Natural history collections for the twenty-first century. — Rose C.L., Williams S.L., Gisbert L. (eds). *International Symposium and First World Congress on the preservation and conservation of natural history collections: Congress book, Vol. 3*. Madrid: Dirección General de Bellas Artes y Archivos, Ministerio de Cultura. P. 143–146.
- Chalmers N. 1994. The failure of the natural history museum: a reply to Y.Z. Erzinçioğlu. — *Journal of Natural History*, 28 (3): 739–740.
- Chapman A.D. 2005. Principles and methods of data cleaning — primary species and species-occurrence data, version 1.0. Report for the Global Biodiversity Information Facility. Copenhagen. 71 p.
- Chavan V., Krishnan S. 2003. Natural history collections: A call for national information infrastructure. — *Current Science*, 84 (1): 34–42.
- Cherry M.I. 2009. What can museum and herbarium collections tell us about climate change? — *South African Journal of Science*, 105 (1/2): 87–88.
- Choi J.H., Lee H.J, Shipunov A. 2015. All that is gold does not glitter? Age, taxonomy, and ancient plant DNA quality. — *PeerJ* 3: e1087. DOI 10.7717/peerj.1087.
- Clemann N., Rowe K.M.C., Rowe K.C. et al. 2014. Value and impacts of collecting vertebrate voucher specimens, with guidelines for ethical collection. — *Memoirs of Museum Victoria*, 72: 141–151.
- Collar N.J. 2000. Collecting and conservation: cause and effect. — *Bird Conservation International*, 10: 1–15.
- Collection... 2015. Collection of voucher specimens. Animal Research Review Panel Guideline 5. <http://www.animaethics.org.au/policies-and-guidelines/wildlife-research/voucher-specimens>.
- Collins C. (ed.). 1995. *Care and conservation of paleontological materials*. Oxford: Butterworth-Heinemann Publ. 139 p.
- Committee on Computerization and Networking. <http://cool.conservation-us.org/lex/datamodl.html>.
- Cook J.A., Edwards S.V., Lacey E. et al. 2014. Aiming up: Natural history collections as emerging resources for innovative under-

- graduate education in biology. — *BioScience*, 64 (8): 725–734.
- Costa C.M., Roberts R.P. 2014. Techniques for improving the quality and quantity of DNA extracted from herbarium specimens. — *Phytoneuron*, 48 (1): 1–8.
- Cotterill F.P.D. 1996. The socio-economic values of biodiversity collections and the challenges of measuring organismal and ecological biodiversity. Invited Keynote Address. — Second World Congress on Natural Science Collections. Cambridge, UK, 20th to 24th August 1996, Cambridge University. <https://www.researchgate.net/publication/292931602>.
- Cotterill F.P.D. 1997a. The second Alexandria tragedy, and the fundamental relationship between biological collections and scientific knowledge. — Nudds J.R., Pettitt C.W. (eds). *The value and valuation of natural science collections: Proceedings of the International Conference, Manchester, 1995*. London: The Geological Society. P. 227–241.
- Cotterill F.P.D. 1997b. The growth of the WCCR or the extinction of biosystematic resources? Beyond the Second World Congress on Natural History Collections. — *ICOM Natural History Collections Newsletter*, 11: 7–11.
- Cotterill F.P.D. 2002. The future of natural science collections into the 21st Century. — *Conferencia De Clausura. Actas Del I Simposio Sobre El Patrimonio Natural En Las Colecciones Públicas En Espaca*. Vitoria. P. 237–282.
- Colwell R.R. (ed.). 1976. *The role of culture collections in the era of molecular biology*. Washington (DC). American Society for Microbiology. 76 p.
- Cromey D.W. 2010. *Digital imaging: Ethics*. Southwest Environmental Health Sciences Center, University of Arizona, Tucson, Arizona. http://www.columbia.edu/cu/compliance/pdfs/Digital_Imaging_Ethics.pdf.
- Cromey D.W. 2012. Digital images are data: And should be treated as such. — *Methods in Molecular Biology*, 931: 1–27.
- Culley T.M. 2013. Why vouchers matter in botanical research. — *Applications in Plant Sciences*, 1 (11): 1–5.
- Dalton R. 2003. Natural history collections in crisis as funding is slashed. — *Nature*, 423: 575.
- Danks H.V. 1991. Museum collections: Fundamental values and modern problems. — *Collection Forum*, 7 (2): 95–111.
- Davis G.M. 1996. Collections of biological specimens essential for science and society. — *Association of Systematic Collections Newsletter*, 24: 77–78, 88–90.
- Developing... 2012. *Developing a collections management policy*. Alliance reference guide. American Alliance of Museums. 12 p. <http://www.aam-us.org/docs/default-source/continuum/developing-a-cmp-final.pdf?sfvrsn=4>.
- Digitisation... 2008. *Digitisation of natural history collections data*. GBIF training manual 1. Copenhagen: Global Biodiversity Information Facility. 518 p.
- Digitisation... 2012. *Digitisation: A strategic approach for natural history collections*. CSIRO. <http://www.ala.org.au/wp-content/uploads/2011/10/Digitisation-guide-120223.pdf>.
- Donegan T.M. 2008. New species and subspecies descriptions do not and should not always require a dead type specimen. — *Zootaxa*, 1761: 37–48.
- Doughty R.S. 1993. Collections assessments and long-range planning. — *International Symposium and First World Congress on the Preservation and Conservation of Natural History Collections*, Vol. 3. Madrid: Dirección General de Bellas Artes y Archivos, Ministerio de Cultura. P. 275–288.
- Drew J. 2011. The role of natural history institutions and bioinformatics in conservation biology. — *Conservation Biology*, 25 (6): 1250–1252.
- Dubois A., Nemésio A. 2007. Does nomenclatural availability of nomina of new species or subspecies require the deposition of vouchers in collections? — *Zootaxa*, 1409: 1–22.
- Duckworth W.D., Genoways H.H., Rose C.L. 1993. *Preserving natural science collections: chronicle of our environmental heritage*. Washington (DC): National Institute for the Conservation of Cultural Property. 140 p.

- Eglington G., Curry G.B. (eds). 1991. Molecules through time: Fossil molecules and biochemical systematics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sci.*, 333. 119 p.
- Ekosaari M., Jantunen S., Paaskoski L. 2015. A checklist for museum collections management policy. *Museum 2015 Project and National Board of Antiquities*. 26 p. <http://www.nba.fi/fi/File/2404/museum-collections-management-policy.pdf>.
- Eldredge N. 1992. Where the twain meet: causal intersections between the genealogical and ecological realms. — Eldredge N. (ed.). *Systematics, ecology and the biodiversity crisis*. New York: Columbia Univ. Press. P. 1–14.
- Ellis R. 2008. Rethinking the value of biological specimens: Laboratories, museums and the Barcoding of Life Initiative. — *Museum and Society*, 6 (2): 172–191.
- Erwin D.H. 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context. — *Palaeontology*, 50 (1): 57–73.
- EU BON. 2012. EU BON — Building the European Biodiversity Observation Network. http://www.eubon.eu/show/project_2731/.
- Faith D.P. 2003. Biodiversity. — Zalta E.N. (ed.). *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2003 edition). <http://plato.stanford.edu/archives/sum2003/entries/biodiversity/>.
- Federhen S. 2015. Type material in the NCBI Taxonomy Database. — *Nucleic Acids Research*, 43 (Database issue): D1086–D1098.
- Flemons P., Berents P. 2012. Image based digitisation of entomology collections: Leveraging volunteers to increase digitization capacity. — *ZooKeys*, 209: 203–217.
- Foote M. 1997. The evolution of morphological diversity. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 28. P. 129–152
- Fowler C. 2008. The Global Crop Diversity Trust: securing the future of agriculture. 28 p. https://blogs.worldbank.org/files/climatechange/The%20Svalbard%20Seed%20Vault_Global%20Crop%20Diversity%20Trust%202008.pdf.
- Franz N.M., Thau D. 2010. Biological taxonomy and ontology development: Scope and limitations. — *Biodiversity Informatics*, 7 (1): 45–66.
- Feeley K.J., Silman M.R. 2011. Keep collecting: Accurate species distribution modeling requires more collections than previously thought. — *Diversity and Distributions*, 17: 1132–1140.
- Funk V. 2004. 100 uses for an herbarium. The Yale University Herbarium. 4 p. <http://www.peabody.yale.edu>.
- Funk V. 2014. The erosion of collections-based science: Alarming trend or coincidence? — *Plant Press*, 17 (4): 1–4.
- Funk V.A., Hoch P.C., Prather L.A., Wagner W.L. 2005. The importance of vouchers. — *Taxon*, 54 (1): 127–129.
- GBIF. 2008. GBIF training manual 1: Digitation of natural history collections. Global Biodiversity Information Facility. Copenhagen: Global Biodiversity Information Facility. <http://www.gbif.org/resource/80630>.
- GBIF. 2016. Global Biodiversity Information Facility. <http://www.gbif.org/>.
- GBRCN. 2012. Global Biological Resource Centre Network. <http://www.gbrcn.org/>.
- Global... 2013. The Global Registry of Biodiversity Repositories (GRBio). <http://grbio.org/>.
- Global... 2016. Global Biobank Directory, Tissue Banks and Biorepositories. <http://specimencentral.com/biobank-directory/>.
- Golenberg E., Brown T.A., Bada J.L. et al. 1991. Amplification and analysis of Miocene plant fossil DNA [and discussion]. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sci.*, 333: 419–427.
- Goris J., Konstantinidis T.K., Klappenbach J.A. et al. 2007. DNA–DNA hybridization values and their relationship to whole-genome sequence similarities. — *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57 (1): 81–91.
- Graham C.H., Ferrier S., Huettman F. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. — *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (9): 497–503.
- Green R.E., Scharlemann J.P.W. 2003. Egg and skin collections as a resource for long-term

- ecological studies. — *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 123A: 165–176.
- Gropp R.E. 2013. Are university natural science collections going extinct? — *BioScience*, 53 (6): 550.
- Guralnick R., Hill A. 2009. Biodiversity informatics: automated approaches for documenting global biodiversity patterns and processes. — *Bioinformatics*, 25 (4): 421–428.
- Guschanski K., Krause J., Sawyer S. 2013. Next-generation museomics disentangles one of the largest primate radiations. — *Systematic Biology*, 62 (4): 539–554.
- Hardisty A., Roberts D. 2013. A decadal view of biodiversity informatics: challenges and priorities. — *BMC Ecology*, 13: 16. <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/13/16>.
- Harrison P. 2006. The Bible and the emergence of modern science. — *Science & Christian Belief*, 18 (1): 115–132. http://epub.lications.bond.edu.au/hss_pubs/68/.
- Hassapakis C. 2009. The Frozen Ark Project: the role of zoos and aquariums in preserving the genetic material of threatened animals. — *Issue International Zoo Yearbook*, 43 (1): 222–230.
- Haston E., Cubey R., Harri D.J. 2012. Data concepts and their relevance for data capture in large scale digitisation of biological collections. — *International Journal of Humanities and Arts Computing*, 6 (1–2): 111–119.
- Haston E., Cubey R., Pullan M. et al. 2012. Developing integrated workflows for the digitization of herbarium specimens using a modular and scalable approach. — *ZooKeys*, 209: 93–102.
- Häuser C.L., Steiner A., Holstein J., Scoble M.J. (eds). 2005. *Digital imaging of biological type specimens. A manual of best practice. Results from a study of the European Network for Biodiversity Information*. Stuttgart: Staatliches Museum für Naturkunde; London: The Natural History Museum. 309 p.
- Heidorn P.B. 2011. Biodiversity informatics. — *Bulletin of the American Society for Information Science and Technology*, 37 (6): 38–44.
- Heintzman P.D., Soares A.E.R., Chang D., Shapiro B. 2015. Paleogenomics. — *Reviews in Cell Biology and Molecular Medicine*, 1: 243–267.
- Herholdt E.M. (ed.). 1990. *Natural history collections: Their management and value*. Pretoria: Transvaal Museum. 172 p.
- Herrmann R.G., Hummel S. (eds). 1994. *Ancient DNA: Recovery and analysis of genetic material from paleontological, archeological, museum, medical and forensic specimens*. New York: Springer Verlag. 262 p.
- Hey T., Tansley S., Tolle K. (eds). 2009. *The fourth paradigm: Data-intensive scientific discovery*. Redmond (WA): Microsoft Research. 251 p.
- Hoagland K.E. 1994. Risks and opportunities for natural history collections: Moving toward a unified policy. — *Curator*, 37 (2): 129–132.
- Hoagland K.E. (ed.) 1994. *Guidelines for institutional policies and planning in natural history collections*. Washington (DC): Association of Systematics Collections. 120 p.
- Hogeweg P. 2011. The roots of bioinformatics in theoretical biology. — *PLoS Computational Biology*, 7 (3): e1002021.
- Hoeksema B.W., van der Land J., Svan der Meij, E.T. et al. 2011. Unforeseen importance of historical collections as baselines to determine biotic change of coral reefs: the Saba Bank case. — *Marine Ecology*, 32 (1): 135–141.
- Hohn T.C. 2007. *Curatorial practice for botanical gardens*. Lanham (MD): AltaMira Press. 227 p.
- Holetschek J., Droege G., Güntsch A., Berendsohn W.G. 2012. The ABCD of rich data access to natural history collections. — *Plant Biosystems*, 146 (4): 771–779.
- Hooper-Greenhill E. 1992. *Museums and the shaping of knowledge*. London: Routledge. 183 p.
- Hull D.L. 1988. *Science as a process*. Chicago: Univ. Chicago Press. 586 p.
- Hammond E. 2015. Amid controversy and irony, Costa Rica's INBio surrenders biodiversity collections and lands to the State. — *TWN Third World Network*. <http://www.twn.my/title2/biotk/2015/btk150401.htm>.
- Hutchins M., Willis K., Wiese R.J. 1995. Strategic collection planning: Theory and practice. — *Zoo Biology*, 14 (1): 5–25.
- Hyam R. 2012. NA3 Task 2.3 — *Metadata on European Collections*. Report and Forward

- Plan. http://www.hyam.net/blog/wp-content/uploads/2011/06/report_02.pdf.
- ICOM... 2013. ICOM Code of Ethics for Natural History Museums. http://icom.museum/uploads/media/nathcode_ethics_en.pdf.
- ICOM. 2016. International Council of Museums — ICOM. <http://icom.museum/the-organisation/>; <http://icom-russia.com/>.
- Impey O., Macgregor A. (eds.). 2001. The origins of museums: The cabinet of curiosities in sixteenth- and seventeenth-century Europe, 2nd ed. London: House of Stratus. 431 p.
- Jackson J.A., Laikre L., Baker C.S. et al. 2012. Guidelines for collecting and maintaining archives for genetic monitoring. — *Conservation Genetics Resources*, 4 (2): 527–536.
- Jeram A.J. 1997. Criteria for establishing the scientific value of natural science collections. — Nudds J.R., Pettitt C.W. (eds). The value and valuation of natural science collections: Proceedings of the International Conference, Manchester, 1995. London: The Geological Society. P. 61–67.
- Jonas J.A., Zhou X., Misof B. 2013. The importance of biobanking in molecular taxonomy, with proposed definitions for vouchers in a molecular context. — *ZooKeys*, 365: 67–70.
- Jones M.B., Schildhauer M.P., Reichman O.J., Bowers S. 2006. The new bioinformatics: Integrating ecological data from the gene to the biosphere. — *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37: 519–544.
- Just J., Kristensen R.M., Olesen J. 2014. *Dendrogramma*, new genus, with two new non-bilaterian species from the marine bathyal of southeastern Australia (Animalia, Metazoa incertae sedis) — with similarities to some medusoids from the Precambrian Ediacara. — *PLoS ONE*, 9 (9): e102976.
- Kageyama M., Monk R.R., Bradley R.D. et al. 2007. The changing significance and definition of the biological voucher. — Williams S.L., Hawks C.A. (eds). *Museum studies. Perspectives and Innovations*. Washington (DC): Society for the Preservation of Natural History Collections. P. 257–264.
- Kageyama M. 2003. Re-evaluation of museum voucher specimens in the modern biological research. Abstr. thesis in museum science. Lubbock (TX): Texas Tech University. 50 p. <https://repositories.tdl.org/ttu-ir/bitstream/handle/2346/10835/31295019165942.pdf?sequence=1&isAllowed=y>.
- Kakaliouras A.M. 2014. When remains are “lost”: Thoughts on collections, repatriation, and research in american physical anthropology. — *Curator*, 57 (2): 213–223.
- Keen S. 2008. Collections for people. Museums’ stored collections as a public resource. London: Institute of Archaeology. 84 p.
- Knapp M., Hofreiter M. 2010. Next generation sequencing of ancient DNA: Requirements, strategies and perspectives. — *Genes (Basel)*, 1 (2): 227–243.
- Kress W.J., Miller S.E., Krupnick G.A., Lovejoy T.E. 2001. Museum collections and conservation efforts. — *Science*, 291: 828–829.
- Krishtalka L., Humphrey P.H. 2000. Can natural history museums capture the future? — *BioScience*, 50 (7): 611–617.
- Lane M.A. 1996. Roles of natural history collections. — *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 83 (4): 536–545.
- Lane M.A., Edwards J.L. 2007. The Global Biodiversity Information Facility. — Curry G.B., Humphries C.J. (eds). *Biodiversity databases: Techniques, politics, and applications*. The Systematics Association Special Volume Series, 73. Boca Raton (FL): CRC Press. P. 1–4.
- Lapp H., Morris R.A., Catapano T. et al. 2011. Organizing our knowledge of biodiversity. — *Bulletin of the American Society for Information Science and Technology*, 37 (4): 38–42.
- Latham K.F., Simmons J.E. 2014. *Foundations of museum studies: Evolving systems of knowledge*. Santa Barbara (CA): Libraries Unlimited. 152 p.
- Laubitz D.R., Shih C.T., Sutherland I. 1983. Why should a museum maintain a large collection? — Faber D.J. (ed.). *Proceedings of 1981 Workshop on Care and Maintenance of Natural History Collections*. *Syllogeus*, 44 (2): 169–171.
- Leadley P., Pereira H.M., Alkemade R. et al. 2010. Biodiversity scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. Technical

- Series no. 50. Montreal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity. 132 p.
- Lee W.L., Bell B.M., Sutton J.F. 2007. Characterization of voucher specimens. — Knell S.J. (ed.). *Museums in a material world*. Abingdon: Routledge. 46–50.
- Lister A.M., Brooks S.J., Fenberg P.B. et al. 2011. Natural history collections as sources of long-term datasets. — *Trends in Ecology and Evolution*, 26 (4): 153–154.
- Loftin R.W. 1992. Scientific collecting. — *Environmental Ethics*, 14 (3): 253–264.
- Lourenço M. 2003. Contributions to the history of university museums and collections in Europe. — *Museologia*, 3 (1–2): 17–26.
- Macdonald S. 2011. *A companion to museum studies*. Malden (MA): Wiley-Blackwell. 487 p.
- MacLaurin J., Sterelny K. 2008. *What is biodiversity*. Chicago: Univ. Chicago Press. 217 p.
- MacLean B.S., Bell K.C., Dunnum J.L. et al. 2016. Natural history collection-based research: Progress, promise, and best practices. — *Journal of Mammalogy*, 97 (1): 287–297.
- Malik K.A., Claus D. 1987. Bacterial culture collections: Their importance to biotechnology and microbiology. — *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews*, 5 (1): 137–198.
- Malone M.E. 2010. *Increasing the use and value of collections: Finding DNA*. A Thesis... Degree of Master of Arts. Waco (TX): Baylor University. 104 p.
- Mandrioli M. 2008. Insect collections and DNA analyses: How to manage collections? — *Museum Management and Curatorship*, 23 (2): 193–199.
- Manning R.B. 1969. Automation in museum collections. — *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 82: 671–686.
- Mares M.A. 1993. Natural history museums: Bridging the past and the future. — Rose C.L., Williams S.L., Gisbert L. (eds). *International Symposium and First World Congress on the preservation and conservation of natural history collections: Congress book, Vol. 3*. Madrid: Dirección General de Bellas Artes y Archivos, Ministerio de Cultura. P. 367–404.
- Martin G. 2006. The impact of frozen tissue and molecular collections on natural history museum collections. — *NatSCA News*, 10: 31–47.
- Matsunaga A., Thompson A., Figueiredo R.J. 2013. A computational- and storage-cloud for integration of biodiversity collections. — *eScience*. 2013 IEEE 9th International Conference on e-Science. Beijing. P. 78–87. DOI 10.1109/eScience.2013.48.
- Mayr E. 1982. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge (MA): Belknap Press. 974 p.
- Mayr E., Goodwin R. 1956. *Biological materials. Part 1. Preserved materials and museum collections*. Biology Council Division of Biology and Agriculture Publication 399. Washington (DC): National Academy of Sciences. 20 p.
- McClain C.R., Johnson N.A., Rex M.A. 2004. Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages. — *Evolution*, 58 (2): 338–348.
- Mehrhoff L.J. 1997. Museums, research collections, and the biodiversity challenge. — Reaka-Kudia M.L., Wilson D., Wilson E.O. (eds). *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources*. Washington (D.C.): Joseph Henry Press. P. 447–466.
- Metsger D.A., Byers S. 1999. *Managing the modern herbarium*. Washington (DC): Society for the Preservation of Natural History Collections. 384 p.
- Michalski S. 1992. *Standards in the museum care of biological collections*. London: Museums & Galleries Commission. 55 pp.
- Miller E.H. (ed.). 1985. *Museum collections: Their roles and future in biological research*. Victoria: British Columbia Provincial Museum. 222 p.
- Miller E.H. 1993. Biodiversity research in museums: A return to basics. — Fenger M.A., Miller E.H. et al. (eds). *Our living legacy: Proceedings of a Symposium on Biological Diversity*. Victoria: Royal British Columbian Museum. P. 141–173.

- Minteer B.A., Collins J.P., Love K.E., Puschendorf R. 2014. Avoiding (re)extinction. — *Science*, 344: 260–261.
- Monk R.R., Baker R.J. 2001. e-Vouchers and the use of digital imaginary in natural history collections. — *Museology*, 10: 1–8.
- Mononen T., Tegelberg R., Sääskilähti M. et al. 2014. DigiWeb – a workflow environment for quality assurance of transcription in digitization of natural history collections. — *Biodiversity Informatics*, 9 (1): 18–29.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., et al. 2011. How many species are there on earth and in the ocean? — *PLoS Biol*, 9 (8): e1001127.
- Morphobank. 2012. Morphobank – Homology of Phenotypes over The Web. <http://www.morphobank.org/index.php/Home/Index>.
- Mulligan C.J. 2005. Isolation and analysis of DNA from archaeological, clinical, and natural history specimens. — *Methods in Enzymology*, 395. *Molecular Evolution, Producing the Biochemical Data, Part B*: 87–103.
- Murphey P.C., Guralnick R.P., Glaubitz R. 2004. Georeferencing of museum collections: A review of problems and automated tools, and the methodology developed by the Mountain and Plains Spatio-Temporal Database-Informatics Initiative (Mapstedi). — *PhyloInformatics*, 3: 1–29.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G. et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. — *Nature*, 403: 853–858.
- NA3... 2013. NA3 Task 2.3 – Metadata on European Collections – Report and Forward Plan. http://www.hyam.net/blog/wp-content/uploads/2011/06/report_02.pdf.
- Nachman M.W. 2013. Genomics and museum specimens. — *Molecular Ecology*, 22 (24): 5966–5968.
- NatSCA. 2016. Natural Sciences Collections Association – NatSCA. <http://www.natsca.org/>.
- Network. 2010. A strategic plan for establishing a Network Integrated Biocollections Alliance. https://digbiocol.files.wordpress.com/2010/08/niba_brochure.pdf.
- Nichols C.A. 2014. Lost in museums: The ethical dimensions of historical practices of anthropological specimen exchange. — *Curator*, 57 (2): 226–236.
- Nicholson T.D. 1991. Preserving the Earth's biological diversity: The role of museums. — *Curator*, 34 (2): 85–108.
- NMNH. 2016. NMNH Biorepository. <http://naturalhistory.si.edu/rc/biorepository/>.
- Norton D.A., Lord J.M., Given D.R., De Lange P.J. 1994. Over-collecting: An overlooked factor in the decline of plant taxa. — *Taxon*, 43 (2): 181–185.
- NSC. 2004. Natural Science Collections Alliance (NSC). <http://www.gulfbase.org/organization/view.php?oid=nsc>.
- Nudds J.R., Pettitt C.W. (eds). 1997. The value and valuation of natural science collections: Proceedings of the International Conference, Manchester, 1995. London: The Geological Society. 276 p.
- Olfia H., Ritchie M.E. 2002. Fragmented nature: consequences for biodiversity. — *Landscape and Urban Planning*, 58 (1): 83–92.
- Pääbo S. 1989. Ancient DNA: extraction, characterization, molecular cloning, and enzymatic amplification. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 86 (6): 1939–1943.
- Page R.D.M. 2005. Phyloinformatics: Towards a phylogenetic database. — Zaki M.J. et al. (eds). *Data mining in bioinformatics, advanced information and knowledge processing*. Berlin: Schpringer Verlag. P. 219–241.
- Paine C. (ed.). 1992. Standards in the museum care of biological collections. London: Museums & Galleries Commission. 5 p.
- Paknia O., Rajaei H.S., Koch A. 2015. Lack of well-maintained natural history collections and taxonomists in megadiverse developing countries hampers global biodiversity exploration. — *Organisms Diversity and Evolution*. 11 p. http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/pdf/paknia_et_al_2015_biodiversity.pdf.
- Palacios F., Martínez C., Thomas B. et al. (eds). 1993. International Symposium and First World Congress on the preservation and conservation of natural history collections: Congress book, Madrid, Spain, 10–15 May 1992. Madrid: Dirección General de Bellas

- Artes y Archivos, Ministerio de Cultura. 328 p.
- Palero F., Hall S., Clark P.F. et al. 2010. DNA extraction from formalin-fixed tissue: New light from the deep sea. — *Scientia Marina*, 74 (3): 465–470.
- Parrl C.S., Guralnick R., Cellinese N., Page R.D.M. 2012. Evolutionary informatics: unifying knowledge about the diversity of life. — *Trends in Ecology and Evolution*, 27 (2): 94–103.
- Patterson B.D. 2002. On the continuing need for scientific collecting of mammals. — *Journal of Neotropical Mammalogy*, 9 (2): 253–262.
- Pavlinov I.Ja. 1996. Global biodiversity and museum collections: Problem of adequacy. — *Abstr. International Senckenberg Conference "Global Biodiversity Research in Europe"*. Frankfurt am Main. Rose: Senckenberg Museum. P. 59–60.
- Pavlinov I.Ya. 2007. On the structure of biodiversity: Some metaphysical essays. — Schwartz J. (ed.). *Focus on Biodiversity Research*. New York: Nova Sci. Publ. P. 101–114.
- Pavlinov I.Ya. 2011. Morphological disparity: An attempt to widen and to formalize the concept. — I.Ya. Pavlinov (ed.). *Research In Biodiversity: Models And Applications*. InTech – Open Access Publ. P. 341–364. <http://www.intechopen.com/articles/show/title/morphological-disparity-an-attempt-to-widen-and-to-formalize-the-concept>.
- Payne R.B., Sorenson M.D. 2003. Museum collections as sources of genetic data. — *Bonner zoologische Beiträge*, 51 (3/4): 97–104.
- Pearce D., Moran D. 1997. *The economic value of biodiversity*. London: Earthscan Publ. Ltd. 171 p.
- Peterson A.T., Knapp S., Guralnick R. et al. 2010. The big questions for biodiversity informatics. — *Systematics and Biodiversity*, 8 (2): 159–168.
- Peterson A.T., Navarro-Sigüenza A.G., Benítez-Díaz H. 1998. The need for continued scientific collecting: A geographic analysis of Mexican bird specimens. — *Ibis*, 140 (2): 288–294.
- Pettitt C.W. 1989. Uses of biological specimens: a survey. — *Biology Curators Group Newsletter*, 5 (1): 1–2.
- Pettitt C.W. 1997. The cultural impact of natural science collections. — Nudds J.R., Pettitt C.W. (eds). *The value and valuation of natural science collections: Proceedings of the International Conference, Manchester, 1995*. London: The Geological Society. P. 94–103.
- Pinto C. M. Baxter B.D. Hanson J.D. et al. 2010. Using museum collections to detect pathogens. — *Emerging Infectious Diseases*, 16 (2): 356–357.
- Pleijel F., Jondelius U., Norlinder E., Thollesson M. 2008. Phylogenies without roots? A plea for the use of vouchers in molecular studies. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48 (1): 369–371.
- Poinar H.N., Schwarz C., Qi J. et al. 2006. Metagenomics to paleogenomics: Large-scale sequencing of mammoth DNA. — *Science*, 311 (5759): 392–394.
- Ponder W.F., Carter G.A., Flemons P., Chapman R.R. 2001. Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. — *Conservation Biology*, 15 (3): 648–657.
- Prendini L., Hanner R., DeSalle R. 2002. Obtaining, storing and archiving specimens and tissue samples for use in molecular studies. — DeSalle R., Giribet G., Wheeler W. (eds). *Techniques in molecular systematics and evolution*. Basel: Schpringer Verlag. P. 176–248.
- Pressey R.L., Humphries C.J., Margules C.R. et al. 1993. Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. — 8 (4): 124–128.
- Price J.C., Fitzgerald G.R. 1996. Categories of specimens: A collection management tool. — *Collection Forum*, 12 (1): 8–13.
- Puillandre N., Bouchet P., Boisselier-Dubayle M.-C. et al. 2012. New taxonomy and old collections: integrating DNA barcoding into the collection curation process. — *Molecular Ecology Resources*, 12 (3): 396–402.
- Pyke G.H., Ehrlich P.R. 2010. Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. — *Biological Review of*

- Cambridge Philosophical Society, 85 (2): 247–266.
- REMI. 2008. The World Information Network on Biodiversity – REMIB. http://www.conabio.gob.mx/remib_ingles/doctos/remib_ing.html.
- Remsen J.V. 1995. The importance of continued collecting of bird specimens in ornithology and bird conservation. — *Bird Conservation International*, 5 (2–3): 177–212.
- Remsen J.V. 1997. Museum specimens: science, conservation and morality. — *Bird Conservation International*, 7 (4): 363–366.
- Research... 2016. Behind the Scenes: NMNH Research and Collections. <http://naturalhistory.si.edu/rc/>.
- Rocha L.A., Aleixo A., Allen G. 2014. Specimen collection: An essential tool. — *Science*, 344: 814–815.
- Rocque D.A., Winker K. 2005. Use of bird collections in contaminant and stable-isotope studies. — *Auk*, 122 (3): 990–994.
- Rogers D.L., Qualset C.O., Mcguire P.E. 2009. The silent biodiversity crisis: Loss of genetic resource collections. — Amato G. et al. (eds). *Conservation genetics in the age of genomics*. New York: Columbia Univ. Press. P. 141–159.
- Rohland N., Siedel H., Hofreiter M. 2004. Non-destructive DNA extraction method for mitochondrial DNA analyses of museum specimens. — *BioTechniques*, 36 (5): 814–821.
- Rose C.L., Hawks C.A., Genoways H.H. (eds). 1995. *Storage of natural history collections, Vol. 2: A preventive conservation approach*. Iowa: Society for the Preservation of Natural History Collections. 448 p.
- Rose C.L., de la Torre A.R. (eds.) 1992. *Storage of natural history collections, Vol. 2: Ideas and practical solutions*. Pittsburgh: Society for the Preservation of Natural History Collections. 346 p.
- Rowe K.C., Singhal S., Macmanes M.D. et al. 2011. Museum genomics: Low cost and high-accuracy genetic data from historical specimens. — *Molecular Ecology Resources*, 11 (6): 1082–1092.
- Rowley D.L., Coddington J.A., Gates M.W. 2007. Vouchering DNA-barcoded specimens: test of a nondestructive extraction protocol for terrestrial arthropods. — *Molecular Ecology Notes*, 7 (6): 915–924.
- Sarkar S. 2002. Defining “biodiversity”; assessing biodiversity. — *The Monist*, 85 (1): 131–155.
- Särkinen T., Staats M., Richardson J.E. et al. 2012. How to open the treasure chest? Optimising DNA extraction from herbarium specimens. — *PLoS ONE* 7 (8): e43808.
- Scheitzer M.H. 2003. The future of molecular paleontology. — *Palaeontologia Electronica*, 5 (2): 1–11.
- Schweitzer M.H. 2004. Molecular paleontology: Some current advances and problems. — *Annales de Paléontologie*, 90 (2): 81–102.
- Schilthuizen M., Vairappan C.S., Slade E.M. et al. 2015. Specimens as primary data: Museums and ‘open science’. — *Trends in Ecology and Evolution*, 30 (5): 237–238.
- Scoble M.J. 2010. Natural history collections digitization: rationale and value. — *Biodiversity Informatics*, 7 (1): 77–80.
- Scoble M.J., Berendsohn W.G. 2007. Networking biological collections databases: Building a European infrastructure. — Curry G.B., Humphries C.J. (eds). *Biodiversity databases: Techniques, politics, and applications. The Systematics Association Special Volume Series 73*. Boca Raton (FL): CRC Press. P. 23–36.
- Shaffer H.B., Fisher R.N., Davidson C. 1998. The role of natural history collections in documenting species decline. — *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (1): 27–30.
- Shetler S.G. 1995. Association of Systematic Collections strategic plane: Diverse institutions, common goals. — *Association of Systematic Collections Newsletter*, 23: 49–51.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1984. The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA–DNA hybridization. — *Journal of Molecular Evolution*, 20 (1): 2–15.
- Simmons J.E., Muñoz-Saba Y. 2003. The theoretical bases of collections management. — *Collection Forum*, 18 (1–2): 38–49.
- Slaughter M. 1982. *Universal languages and scientific taxonomy in the seventeenth century*. Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press. 288 p.

- Smith D. 1997. Microbial genetic resources: Their use and organization. — Nudds J.R., Pettitt C.W. (eds). The value and valuation of natural science collections: Proceedings of the International Conference, Manchester, 1995. London: The Geological Society. P. 38–48.
- Smith V.S., Blagoderov V. 2012. Bringing collections out of the dark. — *ZooKeys*, 209: 1–6.
- Soberón J, Peterson A.T. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Biological Sci.*, 359: 689–698.
- SpeciesLink. 2016. SpeciesLink — Distributed Information Network for Biological Collections. <http://smlink.cria.org.br/index? &setlang=Zen&setlang=en>.
- Speers L. 2005. E-types – a new resource for taxonomic research. — Häuser C.L., Steiner A., Holstein J., Scoble M.J. (eds). 2005. Digital imaging of biological type specimens. A manual of best practice. Results from a study of the European Network for Biodiversity Information. Stuttgart: Staatliches Museum für Naturkunde; London: The Natural History Museum. P. 13–18.
- Spellerberg I. 2005. Monitoring ecological change, 2d ed. Cambridge (MA): Cambridge Univ. Press. 411 p.
- SPNHC. 2010. The Society for the Preservation of Natural History Collections (SPNHC). <http://www.spnhc.org/>.
- Stackebrandt E. 2010. Diversification and focusing: strategies of microbial culture collections. — *Trends in Microbiology*, 18 (7): 283–287.
- Stoitsis G., Tsilimparis X. 2012. Biodiversity digital collections. Challenges for educational use. The approach of Natural Europe Project. <http://open-up.eu/sites/open-up.eu/files/10.Biodiversity%20Digital%20Collections%20Challenges%20for%20Educational%20Use.pdf>.
- Strasser B.J. 2008. GenBank — natural history in the 21st century? — *Science*, 322: 537–538.
- Stuart B.L., Fritz U. 2008. Historical DNA from museum type specimens clarifies diversity of Asian leaf turtles (*Cyclemys*). — *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 (1): 131–141.
- Suarez A.V., Tsutsui N.D. 2004. The value of museum collections for research and society. — *BioScience*, 54 (1): 66–74.
- Sullivan T.J., Abraham M., Griffin D.J.G. 2000. NAGPM: effective repatriation programs and cultural change in museums. — *Curator*, 43 (3): 231–260.
- Tang E.P.Y. 2006. Path to effective recovering of DNA from formalin-fixed biological samples in natural history collections. Washington (DC): The National Academies Press. 41 p.
- Tann J., Flemons P. 2008. Data capture of specimen labels using volunteers. — Australian Museum. 17 p. <http://australianmuseum.net.au/document/data-capture-of-specimen-labels-using-volunteers>.
- Tegelberg R., Haapala J., Mononen T. 2012. The development of a digitising service centre for natural history collections. — *ZooKeys*, 209: 75–86.
- Tegelberg R., Mononen T., Saarenmaa H. 2014. High-performance digitization of natural history collections: Automated imaging lines for herbarium and insect specimens. — *Taxon*, 63 (6): 1307–1313.
- Thomas R.H. 1994. Molecules, museums and vouchers. — *Trends in Ecology and Evolution*, 9 (11): 413–414.
- Thompson D.R., Furness R.W., Walsh P.M. 1992. Historical changes in mercury concentrations in the marine ecosystem of the north and north-east Atlantic Ocean as indicated by sea bird feathers. — *Journal Applied Ecology*, 29 (1): 79–84.
- Thomson K.S. 2005. Natural history museum collections in the 21st Century. — *Actionbioscience*. N. p. <http://www.actionbioscience.org/evolution/thomson.html>.
- Tin M.M.-Y., Economo E.P., Mikheyev A.S. 2014. Sequencing degraded DNA from non-destructively sampled museum specimens for RAD-tagging and low-coverage shotgun phylogenetics. — *PLoS ONE*, 9 (5): e96793.
- Turner T.R. 2014. Large scale collections of biological material and ethical first principles. — *Curator*, 57 (2): 259–267.
- Turney S., Cameron E.R., Cloutier C.A., Budde C.M. 2015. Non-repeatable science: as-

- sessing the frequency of voucher specimen deposition reveals that most arthropod research cannot be verified. — *PeerJ* 3:e1168; DOI 10.7717/peerj.1168.
- Tyndale-Biscoe H. (ed). 1992. Australia's biota and the national interest: The role of biological collections. *Australian biologist*, 5 (1). Darlinghurst (N.S.W.): Australian Institute of Biology. 106 p.
- Verna M. 2011. Museums and the repatriation of indigenous human remains. — Responsibility, Fraternity, and sustainability in law. A symposium in honour of Charles D. Gonthier. Montréal: Canadian Institute for the Administration of Justice. 17 p. <http://cisdl.org/gonthier/public/pdfs/papers/Conf%20Charles%20D%20Gonthier%20-%20Mara%20Verna.pdf>.
- Vollmar A., Macklin J.A., Ford L.S. 2010. Natural history specimen digitization: challenges and concerns. — *Biodiversity Informatics*, 7 (1): 93–112.
- Walls R.L., Deck J., Guralnick R. et al. 2014. Semantics in support of biodiversity knowledge discovery: An introduction to the biological collections ontology and related ontologies. — *PLoS ONE*, 9 (3): e89606.
- Ward D.F. 2012. More than just records: Analysing natural history collections for biodiversity planning. — *PLoS ONE*, 7 (11): e50346.
- WFCC. 2016. World Federation for Culture Collections. <http://www.wfcc.info/>.
- Wheeler T.A. 2003. The role of voucher specimens in validating faunistic and ecological research. A brief prepared by the Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods) Document series no. 9. http://www.academia.edu/4913100/The_Role_of_Voucher_Specimens_in_Validating_Faunistic_and_Ecological_Research.
- Wieczorek J., Bloom D., Guralnick R. et al. 2012. Darwin Core: An evolving community-developed biodiversity data standard. — *PLoS ONE*, 7 (1): e29715.
- Williams S.L. 1999. Destructive preservation: A review of the effect of standard preservation practices on the future use of natural history collections. — *Acta Universitatis Gothoburgensis*. 206 p.
- Williams S.L., Hawks C.A. (eds). 2007. Museum studies. Perspectives and innovations. Washington (DC): Society for the Preservation of Natural History Collections. 281 p.
- Wilson E.O. (ed.). 1988. Biodiversity. Washington (DC): National Academy Press. 538 p.
- Winker K. 1996. The crumbling infrastructure of biodiversity: The avian example. — *Conservation Biology*, 10 (3): 703–707.
- Winker K. 2004. Natural history museums in a postbiodiversity era. — *BioScience*, 54 (5): 455–459.
- Winker K. 2005. Bird collections: Development and use of a scientific resource. — *The Auk*, 122 (3): 966–971.
- Winker K., Reed J.M., Escalante P. et al. 2010. The importance, effects, and ethics of bird collecting. — *The Auk*, 127 (3): 690–695.
- Winston J.E. 2007. Archives of a small planet: The significance of museum collections and museum based research in invertebrate taxonomy. — Zhang Z.-Q., Shear W.A. (eds). Linnaeus tercentenary: Progress in invertebrate taxonomy. *Zootaxa*, 1668: 47–54.
- Wisely S.M., Maldonado J.E., Fleischer R. 2004. A technique for sampling ancient DNA that minimizes damage to museum specimens. — *Conservation Genetics*, 5 (1): 105–107.
- Wolfgang S., Rolf D. (eds). 2010. Metagenomics. Methods and Protocols. New York: Humana Press. 341 p.
- World... 2008. The World Information Network On Biodiversity. http://www.conabio.gob.mx/remib_ingles/doctos/remib_ing.html.
- Zhang, Z.-Q. (ed.). 2013. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). — *Zootaxa*, 3703 (1): 1–82.
- Zeigler D. 2007. Understanding biodiversity. Westport (CT): Praeger Publ. 173 p.
- Zimkus B.M., Ford L.S. 2014. Genetic resource collections associated with natural history museums: A survey and analysis to establish a benchmark of standards. — Applequist W.L., Campbell L.M. (eds). DNA Banking for the 21st Century. St. Louis (MO): Missouri Botanical Garden. P. 9–44.

FROM MUSEUM CASES TO THE CLASSROOM: EMERGING OPPORTUNITIES FOR SPECIMEN-BASED EDUCATION

**Joseph A. Cook¹, Eileen A. Lacey², Stefanie M. Ickert-Bond³,
Eric P. Hoberg⁴, Kurt E. Galbreath⁵, Kayce C. Bell¹,
Stephen E. Greiman¹, Bryan S. McLean¹, Scott Edwards⁶**

¹*Museum of Southwestern Biology and Department of Biology, University of New Mexico*

²*Museum of Vertebrate Zoology and Department of Integrative Biology, University of California*

³*Museum of the North and Department of Biology and Wildlife, University of Alaska*

⁴*United States National Parasite Collection, Agricultural Research Service, USDA*

⁵*Department of Biology, Northern Michigan University*

⁶*Museum of Comparative Zoology, Harvard University*

Corresponding author: Joseph A. Cook, cookjose@unm.edu

The value of museum collections to biological research is well established. However, the role and potential of collections in educational activities has been less thoroughly explored, due in part to concerns about making fragile specimens available to large numbers of students. Now, global efforts to digitize museum collections are creating unprecedented opportunities for educators to employ the vast resources contained in such collections and to engage students directly in the process of natural history and biodiversity research. These emerging opportunities have the potential to become prominent elements of biological education because they provide authentic, inquiry-based learning activities that can be tailored to be relevant to local biodiversity studies (i. e., place-based). In sum, the amazing wealth of biological information contained in natural history collections that was previously available to only a few can now be readily incorporated into exciting, important lessons about fundamental biological concepts. To illustrate how museum collections can be used to design activities that encourage active, integrative exploration of biology, we provide several examples drawn from our own efforts to promote the use of natural history collections in undergraduate education. As digital archives improve and awareness of the instructional power of these materials increases, we expect that the greater use of museum specimens in educational programs will generate renewed efforts to build and to maintain these critical resources.

ИЗ МУЗЕЙНЫХ ШКАФОВ В АУДИТОРИЮ: ВОЗМОЖНОСТИ ПРЕПОДАВАНИЯ НА ОСНОВЕ МУЗЕЙНЫХ ОБРАЗЦОВ

Джозеф Кук, Эйлен Лэйси, Стефани Айкерт-Бонд, Эрик Хоберг, Кёрт Гэлбрит, Кейс Белл, Стефен Греймэн, Брайан МакЛин, Скотт Эдвардс

Автор для переписки: Джозеф Кук, *cookjose@unm.edu*

Значение музейных коллекций для биологических исследований хорошо известно. Однако роль и возможности коллекций в образовательной деятельности не столь глубоко исследованы, отчасти вследствие проблемы предоставления хрупких экземпляров в распоряжение большого числа учащихся. В настоящее время глобальные усилия по оцифровке музейных коллекций создают беспрецедентные возможности преподавателям использовать огромные ресурсы, содержащиеся в таких коллекциях, и включать студентов непосредственно в процесс исследований в области естественной истории и биоразнообразия. Эти возрастающие возможности имеют хорошие перспективы сделать коллекции важным элементом биологического образования, поскольку позволяют основывать учебную работу на аутентичной исследовательской деятельности и подключать её к исследованиям по биоразнообразию в данной местности. В целом, потрясающий объём информации, содержащейся в естественнонаучных коллекциях, который ранее был доступен лишь немногим, теперь может быть легко включён в захватывающие и важные уроки, посвящённые фундаментальным биологическим концепциям. Чтобы показать, как музейные коллекции могут использоваться в организации деятельности с целью поощрения активного всеохватного изучения живого, мы приводим несколько примеров, заимствованных из наших собственных подходов, направленных на содействие использованию естественнонаучных коллекций в преддипломном обучении. Мы полагаем, что с ростом цифровых архивов и ознакомлением с обучающей действенностью этих материалов, более широкое использование музейных экземпляров в образовательных программах приведёт к возобновлению усилий по развитию и поддержанию этих важных источников информации.

1. Introduction

Natural history collections are one of the most powerful resources available for documenting the effects of changing environmental conditions on global biodiversity. Worldwide, more than 1.5 billion specimens (Ariño, 2010) are contained in natural history museums. These materials, collected over vast temporal and spatial scales, represent an irreplaceable record of floral and faunal diversity, a substantial proportion of which

no longer exists and thus cannot be resampled. Accordingly, the information contained in natural history collections is an invaluable source of information regarding spatial and temporal patterns of organismal diversity.

To harness the full power of natural history collections, it is critical that museum scientists engage teachers and students to understand the value of these resources for addressing scientific questions and societal issues. In addition to improving understand-

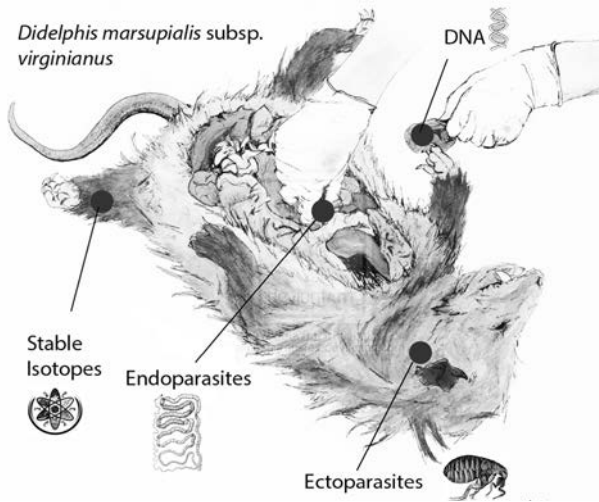


Fig. 1. Holistic specimens are now routinely preserved in ways that allow multiple investigators from diverse subdisciplines in biology to explore important questions, all centered around a single specimen.

Рис. 1. В настоящее время целые экземпляры стандартно сохраняются в такой форме, которая позволяет многим исследователям разных биологических специальностей выяснять важные вопросы, обращаясь к одному и тому же экземпляру.

ing of the natural world, such efforts are essential to producing scientists, educators, and citizens capable of addressing the many challenges facing humans now and in the future. Specimen collections provide a rich resource in the form of field-collected (original) data, but the specimens themselves further serve as the basis for generating new (derivative) data in critical sample-based studies (Fig. 1). *Original data* (e. g., species identity, date of collection, georeferenced collection locality, standard specimen measurements) can immediately inform biodiversity assessments and models used to project and mitigate the response of organisms to future conditions. *Derivative data*, such as gene sequences, stable isotope ratios, high-dimensional morphometric data and parasite-host associations, are now routinely acquired from specimens in subsequent research projects and available for analysis as long as specimens

and materials are preserved. Because many museums are now tracking and linking the web-accessible datasets that host derivative data, a powerful, highly integrative and now freely available resource on biodiversity and related environmental conditions is emerging for investigators and educators alike. The question is: How can we mobilize this rich and ever-expanding data source to address pressing societal issues?

To find solutions for global challenges, such as those relating to changing environmental conditions (e. g., threats to food security, emerging pathogens, loss of biodiversity), and to fully exploit the potential of specimen-based data archives, we need to think strategically about how to develop an informed and creative future work force. Fortunately, natural history collections provide numerous opportunities for educators to engage students in original, data-driven ex-

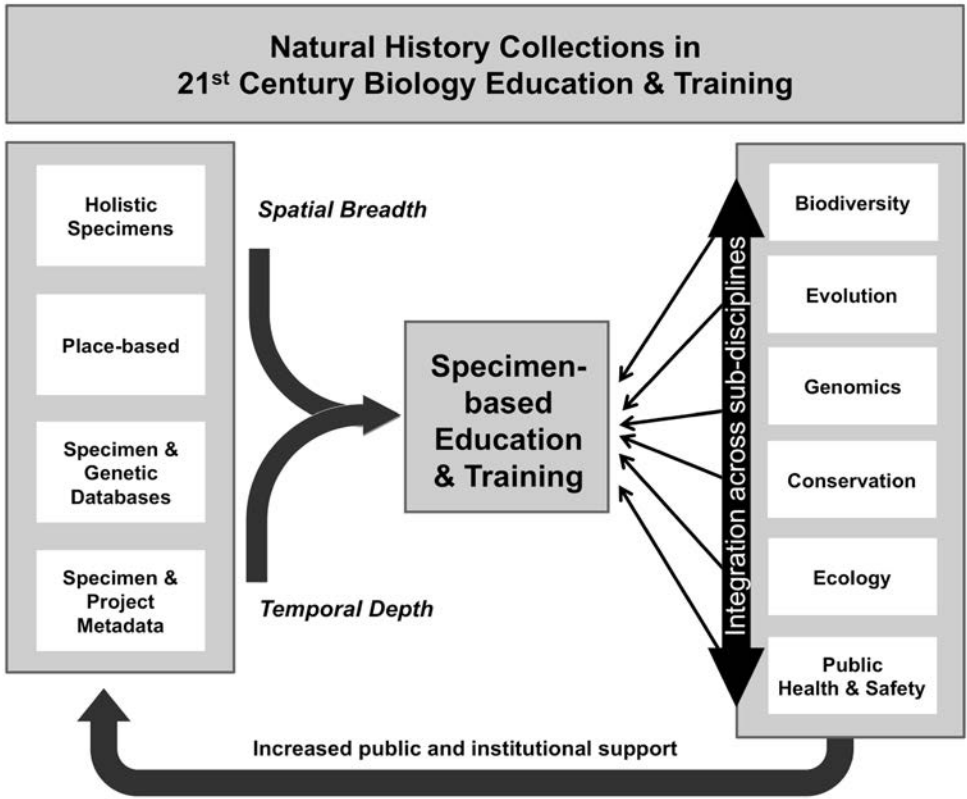


Fig. 2. Each museum specimen can be the basis for significant new or derived datasets to address diverse sets of scientific questions (e. g., stable isotopes ecology, molecular genetics, parasitology). Because these diverse studies are all tied together through a single voucher specimen, educators and students can more easily understand how diverse perspectives can be integrated for a more holistic understanding of biology.

Рис. 2. Каждый музейный экземпляр может служить основой для значимых оригинальных или вторичных данных, позволяющих решать разнообразные исследовательские задачи (например, экология на основе анализа стабильных изотопов, молекулярная генетика, паразитология). Поскольку все эти разнообразные исследования связаны между собой посредством единого удостоверяющего экземпляра, преподаватели и студенты могут легче понять, каким образом разные исследования могут быть объединены для более целостного понимания живого.

ercises that encompass the biological knowledge, analytical abilities, and computational skills required to shape responses to looming real-world problems. The educational potential of natural history collections is particularly powerful given the authenticity of the specimens that form the core of these

resources. As tangible, physical records of biodiversity, museum specimens have an unparalleled ability to intrigue and excite students of all backgrounds and programs of study.

To illustrate the value of museum resources to undergraduate education, we outline

three themes that provide excellent opportunities for educators to use natural history specimens and data in their lessons. As part of these discussions, we indicate how museum resources provide novel, integrative, and highly collaborative opportunities to develop new strategies for biology education (Fig. 2). We encourage museum scientists, even those without formal classroom responsibilities, to promote the use of natural history collections for educational purposes. These efforts will serve to produce better trained and more integrative scientists, health practitioners, and policy makers; they will also serve to increase general understanding of the importance of natural history collections, thereby helping to ensure that these critical repositories of biodiversity remain vital, active and ever expanding.

2. Digital museum resources

Specimen-based databases, such as GBIF, iDigBio, MorphBank, Map of Life, and GenBank, are profoundly changing how biologists conduct research and share their data (Wen et al., 2015; Buerki, Baker, 2016). Large-scale digitization of museum data and specimen images (Beaman, Celines, 2012; Smith, Blagoderov, 2012) increases availability of data worldwide through initiatives such as the Global Biodiversity Informatics Facility (GBIF). Many countries also have national digitization initiatives (e. g., iDigBio in the United States of America) and these provide incredible opportunities to develop new educational modules and let students explore our planet's diversity. New bioinformatics resources (e. g., Map of Life; Jetz et al., 2012) also are making use of specimen data.

Digitized original data provide an accessible gateway for young scientists to learn about the challenges of using big data and the ways in which large and diverse datasets

can be integrated into their studies (Cook et al., 2014). As students are exposed to the complexity of the planet's biodiversity, they can develop and pursue their own research questions in evolutionary and environmental biology. An increasing recognition of the value of inquiry-based approaches to education, as opposed to passive-learning models (e. g., Feldman et al., 2012), further motivates efforts to incorporate natural history specimens and the diversity that they document into educational initiatives.

3. Natural history resources and education

There are numerous ways that specimens and associated data can fit into undergraduate and graduate educational initiatives, from mining raw data for student biodiversity lessons, to independent phylogeographic or phylogenetic analyses from associated genetic data derived from specimens, to the possibility of helping to identify specimens online or create new metadata for existing specimens (e. g., Notes From Nature, <http://www.notesfromnature.org>). However, the use of these new databases by teachers remains limited and needs further encouragement from the museum community. One serious impediment is the lack of intuitive, user-friendly portals or publicly accessible interfaces for museum collections.

There also are relatively few examples of widely distributed and freely accessible lesson plans that successfully incorporate specimens. This presents excellent opportunities to develop educational modules (Cook et al., 2014) and implement approaches that take advantage of the vast new datasets managed by natural history collections. New tools for educators should enhance access, analysis, and visualization of specimen data. The collections resource must engage teachers worldwide and find ways to encourage par-

ticipation in building and using collections through guided collections-based research by students. This will ultimately contribute to a more informed citizenry.

Examples of ways in which museum resources can be used to create exciting, authentic learning experiences include the following.

3.1. Understanding our changing world: Natural history collections, climate change, and biodiversity

The current, unprecedented rate of change in global climates represents a significant threat to biodiversity. This includes not just the loss of existing taxa, but also the assembly of new communities of organisms, some of which are expected to have negative consequences for humans (e. g., emerging pathogens). Both of these topics are commonly encountered in the popular media; however, many students may not have considered them beyond an abstract level. It is thus important that educators convey the utility of natural history collections and their associated data sets as critical tools for discovering, understanding, and ideally developing well-informed strategies for mitigating negative effects of these changes.

In response to changing climatic conditions, species may move, adapt, or go extinct (Parmesan, 2006). Each of these responses can be explored using natural history collections data. First, specimen locality data from different points in time can be correlated with temperature changes and used to investigate climate-related range shifts. Comparisons of trapping localities for small mammals captured in the Sierra Nevada Mountains of California have revealed sometimes profound changes in the elevational distributions of these animals over the past century (Moritz et al., 2008) coincident with temperature increase, but there are also

idiosyncratic shifts among species and localities (Moritz et al. 2008; Rowe et al., 2015). This, in turn, reiterates the importance of broad geographic sampling contained in natural history collections.

Second, characterization of phenotypic, genotypic and/or phenological variation over time can identify potential *in situ* adaptation to changing conditions (Hoffmann, Sgró, 2011). Herbarium specimens, for example, can provide insight into shifts in flowering time, a key character related to individual plant fitness and fitness of associated organisms such as pollinators, herbivores, and parasites. With many (but not all) plant species flowering earlier in response to warming conditions (Primack et al., 2004; Panchen et al., 2012), changes in flowering phenology may have cascading effects on ecosystem function. Museum data highlight these floral resources for pathogens and pollinators, as well as information on insect emergence, bird, bat, and insect migration, seed dispersal, and timing of reproduction. Understanding phenological changes has particular significance for agriculture and is directly related to food security.

Finally, integration of specimen locality data with ecological niche modeling can provide insight into potential fates of species at specific localities in the face of changing environmental conditions; application of this analytical strategy to locality records for birds (Thomas et al., 2004) suggests the potential for climate-driven extinction of up to 37% of the species examined. Using museum records, Hope et al. (2013) also used predictive modeling to assess future distribution of tundra plant communities and associated shrews (*Sorex* spp.) in Alaska. In sum, the multifaceted data contained in natural history collections are central to efforts to describe and predict the diverse impacts of changing global climates. Given the scale and antici-

pated catastrophic outcomes of the climatic changes now underway, it is imperative that we prepare students to investigate and to develop solutions to these challenges. Natural history collections provide a logical and compelling foundation for inquiry-driven learning experiences designed to provide that training. Examples of such activities are provided by Lacey et al. (in review), who have developed a series of web-based educational exercises that harness the power of digital museum resources to examine responses of Sierra Nevadan small mammals to a century of environmental change. These exercises are only a starting point; although a complete series of activities in their own right, they can be easily modified to fit the specific needs of different instructional settings. Learning how to investigate the temporally deep educational resource held in museum collections provides students with perspectives on how organisms and ecosystems will respond to changing climate.

3.2. Learning about emerging parasites and pathogens through museum collections

Parasites in the broad sense, including viruses, bacteria, protozoans, fungi, helminths, and arthropods, are often obscure to students and certainly are among the most underappreciated components of biological systems. Incongruously, however, these organisms collectively represent in excess of 40–50% of species on Earth, play a role in at least 75% of trophic junctions within food webs (Dobson et al., 2008), and are significant mediators of health and well-being for people and animals. Their influence bears on food sustainability, food security and safety, socio-economic development, and the integrity of ecological structure and ecosystem services that contribute to continuity and connectivity in the biosphere (Brooks et al., 2014).

The myriad ways in which parasites interact with their environment create compelling pathways for students to learn about fundamental biological phenomena. For example, patterns of geographic distribution and host association among parasites offer unique insights into both natural and anthropogenic processes that have structured biodiversity over deep history (e. g., Hoberg, 1997, 2010). These observations open windows into changing patterns of distribution and emergence of pathogens in contemporary time (e.g., Huberg, Brooks, 2008, 2015), providing access points for students to learn about rapidly emerging and interacting crises linking global climate, burgeoning human populations, environment, ecological disruption, species loss, and emergent diseases (Brooks, Hoberg, 2013). For example, as in the ecological niche modeling above, disease vectors (e. g. ticks) are predicted to have range shifts corresponding to changing climate (Brownstein et al., 2005; Gray et al., 2009), which can be modeled using museum specimen data.

Specimen-derived parasite data provide opportunities for students to make novel discoveries. Parasites often interact with other parasites or harbor their own endosymbionts that may not harm their parasite host, but may harm the vertebrate host of the parasite. Key examples include the endosymbiotic bacteria *Wolbachia* and *Neorickettsia*. *Wolbachia* are endosymbionts of filarial nematodes that are essential to the normal development and fertility of the nematodes. However, when the filarial nematodes are targeted by anti-filarial drugs, the bacteria are released from the nematode host and cause the pathology seen in diseases such as river blindness (Onchocerciasis; see Taylor et al., 2005). *Neorickettsia* are obligate intracellular endosymbionts of parasitic flukes (*Digenea*) and pass through the entire complex life cycle of the parasite

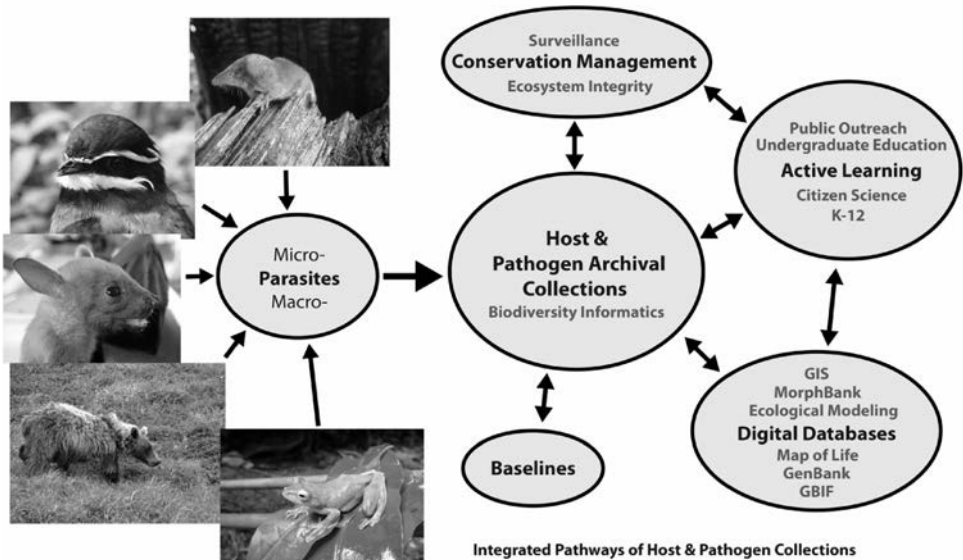


Fig. 3. Parasite specimens, when combined with their hosts, provide integrated pathways for students to learn about the relationships between research, public health and mitigation.

Рис. 3. Экземпляры паразитов, рассматриваемые совместно с их хозяевами, позволяют студентам получить целостное представление о связях между наукой, здравоохранением и профилактикой.

by vertical transmission. In some cases, neorickettsiae are transmitted horizontally from digeneans to their definitive vertebrate hosts where the bacteria can infect leucocytes and cause debilitating disease in horses, dogs, and humans (Vaughan et al., 2012). With the advent of next generation sequencing, it is possible to sensitively and conclusively detect such endosymbionts. Publishing these large sequence datasets in databases like GenBank enables students to conduct their own research to discover pathogenic endosymbionts, potentially known or unknown but often in as yet undetected hosts.

Finally, burgeoning amounts of host genetic data can also be integrated with parasite occurrence records to educate students on emerging infectious diseases. For example, the spread of white-nose syndrome, a fungal disease affecting North American cave-

dwelling bats, was partially predicted by the degree of interconnection of certain bat populations to other species in their respective ecological communities (Wilder et al., 2015). Where host genetic data are properly linked to spatially-defined museum specimens, similar investigations using other organisms and infection scenarios are possible. Parasite collections with online databases linking host and parasite data offer an extraordinary resource for educators to introduce students to biological complexity (Fig. 3). For example, georeferenced specimens can be used to generate ecological niche models to examine possible scenarios for environmental change and the distribution of disease (Waltari, Perkins, 2010). Records with host association data can validate predictions about biological outcomes of ongoing geographic colonization and host switching (e. g., Hoberg

et al., 2013; Kutz et al., 2013; Laaksonen et al., 2015).

To date, few parasite collections meet their full potential as resources for student training. This result may be driven by problems with data quality (e. g., incomplete host or geographic data associated with parasite records), but is more often a consequence of database limitations that create barriers to creative manipulation of the information housed within. Issues of data quality can be partially addressed with more widespread implementation of standardized field collection protocols that effectively record and track host and parasite data. One such strategy for investigating complex host-parasite systems (Hoberg et al., 2015) codifies approaches for biodiversity informatics, linking field collections, archived specimens, and derivative data acquired from museum resources. Moreover, involving students directly in specimen-based biological surveys creates powerful hands-on learning opportunities that can foster a lifelong fascination with diversity and the complexity of biological interactions.

3.3. Using museum collections to engage educators in rural and indigenous communities

Museum collections are especially valuable for developing so-called “place-based” lessons in which educators can use locally and culturally relevant examples to teach new skills and essential biological principles. Advancing the Integration of Museums into Undergraduate Programs (AIM-UP!) was a network of museum scientists and educators that examined ways to increase the use of natural history collections in undergraduate education. One set of modules (aimup.unm.edu) developed for the rural communities of the Alexander Archipelago of Southeast Alaska uses fundamental concepts from is-

land biogeography to explore patterns and processes of diversity across this vast set of islands that differ in size, distance to mainland and geologic history. Because young people in these small communities already know many of the local organisms, these lessons have readily engaged students in authentic exploration of their surroundings and their research projects emerging from these lessons have been recognized in Alaska statewide science competitions.

Rural populations can contribute to building significant collections and monitor changes due to their subsistence lifestyles in difficult to access areas. By building broad networks across these communities through meaningful educational engagement, museums can gain access to large-scale geographic sampling. A number of efforts are now underway to engage rural communities in monitoring change (Sigman, 2015); however, most of these efforts are observational and do not result in permanent archives of specimens. In the 1990’s we (Cook et al., 1999) established long-term collaborations between Native-organized subsistence commissions and the University of Alaska Museum to help build a temporally deep and spatially broad archive of marine mammal specimens. We also partnered with local high schools to explore changes in small mammal communities over time. These efforts had strong community and student engagement and over time resulted in significant series of mammals for scientific study. Both the original and subsequent derivative data are now available on-line (arctos.database.museum) so that rural students can explore how local specimens have fostered new scientific insights.

Students from rural communities have potential to make meaningful scientific contributions with far-reaching impacts, and the experience of participating in such work can have equally profound consequences

for student life trajectories. For example, high-latitude communities are experiencing accelerating environmental change in some of the most sensitive environments on the planet. Ongoing survey and inventory of complex northern ecosystems has already demonstrated substantial ecological perturbation in marine and terrestrial habitats (e. g., Hoberg et al., 2013; Kutz et al., 2013; Meltofte et al., 2013; Dudley et al., 2015; Hoberg, Brooks 2015). Collaborative efforts among educators and researchers can maintain research continuity in these remote environments while providing authentic, potentially transformative educational experiences for students (e. g., Hoberg et al., 2015). Concurrently, communication among stakeholders can offer opportunities for bidirectional exchange of critical information, including both recent scientific discoveries and ecological knowledge about animal pathogens and disease (e. g., Hoberg et al., 2013; Dudley et al., 2015).

4. A pressing need to develop easier-to-access specimen-based electronic resources for education

As is evident from the ideas presented above, digitized museum data are a common factor facilitating a variety of new educational experiences for students of many ages. We have discussed only a few ways in which they can link major ecological and societal issues such as climate change, biodiversity loss, and emerging pathogens to the fundamental scientific concepts that are typical of many modern classrooms. Because specimens span the spectrum of biological units from genomes to organismal biology to studies of complex ecosystems, specimen-based lessons can reveal the process of scientific discovery and how scientists investigate the impact of abiotic systems on the structure of biotic diversity. Specimens can be a relatively simple

point of entry for beginning students to learn about such basic concepts as variation, scaling across time and space, ecological complexity, and sustainability (Cook et al., 2014). As a vast amount of original natural history museum data becomes available online, as well as more intuitively linked to derivative specimen data, an unparalleled platform is emerging for inquiry-based science learning that is increasingly accessible across student socioeconomic status or physical access to biodiversity objects.

Museum databases were originally created to manage specimens, but now there is a growing trend to make these data available via the internet through international initiatives such as the Global Biodiversity Information Facility (GBIF.org). The result is that museum data are used not only by collection managers, but a spectrum of scientists and educators have been incorporating this incomparable resource on the planet's diversity into their activities. Indeed, museum specimens now fill an important pivot point between significant clusters of other big data available on the web. This unique pivot or connection is because specimens represent temporally-anchored and georeferenced records on individual organisms from across the globe, hence providing a critical layer for spatial analyses using Geographic Information Systems (GIS) approaches. Therefore, in the future, there is a critical need for museum staff to continue collaborating with information scientists to implement protocols ensuring that their database structures and levels of accessibility will stimulate even greater use by both researchers and educators. In particular, user-friendly, searchable databases should provide unimpeded access to specimens and associated original and derivative data.

Traditionally, natural history museums engaged a limited number of students in bi-

odiversity studies through specimen-based laboratories in university courses, field projects, or training in specimen preparation and curation. They have also, of course, provided the scientific foundation and detailed information for numerous field and nature guides used by millions of students, teachers and recreationalists worldwide. New educational directions are now possible with teaching modules that take advantage of the growing cyberinfrastructure that has been developed through museum digitization efforts (e. g., DryadLab 2016, AIM-UP! 2016, iDigBio 2016). Museum specimens can now reach and be used by educators, students, and even citizen scientists. Educational modules provide unique opportunities for teachers to incorporate inquiry-based exercises and lesson plan development in the sciences (e. g. Cook et al., 2014). Finally, there is potential to draw on increasing access to remote computing and online implementation of some advanced software programs in developing new lessons along the lines of those we describe above (e. g., phylogenetic, phylogeographic, ecological modeling).

Natural history museums connect students to our natural world in a variety of ways. We must bear this in mind, even while continuing to develop new and innovative educational initiatives that employ digital specimen data. First, when students participate in natural history field studies, they may learn how to record basic environmental and specimen data as they press plants, pin insects, or prepare a variety of other museum specimens. Later, as specimens become curated and available for study, there are often opportunities for students to conduct cutting-edge, sample-based science in fields as diverse as molecular evolution, stable-isotope ecology, and developmental biology. Many universities now provide op-

portunities for direct student involvement in research projects as educators recognize that active participation in science is the most effective means of instruction (e. g., Museum Research Apprenticeship Program at the University of Alaska, Fairbanks). Because specimens can serve as the basis for so many different kinds of questions, collections naturally bridge perceived gaps between various disciplines in biology. By pointing out how a single specimen might have been used in multiple studies to address different hypotheses (see Fig. 1), students more easily grasp how science integrates and transforms perspectives on diversity (Dunnum, Cook 2012). The instructional power of all of these approaches can lead not only to greater use of museum specimens in educational programs, but also bolster renewed efforts to build and to maintain these critical resources for the benefit of biodiversity and society in an era of profound global change.

Acknowledgements

We thank staff of natural history museums worldwide for collecting specimens through the rigors of fieldwork and then diligently preserving an outstanding record of Earth's biodiversity that researchers and now educators can explore. Funding for this work, including the AIM-UP project, was provided by the National Science Foundation (NSF 0956129 and 1258010). Additionally, funding for this work for author SEG was provided by the National Science Foundation Postdoctoral Research Fellowship in Biology (1523410).

References

- Ariño A. 2010. Approaches to estimating the universe of natural history collections data. — *Biodiversity Informatics*, 7(2): 81–92.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S. et al. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? — *Nature*, 471 (7336): 51–57.

- Beaman R.S., Cellinese N. 2012. Mass digitization of scientific collections: New opportunities to transform the use of biological specimens and underwrite biodiversity science. — *ZooKeys*, 209: 7–17.
- Brooks D.R., Hoberg E.P. 2000. Triage for the biosphere: The need and rationale for taxonomic inventories and phylogenetic studies of parasites. — *Comparative Parasitology*, 67 (1): 1–25.
- Brooks D.R., Hoberg E.P. 2013. The emerging infectious disease crisis and pathogen pollution: A question of ecology and evolution. — Rohde K (ed.). *The balance of nature and human impact*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 215–229.
- Brooks D.R., Hoberg E.P., Gardner S.L. et al. 2014. Finding them before they find us: Informatics, parasites and environments in accelerating climate change. — *Comparative Parasitology*, 81 (2): 155–164.
- Brownstein J.S., Holford T.R., Fish D. 2005. Effect of climate change on Lyme Disease risk in North America. — *EcoHealth*, 2 (1): 38–46.
- Buerki S., Baker W.J. 2015. Collections-based research in the genomics era. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 117 (1): 5–10.
- Cook J.A., Edwards S.V., Lacey E. et al. 2014. Aiming up: Natural history collections as emerging resources for innovative undergraduate education in biology. — *BioScience*, 64 (8): 725–734.
- Cook J.A., Jarrell G.H., Runck A., Demboski J. 1999. The Alaska frozen tissue collection and associated electronic database: A resource for marine biotechnology. — *Coastal Marine Institute, OCS Study MMS 99-0008*.
- Dobson A., Lafferty K.D., Kuris A.M. et al. 2008. Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? — *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 105, Suppl. 1: 11482–11489.
- Dudley J.P., Hoberg E.P., Jenkins E.J., Parkinson A.J. 2015. Climate change in the North American Arctic: A one health perspective. — *EcoHealth*. DOI: 10.1007/s10393-015-1036-1.
- Dunnum J.L., Cook J.A. 2012. Gerrit Smith Miller: His influence on the enduring legacy of natural history collections. — *Mammalia*, 76 (4): 365–373.
- Feldman A., Chapman A., Vernaza-Hernandez V., Ozalp D., Alshehri F. 2012. Inquiry-based science education as multiple outcome interdisciplinary research and learning (MOIRL). — *Science Education International*, 23 (4): 328–337.
- Gray J.S., Dautel H., Estrada-Peña A. et al. 2009. Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. — *Interdisciplinary Perspectives on Infections Diseases*. DOI: 10.1155/2009/593232.
- Hoffmann A.A., Sgró M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. — *Nature Review*, 470 (2): 479–485.
- Hill A., Guralnick R., Smith A. et al. 2012. The notes from nature tool for unlocking biodiversity records from museum records through citizen science. — *ZooKeys*, 209: 219–233.
- Hoberg E.P. 1997. Phylogeny and historical reconstruction: host parasite systems as keystones in biogeography and ecology. — Reaka-Kudla M., Wilson E.O., Wilson D. (eds). *Biodiversity II: Understanding and protecting our resources*. Washington (D.C.): Joseph Henry Press, National Academy of Sciences. P. 243–261.
- Hoberg E.P. 2010. Invasive processes, mosaics and the structure of helminth parasite faunas. — *Revue Scientifique et Technique Office International des Épipizooties*, 29: 255–272.
- Hoberg E.P., Brooks D.R. 2008. A macroevolutionary mosaic: Episodic host-switching, geographic colonization, and diversification in complex host-parasite systems. — *Journal of Biogeography*, 35 (7): 1533–1550.
- Hoberg E.P., Brooks D.R. 2013. Episodic processes, invasion, and faunal mosaics in evolutionary and ecological time. — Rohde K. (ed.). *The balance of nature and human impact*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 199–213.
- Hoberg E.P., Brooks D.R. 2015. Evolution in action: Climate change, biodiversity dynamics and emerging infectious disease. — *Philosophical Transactions of the Royal Society, Ser. B: Biological Sciences*, 370

- (1665): 20130553. [dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0553](https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0553).
- Hoberg E.P., Agosta S.J., Boeger W.A., Brooks D.R. 2015. An integrated parasitology: Revealing the elephant through tradition and invention. — *Trends in Parasitology*, 31 (4): 128–133.
- Hoberg E.P., Kutz S.J., Cook J.A. et al. 2013. Parasites in terrestrial, freshwater and marine systems. — Meltofte H. (ed.). *Arctic biodiversity assessment. Status and trends in Arctic biodiversity, conservation of Arctic flora and fauna. Akureyi (Iceland): Arctic Council*. P. 476–505.
- Hope A.G., Waltari E., Payer D.C. et al. 2013. Future distribution of tundra refugia in northern Alaska. — *Nature Climate Change*, 3: 931–938.
- Jetz W., MacPherson J.M., Guralnick R.P. 2012. Integrating biodiversity distribution knowledge: toward a global map of life. — *Trends in Ecology and Evolution*, 27 (3): 151–159.
- Kutz S.J., Checkley S., Verocai G.G. et al. 2013. Invasion, establishment, and range expansion of two parasitic nematodes in the Canadian Arctic. — *Global Change Biology*, 19 (11): 3254–3262.
- Kutz S., Hoberg E.P., Molnár P.K. et al. 2014. A walk on the tundra: Host-parasite interactions in an extreme environment. — *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3 (2): 198–208.
- Laaksonen S., Oksanen A., Hoberg E. 2015. A lymphatic dwelling filarioid nematode, *Rumenfilaria andersoni* (Filarioidea; Splendofilariinae), is an emerging parasite in Finnish cervids. — *Parasites and Vectors*, 8: 228. DOI 10.1186/s13071-015-0835-0.
- Lacey E. et al. (in press). *Collections, Climate Change, and the Classroom*.
- Meltofte H., Barry T., Berteaux D. et al. 2013. *Synthesis: Implications for conservation*. — Meltofte H. (ed.). *Arctic biodiversity assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Akureyi (Iceland): Conservation of Arctic Flora and Fauna, Arctic Council*. P. 21–66.
- Panchen Z. A., Primack R. B., Anisko T., Lyons R. E. 2012. Herbarium specimens, photographs, and field observations show Philadelphian area plants are responding to climate change. — *American Journal of Botany*, 99 (4): 751–756.
- Primack D., Imbres C., Primack R.B. et al. 2004. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. — *American Journal of Botany*, 91 (8): 1260–1264.
- Pyke G.H., Ehrlich P.R. 2010. Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. — *Biological Reviews*, 85 (2): 247–266.
- Rowe K.C., Rowe K.M.C., Tingley M.W. et al. 2014. Spatially heterogeneous impact of climate change on small mammals of montane California. — *Proceedings of the Royal Society, Ser. B: Biological Sciences*, 282 (1799): 1–10.
- Schmidly D. 2005. What it means to be a naturalist and the future of natural history at American universities. — *Journal of Mammalogy*, 86 (3): 449–456.
- Sigman M. 2015. Community-based monitoring of Alaska's coastal and ocean environment. Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks. <http://doi.org/10.4027/cbmacoe.2015>.
- Smith V. S., Blagoderov V. 2012. Bringing collections out of the dark. — *ZooKeys*, 209: 1–6.
- Taylor M. J., Bandi C., Hoerauf A. 2005. *Wolbachia* bacterial endosymbionts of filarial nematodes. — *Advances in Parasitology*, 60: 245–284.
- Vaughan J.A., Tkach V.V., Greiman S.E. 2012. Neorickettsial endosymbionts of the Digeana: diversity, transmission and distribution. — *Advances in Parasitology*, 79: 253–297.
- Waltari E., Perkins S.L. 2010. In the hosts' footsteps? Ecological niche modeling and its utility in predicting parasite distributions. — Morand S., Krasnov B. (eds.). *The geography of host-parasite interactions*. Oxford: Oxford University Press. P. 145–157.
- Wen J., Ickert-Bond S.M., Appelhans M.S. et al. 2014. Collections-based systematics: Opportunities and outlook for 2050. — *Journal of Systematics and Evolution*, 53 (6): 477–488.
- Wilder A.P., Kunz T.H., Sorenson M.D. 2015. Population genetic structure of a common host predicts the spread of white-nose syndrome, an emerging infectious disease in bats. — *Molecular Ecology*, 24 (22): 5495–5506.

PRIMARY TYPES OF DIPTERA (INSECTA) IN THE ZOOLOGICAL MUSEUM OF MOSCOW STATE UNIVERSITY (ZMMU). IV.

A.L. Ozerov¹, M.G. Krivosheina²

¹Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University; ozerov2455@rambler.ru

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences;
dipteramarina@rambler.ru

The data on 218 primary types from 33 families of Diptera kept in collection of the Zoological Museum of Moscow State University are given. One new synonymy was established: *Protopiophila caucasica* Ozerov, 2008 was shown to be a junior synonym of *Protopiophila latipes* (Meigen, 1838).

НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ТИПЫ ДВУКРЫЛЫХ (INSECTA: DIPTERA) В ЗООЛОГИЧЕСКОМ МУЗЕЕ МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА (ЗММУ). IV.*

А.Л. Озеров¹, М.Г. Кривошеина²

¹Зоологический музей, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова;
ozerov2455@rambler.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН;
dipteramarina@rambler.ru

Статья включает данные о номенклатурных типах 218 видов двукрылых из 33 семейств, хранящихся в коллекции Зоологического музея Московского университета. Установлен один новый синоним: *Protopiophila caucasica* Ozerov, 2008 является младшим синонимом *Protopiophila latipes* (Meigen, 1838).

The Dipteran collection of the Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University includes primary types of more than 1,000 species. The part of information about these types has earlier been published elsewhere (Ozerov, 2005, 2010; Krivoshei-

na, Ozerov, 2006). The present publication includes information on the primary types registered in the collection of the Museum after 2010. Provided herewith is information about nomenclatorial types of 218 species belonging to 33 families.

The families as well as the species within each family are listed alphabetically. The following data are provided for each species:

— original name (bold) of the species typified, its author, year of the original publication, page, followed by the genus name (bold, in brackets) with which the species name was originally combined; nomenclatorial status of the type specimen (holotype = HT, syntype = ST, lectotype = LT), and its Museum registration number (= RG);

— original text from the labels; geographic localities and abbreviations are commented and restricted in the square brackets upon a necessity; majority of the original Russian local geographical names are given in transliteration, while names of some larger geographical regions (e. g. Amur Oblast, Sakhalin Oblast, Primorskiy Kray) follows Merriam Webster's Geographical Dictionary (1997);

— condition of the type specimen (safety, lost or damaged parts, etc.).

Family Bombyliidae

maculithorax Paramonow, 1926: 128 (***Bombylius***). HT ♂. RG Di0414.

LABELS. Gold circle, "Tashkent, Ak-Tash 15.V.1925" [written in ink], "Ак-Таш [Ak-Tash] 15.V.25" [written in pencil], "*Bombylius maculithorax* sp. n. ♂ Typus Paramonov det".

REMARKS. Holotype pinned; tarsomeres 4–5 of mid right leg, tarsomeres 2–5 of mid left leg and all tarsomeres of hind left leg lost, otherwise condition good.

rohdendorfi Paramonov, 1925: 145 (***Villa***). HT ♂. RG Di0408.

LABELS. "Transcaspia distr., Merv st. Utsh-Adzhi 3.V.1923" on reverse "E. Smirnov", "*Villa rohdendorfi* nov. sp. ♂ Typus Paramonov determ."

REMARKS. Holotype pinned; mid left leg lost, otherwise condition good.

tashkentica Paramonov, 1925: 144 (***Villa***). HT ♂. RG Di0409.

LABELS. "Ak-Tash, Ajk-Yaj distr Tashkent. 21.VIII.1922. E. Smirnov coll", "*Villa tashkentica* nov. sp. ♂ Typus Paramonov det".

REMARKS. Holotype pinned. Some evidence of beetle damage to head; fore left leg lost except coxa, otherwise condition good.

Family Calliphoridae

alajensis Rohdendorf, 1926: 101 (***Pollenia***). HT ♂. RG Di0410.

LABELS. Yellow square crossed out along the middle by red line with number "28." [=28.07.1871], "Кчи Алай" [Kchi Alai], "18", "Typus *Pollenia alajensis* Rohdendorf 1926", "Holotypus *Pollenia alajensis* Rohdendorf 1928", "= *Pollenia sytshevskajae* Gr. K. Rognes det. 1985".

REMARKS. Exemplar from A.P. Fedchenko's collection. Holotype pinned. The right wing damaged; both fore legs (except coxa) and genitalia lost, otherwise condition good.

pallida Rohdendorf, 1926: 103 (***Pollenia***). LT ♂, by designation of Rognes, 1991: 230. RG Di0411.

LABELS. "dsr. Tashkent Ak-Tash 21.VI-II.1922 B. Rohdendorf", "Lectotype ♂ *Pollenia pallida* Rodendorf, 1926: 103 (cf. Rodendorf, 1928: 338) K. Rognes des. 1987", "*Pollenia viatica* R-D (*pallida* Rod.) ♂ K. Rognes det. 91".

REMARKS. Holotype pinned. Condition good, abdomen dissected and glued on a piece of carton pinned with the specimen, abdominal sternites and genitalia stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

solitaria Grunin, 1970: 480 (***Pollenia***). HT ♂. RG Di0415.

LABELS. "Краснодар. кр. Львовское [Krasnodar. Kray, L'vovskoie] 20.VII.1956 Г. Викторov", "*Pollenia solitaria* Gr. Grunin det. 970", "Holotypus *Pollenia solitaria*

Grunin 1970”, “*Pollenia venturii* Zumpt, 1956”, “K. Rognes det. 1991”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good, left postpedicel lost and genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

turanica Rohdendorf, 1926: 90 (*Calliphora*). HT ♂. RG Di0412.

LABELS. “Ak-Tash, dis. Tashkent 20.V. 1922 B. Kuznetsov”, “*Call. turanica* Typus”, “*Calliphora vicina* R.-D. K. Грунин det. 1966”.

REMARKS. Holotype pinned. Fore left leg (except coxa) and genitalia missing.

Family Carnidae

pamphylica Ozerov, 2008: 491 (*Meoneura*). HT ♂. RG Di0272.

LABELS. “TURKEY: Antalya, ruins of Seleukeia near Şişeler (36.871752°N, 31.475023°E), 29.IX.2007, coll. A.L. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Meoneura pamphylica* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2007”.

REMARKS. Holotype glued on a piece of carton. Condition good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

vernica Ozerov, 2011: 10 (*Meoneura*). HT ♂. RG Di0391.

LABELS. “TURKEY: Antalya, ruins of Sillyon (36.988600°N, 30.983834°E), 2.X.2007, coll. A.L. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Meoneura vernica* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2011”.

REMARKS. Holotype glued on a piece of carton. Condition good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

vikhrevi Ozerov, 2011: 10 (*Meoneura*) HT ♂. RG Di0390.

LABELS. “India, Rajasthan, ~Sawai Madhopur, 26.0N 76.4E N. Vikhrev, 25–27. II.2011”, “Holotypus ♂ *Meoneura vikhrevi* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2011”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

thaica Ozerov et M. Krivosheina, 2014a: 11 (*Meoneura*). HT ♂. RG Di0467.

LABELS. “THAILAND, Kanchanaburi pr, Taweechai elephant camp, 14.215N 99.225E 28.I.2014, N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Meoneura thaica* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

Family Chloropidae

fedchenkoi Nartshuk, 2011: 345 (*Alajichlorops*). HT ♂. RG Di0419.

LABELS. Yellow square crossed out along the middle by red line with number “23.” [=23.07.1871], “Алай [Alai]”, “Holotype *Alajichlorops fedchenkoi* Nartshuk”.

REMARKS. Holotype pinned. Left wing destroyed.

filipovi Ozerov, 2009b: 127 (*Meromyza*). HT ♂. RG Di0276.

LABELS. “Ев. Турц Бьокдере [European Turkey, Biukdere] 19/VIII 938 Женжурист”, “№ 141”, “Holotypus ♂ *Meromyza filipovi* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2008”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good, end of abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

olgafedchenkoe Nartshuk, 2011: 346 (*Chlorops*). HT ♂. RG Di0420.

LABELS. Yellow square crossed out along the middle by red line with number “22.” [=22.07.1871], “Алай [Alai]”, “Holotype *Chlorops olgafedchenkoe* Nartshuk”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

palpata Nartshuk, 2011: 341 (*Polyodaspis*). HT ♀. RG Di0418.

LABELS. Green square crossed out along the middle by red line with number “29.” [=29.06.1871], “Кизилькумъ [Kyzylkum]”, “Holotypus *Polyodaspis palpata* Nartshuk”.
REMARKS. Holotype pinned. Condition good, left hind tarsus missing.

splendida Nartshuk, 2012: 134 (*Polyodaspis*). HT ♂. RG Di0442.

LABELS. “Turkey: Antalya, to NE of Bucak, river Korpü Irmagi (37.050923°N, 31.230474°E), 1.X.2007, coll. A.L. Ozerov”, “Holotypus *Polyodaspis splendida* Nartshuk, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a piece of carton. Condition good, end of abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

turcica Nartshuk, 2012: 134 (*Meromyza*). HT ♂. RG Di0443.

LABELS. “TURKEY: Antalya, to NE of Bucak, river Korpü Irmagi (37.050923°N, 31.230474°E), 1.X.2007, coll. A.L. Ozerov”, “Holotypus *Meromyza turcica* Nartshuk, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a piece of carton. Condition good, abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

Family Curtonotidae

amurensis Ozerov, 2007: 2 (*Curtonotum*). HT ♂. RG Di0271.

LABELS. “Амурская обл. г. Зeya [Amur Oblast, Zeya City] 4.VIII.1981 А. Озеров”, “Holotypus ♂ *Curtonotum amurensis* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2007”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

maritimum Ozerov, 2007: 2 (*Curtonotum*). HT ♂. RG Di0270.

LABELS. “Прим., ГТСт. Супутинка [Primorsky Krai, Suputinka (now Komarovka) River] 22.VII.1948 Гуссаковск [Gussako-

vsk]”, “Holotypus ♂ *Curtonotum maritimum* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2007”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

shatalkini Ozerov, 2007: 4 (*Curtonotum*). HT ♂. RG Di0275.

LABELS. “Южн. Приморье Каменушка [S Primorsky Krai, Kamenushka] 1.08.1987 Шаталкин”, “Holotypus ♂ *Curtonotum shatalkini* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2007”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, end of the abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

Family Dolichopodidae

baskunchakensis Grichanov, 2011a: 77 (*Vetimicrotes*). HT ♂. RG Di0452.

LABELS. “RUS., Astrakhan reg., BASKUNCHAK salt-lake 48,193°N 46,813°E, 2–4.V. YPT 2010 coll. K.Tomkovich”, “Holotype ♂ *Vetimicrotes baskunchakensis* Grichanov”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

caucasicus Grichanov, 2009b: 7 (*Dolichophorus*). HT ♀. RG Di0453.

LABELS. “Azerbaijan: Lenkeran, Hirkan-Bürçeli env. 38°39’N 48°47’E, 15.V.2009 I. Grichanov & K. Tomkovich”, “Holotype ♀ *Dolichophorus caucasicus* Grichanov”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition good, left wing missing.

ethiopiensis Grichanov, 2013a: 8 (*Trigonocera*). HT ♂. RG Di0459.

LABELS. “Ethiopia, Ambo, PPRC neighbour cowshed, MT, 18.10–5.11.2011, leg. Rybalov L.”, “Holotype ♂ *Trigonocera ethiopiensis* Grichanov”.

REMARK. Holotype stored in a microvial with glycerine.

flavifemoratus (as ssp. of *varicoloris*) Grichanov et Tonguç, 2010: 227 (*Poecilobothrus*). HT ♂. RG Di0454.

LABELS. "TURK, Bolu reg, 1800 m, ~Kibrıcık 40.498N 31.89E 01 Sept 2009 N. Vikhrev", "Holotype ♂ *Poecilobothrus varicoloris flavifemoratus* Grichanov & Tonguç". REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

konstantini Grichanov, 2011a: 75 (*Campsicnemus*). HT ♂. RG Di0450.

LABELS. "RUS., Astrakhan reg., BASKUNCHAK salt-lake 48,165°N 46,820°E, near fresh pond 3–6.V.2010 coll. K. Tomkovich", "Holotype ♂ *Campsicnemus konstantini* Grichanov".

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good.

lopatini Grichanov, 2013b: 191 (*Thambemyia*). HT ♂. RG Di0460.

LABELS. "INDIA, Gujarat, Somnath 20.883°N 70.408°E, seaside 7.IX.2012 K. Tomkovich", "Holotype ♂ *Thambemyia lopatini* Grichanov".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

tomkovich Grichanov, 2009a: 10 (*Campsicnemus*). HT ♂. RG Di0325.

LABELS. "Azerbaijan: Yardimli, Kürekçi, 38°52'N 48°07'E, ~ 1700m asl 25.V.2009 I. Grichanov & K. Tomkovich", "Holotype ♂ *Campsicnemus tomkovich* Grichanov".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition very good, right postpedicel missing.

varvara Grichanov et Vikhrev, 2009: 48 (*Medetera*). HT ♂. RG Di0324.

LABELS. "Morocco, ~Essaouira 31.563N 9.714W sand dune 29 Mar 2009 N. Vikhrev", "Holotype ♂ *Medetera varvara* Grichanov & Vikhrev".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition very good, genitalia dissected and

stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

vikhrevi Grichanov, 2011b: 6 (*Nikitella*). HT ♂. RG Di0451.

LABELS. "Senegal: Mbur, 14.405N 16.967W 4.III.2007, on tree trunks N. Vikhrev", "Holotype ♂ *Nikitella vikhrevi* Grichanov". REMARKS. Holotype glued on a piece of carton. Condition very good.

zhenzhuristi Smirnov et Negrobov, 1979: 41 (*Heriostomus*). HT ♂. RG Di0461.

LABELS. "Токио Такао-Сан [Токуо Такао-сан] 24.VII.1938 Женжурист", "№ 372", "Holotype *Heriostomus zhenzhuristi* Negrob".

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition good, only left mid tarsus missing.

Family Empididae

adzhарica Shamshev, 1998: 132 (*Empis*). HT ♂. RG Di0281.

LABELS. "Аджария, окр. Кобулети, Кинтришский запов. [Adzharia, Kobuleti env., Kintrishi Reserve] 17-5-971 В. Ковалев", "Holotypus *Empis adzhарica* Shamshev sp. n.". REMARKS. Holotype pinned. Condition

very good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

amurensis Straka, 1987: 5 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0292.

LABELS. "Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 17.VI.1978 А. Шаралкин", "holotype", "*Hilara amurensis* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984".

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition excellent.

aurea Straka, 1987: 1 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0285.

LABELS. "Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 24.VII.1978 А. Шаралкин", "holotype", "*Hilara aurea* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984".

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

chinganensis Straka, 1987: 6 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0288.

LABELS. “хр. Мал. Хинган р. Дичун [Lesser Khingan Range, the Dichun River] 7. VII.1979 А. Шаталкин”, “holotype”, “*Hilara chinganensis* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

cushcaensis Shamshev, 2001: 210 (*Empis*). HT ♂. RG Di0279.

LABELS. “1-й перевал окр. Кушки Моргуновка [1st pass near Kushka Morgunovka] 13.IV.976 В. Ковалев”, “в траве” [=], “Holotypus *Empis cushcaensis* Shamshev sp. n.”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

dichuensis Straka, 1987: 14 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0286.

LABELS. “хр. Мал. Хинган р. Дичун [Lesser Khingan Range, the Dichun River] 7. VII.1979 А. Шаталкин”, “holotype”, “*Hilara dichuensis* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

grichanovi Shamshev et Kustov, 2008: 782 (*Empis*). HT ♂. RG Di0282.

LABELS. “Краснодар. кр. Окр. Северной, Убинская [Krasnodar Krai, Severskaia env., Ubinskaya] 23-5-970 В. Ковалев”, “HOLOTYPE”, “*Empis grichanovi* Shamshev, Kustov, sp. n.”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

kamenuschka Barták, 2003: 232 (*Rhamphomyia*). HT ♂. RG Di0366.

LABELS. “Юж. Приморье Каменушка [S Primorskiy Krai, Kamenushka] 9.VI.1984 А. Шаталкин”, “Holotypus *Rhamphomyia kamenuschka* Barták”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition excellent.

kovalevi Barták, 2004: 247 (*Rhamphomyia*). HT ♂. RG Di0364.

LABELS. “Краснодар. кр. Окр. Северной, Убинская [Krasnodar Krai, Severskaia env., Ubinskaya] 12-5-970 В. Ковалев”, “Holotypus *Rhamphomyia kovalevi* Barták”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition very good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

kovalevi Barták, Plant et Kubík, 2013: 245 (*Bicellaria*). HT ♂. RG Di0470.

LABELS. “Зап. Грузия Боржом зап. [W Georgia, Borzhomi Reserve] 8-VIII-69 В. Ковалев”, “Holotypus *Bicellaria kovalevi* Barták & Plant”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition excellent.

kovalevi Shamshev, 1998: 138 (*Empis*). HT ♂. RG Di0280.

LABELS. “Зап. Грузия Боржом зап. [W Georgia, Borzhomi Reserve] 10-8-69 В. Ковалев”, “Holotypus *Empis (Xanthempis) kovalevi* Shamshev sp. n.”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition very good, left wing and left hind leg missing, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

laeta Straka, 1987: 8 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0287.

LABELS. “Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 15.VI.1978 А. Шаталкин”, “holotype”, “*Hilara laeta* sp. n. ♀ VI. Straka det. 1984”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

minutiforceps Barták et Kubík, 2008: 339 (*Rhamphomyia*). HT ♂. RG Di0077.

LABELS. “Юж. Приморье Каменушка [S Primorskiy Krai, Kamenushka] 15.VI.1984

А. Шаталкин”, “Holotypus *Rhamphomyia minutiforceps* Barták”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition very good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

minutiforcipella Barták et Kubík, 2008: 342 (*Rhamphomyia*). HT ♂. RG Di0078.

LABELS. “Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 9.VII.1978 А. Шаталкин”, “Holotypus *Rhamphomyia minutiforcipella* Barták”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition good, both hind legs glued on a carton card, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

ozeroi Barták, 2003: 234 (*Rhamphomyia*). HT ♂. RG Di0076.

LABELS. “Амурская обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 12.VI.1981 А. Озеров”, “Holotypus *Rhamphomyia ozeroi* Barták”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition good, both right mid and hind legs missing, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

ozeroi Straka, 1987: 12 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0289.

LABELS. “Амурская обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] А. Озеров”, “17.VI.1982”, “holotype”, “*Hilara ozeroi* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition excellent.

pallescens Kovalev, 1979: 197 (*Platypalpus*). HT ♂. RG Di0295.

LABELS. “Сев.-зап. Кавказ Гужерипль [NW Caucasus, Guzeripl’] 8-6-970 В. Ковалев”, “Holotypus *Platypalpus pallescens* V. Kovalev”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition good, end of abdomen dissected and destroyed.

pseudoflavipes Shamshev, 1993: 694 (*Schistostoma*). HT ♂. RG Di0294.

LABELS. “Туркмения Репетек [Turkmenistan, Repetek] А.Л. Озеров”, “6.V.1990”, “Holotypus *Schistostoma pseudoflavipes* Shamshev sp. n.”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition very good.

setitibia Barták, Plant et Kubík, 2013: 246 (*Bicellaria*). HT ♂. RG Di0471.

LABELS. “Вост. Грузия Лагодех. зап. [E Georgia, Lagodekhi Reserve] 26–28VII-969 В. Ковалев, “альп.-субальп.” [=], “Holotypus *Bicellaria setitibia* Barták & Plant”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition excellent.

shatalkini Barták, Plant et Kubík, 2013: 248 (*Bicellaria*). HT ♂. RG Di0469.

LABELS. “р. Индигирка уст. р. Иньяли [Indigirka River, mouth of Inyali River] 23.VI.976 В. Ковалев”, “лиственничник с ерником и мхом на склоне сопки” [larch forest with yernik and moss on hill slope], “Holotypus *Bicellaria shatalkini* Barták & Plant”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition very good.

shatalkini Straka, 1987: 9 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0291.

LABELS. “Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 12.VI.1978 А. Шаталкин”, “12.VI”, “holotype”, “*Hilara shatalkini* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good.

tarda Straka, 1987: 11 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0293.

LABELS. “Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 20.VIII.1979 А. Шаталкин”, “holotype”, “*Hilara tarda* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

tuberifemur Barták, 2004: 251 (*Rhamphomyia*). HT ♂. RG Di0365.

LABELS. “Аджария, окр. Кобулети, Кинтришский запов. [Adzharia, Kobuleti env., Kintrishi Reserve] 10-5-971 В. Ковалев”, “Holotypus *Rhamphomyia tuberifemur* Barták”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

zejaensis Straka, 1987: 3 (*Hilara*). HT ♂. RG Di0290.

LABELS. “Амурская обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] А. Озеров”, “10.VII.1982”, “holotype”, “*Hilara zejaensis* sp. n. ♂ VI. Straka det. 1984”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

Family Ephydriidae

discostrata M. Krivosheina, 2008: 4 (*Discostrata*). HT ♂. RG Di0283.

LABELS. “Thai, Rayong, Khao Chamao 08 Dec 2007 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Discostrata discostrata* sp. n. det. M. Krivosheina, 2008”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

mathisi M. Krivosheina, 2013: 386 (*Dryxella*). HT ♂. RG Di0449.

LABELS. “INDIA, Gujarat, Naliya env., Wadsar, r. Khari 23.345°N 68.774°E, 4.X.2012 K. Tomkovich”, “Holotypus ♂ *Dryxella mathisi* gen. et sp. n. det. M. Krivosheina, 2012”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

nikita M. Krivosheina et Mathis, 2010: 386 (*Axysta*). HT ♂. RG Di0434.

LABELS. “Thai, Chantaburi prov., Pong Nam Ron 21.XII.2008 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Axysta nikita* sp. n. det. M.G. Krivosheina et W.N. Mathis, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

thaica M. Krivosheina, 2010: 1 (*Notiphila*). HT ♂. RG Di0395.

LABELS. “THAILAND: Chanthaburi Prov., Khao Khitchakut National Park (12°50.2970N, 102°07.2481E) 20.XI.2006, A.L. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Notiphila thaica* sp. n. det. M. Krivosheina, 2009”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

vikhrevi M. Krivosheina, 2008: 6 (*Discostrata*). HT ♂. RG Di0284.

LABELS. “Thailand, Pattaya, Jomtien 15 Dec 2007 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Discostrata vikhrevi* sp. n. det. M. Krivosheina, 2008”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition excellent.

zlobini M. Krivosheina, 2009: 2 (*Scatophila*). HT ♂. RG Di0344.

LABELS. “Милюково Камчатка [Kamchatka Kray, Mil'kovo] 7.07.1985 Злобин”, “Holotypus ♂ *Scatophila zlobini* sp. n. det. M. Krivosheina”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition excellent.

Family Fanniidae

altaica Pont et Vikhrev, 2009: 231 (*Fannia*). HT ♂. RG Di0388.

LABELS. circle label “HOLOTYPE”, “Алтай, Кош-Агачский р-н оз. Зерлюколь-Нур, 2300–2400 м 49,6 с.ш. 88,2 в.д. [Altai, Kosh-Agach distr., Zerlyukol'-Nur Lake], 2300–2400 м 49.6 с.ш. [N] 88.2 в.д. [E] 23.06.2005 Сб. А. Баркалов”, “HOLOTYPE ♂ *Fannia altaica* Pont & Vikhrev”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

Family Hesperinidae

ninae L.Papp et M. Krivosheina, 2010: 294 (*Hesperinus*). HT ♂. RG Di0392.

LABELS. “№ 227^a -14.VI.67 Кр. Поляна Мед. ворота [Krasnaya Polyana, Medvezh'i Vorota]”, “Holotypus ♂ *Hesperinus ninae* sp. n. det. L. Papp, M. Krivosheina, 2009”.

REMARKS. Holotype pinned. Fore and mid legs, tibia and tarsus of right hind leg missing, otherwise condition good.

Family Limoniidae

octobris Gavryushin, 2011: 109 (*Erioptera*). HT ♂. RG Di0436.

LABELS. “Russia: Krasnodar Territory, Sochi/Adler (43.4766°N, 39.9067°E) 18.X.2010, D. Gavryushin”, “Holotypus ♂ *Erioptera octobris* sp. n. det. D. Gavryushin, 2011”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

scopifera Gavryushin, 2012: 101 (*Rhipidia*). HT ♂. RG Di0429.

LABELS. “India, Uttarakhand, Chamba 30.363N 78.384E, 1800 m N. Vikhrev, 9–10. IX.2011”, “Holotypus ♂ *Rhipidia scopifera* sp. n. det. D. Gavryushin, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Both fore, left mid and high legs missing, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

Family Megamerinidae

shatalkini N. Krivosheina, M. Krivosheina et Nartchuk, 1996: 1518 (*Texara*). HT ♂. RG Di0373.

LABELS. “о. Кунашир окр. влк. Менделеева [Kunashir Island, vicinities of Mendeleev volcano] 23.VII.1985 Чуркин С.”, “typus ♂ *Texara shatalkini* Kr. Kr”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Right postpedicel missing, genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

Family Micropezidae

hennigi M. Krivosheina et N. Krivosheina, 1996b: 98 (*Rainieria*). HT ♂. RG Di0367.

LABELS. “498 28.6.77 Кунашир Менделеево [Kunashir Island, Mendeleev] п/к пихты 14.7 Зайцев”, “Type ♂ *Rainieria hennigi* Kriv. Kriv.”.

REMARKS. Holotype pinned. Lower half of tibia and tarsus of right fore leg and right mid leg missing, otherwise condition good.

Family Muscidae

archangelica Sorokina, 2010: 37 (*Spilogona*). HT ♂. RG Di0397.

LABELS. “Rus, around Narjan-Mar 08 July 2008, N. Vikhrev”, “Holotypus *Spilogona archangelica* Sorokina, 2008”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

asetopleura Vikhrev, 2012c: 424 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0439.

LABELS. “Ethiopia, Oromya, Langano L. 1590 m, 7.646N 38.706E 13–15.VIII.2012 N. Vikhrev”, “Holotypus *Lispe asetopleura* sp. n. det. N.E. Vikhrev, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

asiatica Pont et Vikhrev, 2012: 328 (*Hennigmyia*). HT ♂. RG Di0444.

LABELS. “Thailand., PhangNga prov. ~KhaoLak, 8.76N 98.284E near elephant camp 16–21.XII.2009 N. Vikhrev”, “Holotypus *Hennigmyia asiatica* sp. n. Pont, Vikhrev det. N.E. Vikhrev, 2009”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

asiatica (as ssp. of *fulvitarisus*) Vihrev, 2014: 164 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0479.

LABELS. “Sri Lanka, Marawila 7.440N 79.816E 23–31.XII.2012, N. Vihrev”, “Holotypus *Lispe fulvitarisus asiatica* ssp. n. det. N.E. Vihrev, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

beuki Vihrev, 2012a: 97 (*Azelia*). HT ♂. RG Di0430.

LABELS. “Thailand, PhangNga prov. ~KhaoLak, 8.76N 98.284E near elephant camp 16–21.XII.2009 N. Vihrev”, “Holotypus *Azelia beuki* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

dawkinsi Vihrev, 2009d: 347 (*Thricops*). HT ♂. RG Di0327.

LABELS. “Russia, Krasnodar reg., Adygeya, Lagonaki plateau 44,074°N 40,013°E, ~1800m asl, upper forest margin, 20–23.VI-II.2009, K. Tomkovich”, “Holotypus ♂ *Thricops dawkinsi* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

dmitryi Vihrev, 2014: 167 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0476.

LABELS. “KENYA: Lake Elementeita, 0.45172°S, 36.25988°E, 9 1777m 21.XI.2012, D. Gavryushin”, “Holotypus *Lispe dmitryi* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

emdeni Vihrev, 2012b: 107 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0431.

LABELS. “India, Rajasthan, Jaipur env. ~26.96N, 75.85E N. Vihrev, 21–23.II.2011”, “Holotypus ♂ *Lispe emdeni* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

ethiopica Vihrev, 2012d: 30 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0437.

LABELS. “Ethiopia, Oromya, Langano L. 1590 m, 7.646N 38.706E 13–15.VIII.2012 N. Vihrev”, “Holotypus *Lispe ethiopica* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

hennigi Vihrev, 2012c: 428 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0441.

LABELS. “Thailand, Mae Hong Son prov. 19.57N 98.28E, 650 m asl 20–25.XI.2010 N. Vihrev”, “Holotypus *Lispe hennigi* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

kosterini Vihrev, 2009b: 5 (*Coenosia*). HT ♂. RG Di0322.

LABELS. “RUSSIA, W. Siberia, Omsk suburbs lakes at Vorovskiy str., (54.89N 73.35E), 30 June 2008, O. Kosterin”, “Holotypus ♂ *Coenosia kosterini* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2009”.

REMARKS. Holotype glued on plastic card. Condition excellent.

kosterini Vihrev, 2013: 424 (*Thricops*). HT ♂. RG Di0448.

LABELS. “KAZ, E-Kazakhstan reg. Ust'-Chindagatuy env., 1750 m, 49.25N 87.00E 3–5.VI.2012, O.Kosterin”, “Holotypus *Thricops kosterini* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2013”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

kozlovi Vihrev, 2012c: 431 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0440.

LABELS. “RUS, Khakassia, Shira dist M Spirinsk L, 54.43N 90.15E 26.VI.2011, K. Tomkovich”, “Holotypus *Lispe kozlovi* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

martirei Vihrev, 2014: 160 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0474.

LABELS. “Reunion, Plaine des Cafres env, 1650m, 21.17S 55.59E 25.X.2012, D. Martire”, “Holotypus *Lispe martirei* sp. nov. det. N.E. Vihrev, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

medvedevi Vihrev, 2014: 155 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0472.

LABELS. “MADAGASCAR, Toamasina Province, near Andasibe, 940 m., 18°56'S, 48°25'E, 10.XII.2012 A.F. Medvedev”, “Holotypus *Lispe medvedevi* sp. nov. det. N.E. Vihrev, 2014”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

ozerovi Vihrev, 2009b: 2 (*Coenosia*). HT ♂. RG Di0321.

LABELS. “Russia, Sev. Osetia-Alania, near Verkhniy Zaramag, (42.694N 43.991E), 1600 m, 16.07.1989, A. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Coenosia ozerovi* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2009”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition very good.

polina Vihrev, 2009a: 42 (*Coenosia*). HT ♂. RG Di0320.

LABELS. “RUS, KUNASHIR island, Grozovoe env., Ivanovsky Cape (43°50'22.7"N, 145°24'39.9"E) leg. I. Melnik 8–15.VI-II.2008”, “Holotypus ♂ *Coenosia polina* sp. n. N. Vihrev, 08”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition good.

ponti Vihrev, 2009c: 2 (*Limnophora*). HT ♂. RG Di0323.

LABELS. “Thai, Phuket, 8,043N 98,2778E 27 Feb 2008, N. Vihrev”, “Holotypus ♂ *Limnophora ponti* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2009”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

pyrrhopyga Pont, 1975: 191 (*Helina*). HT ♂. RG Di0352.

LABELS. circle label “Holotype”, “c. Троицкое Олекминск. р. Якутия [Тоитскоие vil., Olekminsk distr., Yakutia] 14.VIII.1970 Аммосов”, “Holotype ♂ *Helina pyrrhopyga* A.C. Pont”.

REMARKS. Holotype pinned. Both wings partly damaged, both mid legs and tarsomeres 3–5 of left hind leg missing, otherwise condition good.

secunda Pont et Vihrev, 2010: 102 (*Huckettomyia*). HT ♂. RG Di0387.

LABELS. circle label “HOLOTYPE.”, “Rus, Sochi reg, m. Akhun 27 Oct 2007 N. Vihrev”, “Holotype ♂ *Huckettomyia secunda* sp. nov., Pont & Vihrev”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

tomkovichi Vihrev, 2009d: 346 (*Thricops*). HT ♂. RG Di0326.

LABELS. “Russia, Krasnodar reg., Adygeya, Lagonaki plateau env.: 44.093°N 40.019°E, ~ 1725 m asl, *Abies* forest, 26–28.VI.2009, K. Tomkovich”, “Holotypus ♂ *Thricops tomkovichi* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2009”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

tomkovichi Vihrev, 2014: 156 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0473.

LABELS. “India, Assam st, Chapar env Champamati R, 26.32N 90.46E 1–3.I.2014, K. Tomkovich”, “Holotypus *Lispe tomkovichi* sp. n. det. N.E. Vihrev, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

triangularis Vihrev, 2014: 161 (*Lispe*). HT ♂. RG Di0475.

LABELS. “Kenya, Nakuru Co, Elementaita Lake, 0.477S, 36.266E, 1780 m 17.XII.2013, N. Vihrev”, “Holotypus *Lispe triangularis* sp. nov. det. N.E. Vihrev, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

valentinae Pont, 1975: 193 (*Pogonomyia*). HT ♂. RG Di0351.

LABELS. circle label “Holotype”, “станция АН [Academy of Sciences station] 24.VI. 1953”, “хр. Терской Чонкызылсу [Terskei Range, Chonkyzylsu] Д. Панфилов”, “Holotype ♂ *Pogonomyia valentinae* A.C. Pont”
REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

vikhrevi Sorokina, 2010: 35 (*Spilogona*). HT ♂. RG Di0396.

LABELS. “Rus, 60 km N Narjan Mar, Pechora r. 10 July 2008, N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Spilogona vikhrevi* Sorokina 2008”.
REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

Family Odiiniidae

graciosa (as spp. of *stackelbergi*) N. Krivosheina et M. Krivosheina, 1996: 141 (*Turanodinia*). HT ♀. RG Di0377.

LABELS. “№ 5 15.VIII.75 Наурзум. з-к [Naurzum Reserve] натёк на тополе А. Зайцев”, “typus *T. stackelb. graciosa*”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, last abdominal segments dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

stackelbergi N. Krivosheina et M. Krivosheina, 1996: 141 (*Turanodinia*). HT ♀. RG Di0376.

LABELS. “Туркмения Геок-Тепин. р. Бабараб [Turkmenistan, Geok-Tepe Distr., Babarab] 16.3.82 натёк/караг. 43 В 27.4 Н. Кр.”, “typus ♂ *Turanodinia stackelbergi* Kriv. Kriv”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, last abdominal segments dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

Family Otitidae

ussurica N. Krivosheina et M. Krivosheina, 1997: 675 (*Pseudotephritis*). HT ♂. RG Di0371.

LABELS. “Приморский кр. Лазовский рн Сокольчи [Primorskiy Krai, Lazovski distr. Sokol'chi] 26.6.79 п/к дуба 114 В. 16.8. Н. Крив.”, “type *Pseudotephritis ussurica* Kriv Kriv. 1966 ♂”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, last abdominal segments dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

Family Phoridae

amurensis Mostovski et Mikhailovskaya, 2003: 153 (*Gymnophora*). HT ♂. RG Di0302.

LABELS. “Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 30.VII.1978 А. Шаталкин”, “Holotype *Gymnophora amurensis* ♂ Mostovski”.

REMARK. Holotype stored in a microvial with glycerine.

nigra Naumov, 2013: 145 (*Saetulaptera*). HT ♂. RG Di0456.

LABELS. “Nov. КАЗАХСТАН Заилийский Алатау Карагайлинское ущелье [Kazakhstan, Zailiiskii Alatau Range, Karagaili gorge] 15.03.1974 Мариковский П”, “Заилийский Алатау Ущелье Чапаева [Zailiiskii Alatau Range, Чараев gorge] Мариковский 05.03.1974”, “HOLOTYPE male *Saetulaptera nigra* Naumov”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Right postpedicel, right fore tibia and tarsus missing; left damaged wing and fore left leg glued on a carton card; last abdominal segments dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

ozeroi Mostovski, 2002: 23 (*Phora*). HT ♂. RG Di0304.

LABELS. “Кавказ, Сев. Осетия, окр. пос. Бурон /Цейское ущелье/ [Caucasus, North Ossetia, Buron env./Tsei gorge/] А.Л. Озеров”, “6.VI.1989”, “Holotype *Phora ozeroi* Mostovski”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Left mid and right hind legs missing; last abdominal segments dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

perpropinqua Mostovski et Mikhailovskaya, 2003: 161 (*Gymnophora*). HT ♂. RG Di0300.

LABELS. "CRIMEA, Bakhchisaraj D., Kayas-Dzhilga 14.VI.1995 M. Mostovski leg.", "Holotype *Gymnophora perpropinqua* Mostovski ♂".

REMARK. Holotype stored in a microvial with glycerine, discoloured.

victoria Mostovski et Mikhailovskaya, 2003: 159 (*Gymnophora*). HT ♂. RG Di0301.

LABELS. "Киргизия, Баткен. рн, ур. Мадьген [Kirgizstan, Batken Distr., Madygen hole], 16.V.1964 Панфилов Притыкина", "Holotype *Gymnophora victoria* Mostovski ♂".

REMARK. Holotype stored in a microvial with glycerine, strongly discoloured.

zherikhini Mostovski, 2002: 24 (*Phora*). HT ♂. RG Di0303.

LABELS. "Ю. Сахалин, Стародубское [S Sakhalin, Starodubskoie] 24.7.73 Купоросов leg.", "Holotype *Phora zherikhini* Mostovski".

REMARK. Holotype stored in a microvial with glycerine, strongly discoloured.

Family Piophilidae

caucasica Ozerov, 2008: 492 (*Protopiophila*). HT ♂. RG Di0274.

LABELS. "Rus, ~ Sochi, Imeretinsk nizm [lowland] 26 Oct 2007 N. Vikhrev", "Holotypus ♂ *Protopiophila caucasica* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2007".

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition excellent.

IDENTITY. A junior synonym of *Protopiophila latipes* (Meigen, 1838), **syn. n.**

vikhrevi Ozerov, 2008: 491 (*Protopiophila*). HT ♂. RG Di0273.

LABELS. "TURKEY: Antalya, to SW of Manavgat (36.763150°N, 31.419503°E), 1.X.2007, coll. A.L. Ozerov", "Holotypus ♂ *Protopiophila vikhrevi* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2007".

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition excellent.

Family Platystomatidae

soosi M. Krivosheina et N. Krivosheina, 1996b: 175 (*Platystoma*). HT ♀. RG Di0375.

LABELS. "Таджик. Кург.-Тюбе [Tajikistan, Kurgan-Tyube] А. Романов 15.VI.1939", "Platystoma suave Lw. ♀ L. Zimina det. VII.82", "Holotypus ♀ *Platystoma soosi* M. Kriv. N. Kriv. 1994".

REMARKS. Holotype pinned. Both post-pedicels, both mid legs, right hind leg missing; last abdominal segments dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

Family Rhinophoridae

setiventris Rohdendorf, 1935: 101 (*Mimodexia*). HT ♂. RG Di0400.

LABELS. "Ташауз Туркменистан [Turkmenistan, Tashauz] Гребельский! 5.V.33", "11 76", "*Morphodexia setiventris* Typus B. Rohdendorf det 1934".

REMARKS. Holotype pinned. Tarsomeres 3–5 of right hind leg missing, otherwise condition very good.

Family Sarcophagidae

alajica Rohdendorf, 1927: 164 (*Thereomyia*). HT ♂. RG Di0332.

LABELS. gold circle, "Шагимарданъ [Shagimardan]", yellow square crossed out along the middle by red line with number "2.", "*Thereomyia alajica* B. Rohdendorf 1927 Typus".

REMARKS. Holotype pinned. Both mid legs and right hind leg missing, otherwise condition good.

alajicum Rohdendorf, 1930: 35 (*Miltogramma*). HT ♂. RG Di0334.

LABELS. “Алай[Alai]”, yellow square crossed out along the middle by red line with number “22.”, “*alajicum*”, “*Miltogramma*”.

REMARKS. Holotype pinned. Left wing destroyed, right wing and left lower calypter damaged, otherwise condition good.

alexii Rohdendorf, 1927: 167 (*Pediasomyia*). HT ♂. RG Di0328.

LABELS. gold circle, “Tirenj-Uzjak, distr. Perovsk Syr-Darja guber A. Zhelochovtsev coll. 10.VI.925”, “*Pediasomyia* (s. str.) *Alexii* Typus 1936 B. Rohdendorf”.

REMARKS. Holotype pinned. Abdomen dissected and glued on a pin, tarsomeres 2–5 of left hind leg and right hind leg missing, otherwise condition good.

bajkalensis Rohdendorf, 1925a: 56 (*Sarcophaga*). HT ♂. RG Di0378.

LABELS. gold circle, “21”, “Байкал [Baikal]”, “*Sarcophaga bajkalensis* Typus”.

REMARKS. Holotype pinned. Tarsomeres 2–5 of left fore leg missing, last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good.

brahicerca Rohdendorf, 1925b: 66 (*Apodacra*). HT ♀. RG Di0402.

LABELS. gold circle, “Transcaspia Tedzhen 15.VI.923”, “A.H. Zhelochovtsev”, “*Apodacra brahicerca* Rohdendorf 1923”.

REMARKS. Holotype pinned. Right wing slightly damaged, otherwise condition good.

erythrogastra Rohdendorf, 1927: 162 (*Eremasiomyia*). HT ♀. RG Di0330.

LABELS. gold circle, “Transcaspia distr. Merv st[at]ion Ursh-Adzhi B. Rohdendorf 10.VI.1923”, “*Eremasiomyia erythrogastra* B. Rohdendorf 1923. Typus”.

REMARKS. Holotype pinned. Left fore and right mid legs missing, otherwise condition good.

fedtshenkoi Rohdendorf, 1969: 943 (*Parasarcophaga*). HT ♂. RG Di0381.

LABELS. silver circle, “Калаилябиоб [Kalailyabiob] 1.VIII.47”, “*Parasarcophaga fedtshenkoi* B. Rohdendorf det. Coty”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

griseotomentosa Rohdendorf, 1925b: 63 (*Pediasomyia*). HT ♀. RG Di0401.

LABELS. gold circle, “Кизилъкумъ [Kyzylkum]”, violet square crossed out along the middle by red line with number “12.”, “[?] *Turkmenacra griseotomentosa* Rohdendorf 1923”.

REMARKS. Holotype pinned. Head dissected and glued on a pin, otherwise condition good.

heptapotamicum Rohdendorf, 1935: 51 (*Miltogramma*). HT ♂. RG Di0340.

LABELS. “Дорога к Гавриловке Копальск. у. Семир об. [Semirechje Region, Kopal District, road to Gavrilovka] 26.VII.922”, “№ 5025”, “*heptapotamicus* Rohdendorf det. Type”, “*Miltogramma*”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

heptopotamica Rohdendorf, 1925b: 68 (*Apodacra*). HT ♀. RG Di0404.

LABELS. gold circle, “Blagoviestchenskoe distr. Pishpek. prov. Semiretshje 28.VI.23.” on reverse “B. Kusun coll.”, “*Apodacra heptopotamica* Rohdendorf 1923”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

jagnobicum Rohdendorf, 1935: 123 (*Taxigramma*). HT ♀. RG Di0341.

LABELS. gold circle, blue square with number “22.”, “Ягнобъ [Yagnob]”, “*Eutaxigramma jagnobicum* Rohd. Rohdendorf det.”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

jaxartiana (as spp. of *fasciata*) Rohdendorf, 1927: 163 (*Thereomyia*). HT ♀. RG Di0331. LABELS. gold circle, “Каракъ [Karak]”, violet square crossed out along the middle by red line with number “7.”, “*Thereomyia fasciata jaxartiana* Rhd Typus. 1927.”.

REMARKS. Holotype pinned. Right mid and left hind legs missing, otherwise condition good.

karakumicum Rohdendorf, 1935: 119 (*Taxigramma*). HT ♀. RG Di0339.

LABELS. gold circle, “Transcaspia distr. Merv st.[ation] Utsh-Adzhi B. Rohdendorf 10.VI.1923”, “13 92”, “*Paragusiellum karakumicum* Rh B. Rohdendorf det 1935”.

REMARKS. Holotype pinned. Right fore leg, left hind leg and tarsomeres 2–5 of right hind leg missing, otherwise condition good.

kizylkumi Rohdendorf, 1930: 26 (*Aleximyia*). HT ♀. RG Di0342.

LABELS. gold circle, “Каракъ [Karak]”, pink square crossed out along the middle by red line with number “7.”, “Typus *Aleximyia kizylkumi* Rohdendorf 1930”.

REMARKS. Holotype pinned. Head dissected and glued to thorax, otherwise condition good.

latifrons Rohdendorf, 1935: 52 (*Miltogramma*). HT ♀. RG Di0335.

LABELS. “Prov. Syr-Darja. distr. Perovsk. st.[ation] Tirenj-Uzjak A.N. Zhelochovtsev 10.VI.925”, “№5035”, “*Miltogramm*[xxx] [xxx = illegible] *latifrons* Rohdendorf det. Type”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

leucocera Rohdendorf, 1925b: 66 (*Apodacra*). HT ♂. RG Di0403.

LABELS. gold circle, “Кизилькумъ [Kyzylkum]”, violet square crossed out along the

middle by red line with number “11.”, “*Apodacra leucocera* Rohdendorf Typus”.

REMARKS. Holotype pinned. Right fore and both mid legs missing, otherwise condition good.

nana Rohdendorf, 1925b: 71 (*Apodacra*). HT ♀. RG Di0405.

LABELS. “Transcaspia distr. Merv st.[ation] Utsh-Adzhi B. Rohdendorf 9.VI.1923”, “Typus *Apodacra (Xeromyia) nana* B. Rohdendorf 1923”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

oxygona Rohdendorf, 1925b: 72 (*Apodacra*). HT ♀. RG Di0406.

LABELS. gold circle, “Transcaspia distr. Merv st.[ation] Utsh-Adzhi B. Rohdendorf 9.VI.1923”, “Typus *Apodacra oxygona* Rohdendorf”.

REMARKS. Holotype pinned. Right hind leg missing, otherwise condition good.

pritykinae Verves, 1982: 532 (*Pediasomyia*). HT ♂. RG Di0481.

LABELS. “Киргизия 20 км сев. Ляйляка [Kyrgyzstan 20 km N of Laylayk] 18.8.[19] 69 Л. Притыкина”, “Holotypus *Pediasomyia pritykinae* Verves 1980”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

rossica Rohdendorf, 1925a: 54 (*Sarcophaga*). HT ♂. RG Di0379.

LABELS. “11 16”, “Borovoje, prov. Akmolinsk. O. Tschernova 5.VII.928”, “*Sarcophaga rossica* m Typus”.

REMARKS. Holotype pinned. Right fore leg missing, otherwise condition good.

rubrum Rohdendorf, 1930: 43 (*Miltogramma*). HT ♂. RG Di0333.

LABELS. “Каракск. степь” [Karak Steppe], violet square crossed out along the middle by red line with number “5.”, “M”, “*rubrum* Rohdendorf det Typus”, “*Miltogramma*”.

REMARKS. Holotype pinned. Right fore leg, left mid leg and both wings missing; thorax damaged.

smirnovi Rohdendorf, 1925a: 57 (*Sarco-phaga*). ST ♂. RG Di0380.

LABELS. gold circle, “Перп-Разум [(Moscow City), Petrovsko-Razumovskoe] 7.VI.922”, “45”, “Е. Смирнов” [E. Smirnov].

REMARKS. Holotype pinned; genitalia dissected and presumed destroyed, otherwise condition good.

sumbaricum Rohdendorf, 1935: 53 (*Miltogramma*). HT ♀. RG Di0338.

LABELS. Gold circle, “Кожне-Кассыр distr. Aschabad B. Rohdendorf 26.VI.923”, “№5033”, “*Miltogramma sumbaricum* Rohdendorf det. Typ”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

trichiosoma Rohdendorf, 1927: 161 (*Sogdianomyia*). HT ♂. RG Di0329.

LABELS. Blue square with number “21.”, “Ягнобъ [Yagnob]”, “Турус *Sogdianomyia trichiosoma* B. Rohdendorf 1927”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

turkestanicum Rohdendorf, 1935: 55 (*Miltogramma*). HT ♀. RG Di0337.

LABELS. “Кизилькумъ [Kyzylkum]”, purple square crossed by red line along the middle with figure “12.”, “№ 5016”, “*turkestanicum* Rohdendorf det Typ”, “*Miltogramma*”.

REMARKS. Holotype pinned. Left fore leg missing, otherwise condition good.

varzaminori Rohdendorf, 1935: 59 (*Miltogramma*). HT ♂. RG Di0336.

LABELS. Blue square with number “22.”, “Ягнобъ [Yagnob]”, “*Myochromum varzaminori* B. Rohdendorf Typ”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

zhelochovtsevi Rohdendorf, 1935: 125 (*Taxigramma*). HT ♂. RG Di0343.

LABELS. Gold circle, “Novaja Buchara 7.VII.1930 A. Zhelochovtsev”, “14 14”, “*Paragusia zhelochovtsevi* Rohd. Rohdendorf det. 1934”.

REMARKS. Holotype pinned. Left mid leg glued on a carton card, its tarsomeres 4 and 5 missing; tarsomeres 3–5 of left fore leg, right mid leg, tarsomere 5 of left hind leg and tarsus of right hind leg missing.

Family Scathophagidae

amurensis Ozerov, 2010a: 160 (*Nanna*). HT ♂. RG Di0382.

LABELS. “Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 14.VI.1978 А. Шаталкин”, “Holotypus ♂ *Nanna amurensis* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2009”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

arctica Ozerov, 2013: 85 (*Acerocnema*). HT ♂. RG Di0446.

LABELS. “РОССИЯ: Красноярский край, оз. Таймырское, зап. берег зал. Байнур-Неру [RUSSIA: Krasnoyarsky Kraу, Таймырское lake, W shore of Bainura Neru bay] (~74.117698°N, 100.950675°E), 30.VII.–7.VIII.1976 А. Расницын, И. Сукачѳва”, “Holotypus *Acerocnema arctica* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2013”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition very good.

basovi Ozerov, 2010b: 157 (*Micropselapha*). HT ♂. RG Di0383.

LABELS. “РОССИЯ: Татарстан, Волжско-Камский заповедник [Russia: Tatarstan, Volzhsko-Kamskii Reserve], (~55.897357°N, 48.733022 °E) оз. Раифа [Raifa lake], 13.V.2005, В. Басов”, “Holotypus ♂ *Micropselapha basovi* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2009”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, only tarsomeres 3–5 of left fore leg missing; abdomen dissected and stored

in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

belousovi Ozerov, 2012c: 5 (*Parallelomma*). HT ♂. RG Di0423.

LABELS. "CHINA: Sichuan, SW Pingchuan Town (22 39 35N, 101 44 28E), 3445 m, 16.07.2011, leg. Belousov, Kabak", "Holotypus ♂ *Parallelomma belousovi* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

caucasicum Ozerov, 2010a: 314 (*Parallelomma*). HT ♂. RG Di0363.

LABELS. "RUS., ADYGEYA, N Lagonaki mt., Azish cave env., 44.093°N 40.019°E, ~1725 asl, Picea forest, 26–28.VI.2009, coll. K. Tomkovich", "Holotypus ♂ *Parallelomma caucasicum* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2010".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition very good, only abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

chinensis Ozerov, 2012c: 4 (*Parallelomma*). HT ♂. RG Di0422.

LABELS. "CHINA: Sichuan, SW Mianning Town (28 15 19N, 101 43 42E), 3960 m, 09.07.2011, leg. Belousov, Kabak", "Holotypus ♂ *Parallelomma chinensis* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012".

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good; abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

fansipanicola Ozerov in Ozerov & M. Krivosheina, 2011a: 5 (*Scatomyza*). HT ♂. RG Di0389.

LABELS. "VIETNAM: Lào Cai Province, road to Mt. Fansipan, 2055 m, (22.335885°N, 103.784281°E), 31.III.2011, coll. A. Ozerov & A. Medvedev", "Holotypus ♂ *Scatomyza fansipanicola* Ozerov, sp. n. det. A.L. Ozerov, 2011".

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

flavostriatum Ozerov, 2009a: 423 (*Norellisoma*). HT ♂. RG Di0317.

LABELS. "Rus, Сочи, окр. Эстосадка, гора Псехако [Sochi, Estosadok env., Psehako Mt.], субальп. ~N43°41'28, E40°22' K. Tomkovich 14–18.VI.2008", "Holotypus ♂ *Norellisoma flavostriatum* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2008".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition very good, only end of abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

hadleyi Ozerov, 2013: 88 (*Scathophaga*). HT ♂. RG Di0447.

LABELS. "RUS, Shikotan Isl, Tserkovnaya Bay, (43.75N, 146.70E), 11–17.VI.2012, Yu. Sundukov", "Holotypus *Scathophaga hadleyi* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2013".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition very good, only abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

kabaki Ozerov, 2012c: 7 (*Parallelomma*). HT ♂. RG Di0424.

LABELS. "CHINA: Sichuan, SW Pingchuan Town (22 39 35N, 101 44 28E), 3445 m, 16.07.2011, leg. Belousov, Kabak", "Holotypus ♂ *Parallelomma kabaki* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Tarsus of left mid leg missing; right hind leg glued on a carton card, end of abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

karelica Ozerov, 2013: 83 (*Scathophaga*). HT ♂. RG Di0438.

LABELS. "РОССИЯ: Карелия, Пояконда [Russia: Karelia, Poyakonda] (66.5892200°N, 32.8286717°E), 30.VI.2010, A.L. Ozerov", "Holotypus *Scathophaga karelica* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012".

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

kosterini Ozerov et M. Krivosheina, 2014b: 207 (*Cordilura*). HT ♂. RG Di0477.

LABELS. "RUSSIA: Primorskiy Kray Lotos Lake (42.46N 130.64E), 1–3.VII.2014, coll. O. Kosterin", "Holotypus ♂ *Cordilura kosterini* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Both wings slightly damaged, abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

melanothorax Ozerov, 2012c: 2 (*Parallelomma*). HT ♂. RG Di0421.

LABELS. "CHINA: Sichuan, SW Mianning Town (28 15 19N, 101 43 42E), 3960 m, 09.07.2011, leg. Belousov, Kabak", "Holotypus ♂ *Parallelomma melanothorax* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

monochroma Ozerov et M. Krivosheina, 2014b: 209 (*Cordilura*). HT ♂. RG Di0468.

LABELS. "Russia: Sakhalinskaya Oblast', Kuril Islands, Kunashir I., Yuzhno-Kurilsk (44.026N 145.862E), 6.VII.2013, leg. Yu. Sundukov", "Holotypus ♂ *Cordilura monochroma* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014".

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

montana Ozerov et M. Krivosheina, 2013b: 2 (*Gimnomera*). HT ♂. RG Di0458.

LABELS. "30.V.1989", "Кавказ, Сев. Осетия, хр. Бахты Лаппарыраг, 10 км Ю-В Алагир [Caucasus, North Ossetia, Bakhty Lapparyrag range, 10 km SE of Alaghir], 1600 м А.Л. Озеров", "*Gymnomera dorsata* (Zetterstedt) det. A.L. Ozerov, March, 1999 ♂", "Holotypus *Gimnomera montana* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2013".

REMARKS. Holotype glued on a carton card. It is in very good condition.

nigroantennatus Ozerov, 2012c: 8 (*Megaphthalmoides*). HT ♀. RG Di0425.

LABELS. "CHINA: Sichuan, SW Mianning Town (28 15 19N, 101 43 42E), 3960 m, 09.07.2011, leg. Belousov, Kabak", "Holotypus ♀ *Megaphthalmoides nigroantennatus* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

nigrovenosum Ozerov, 2009a: 423 (*Norellisoma*). HT ♂. RG Di0318.

LABELS. "АЗЕРБАЙДЖАН: Ленкоранский р-н, с. Бурджалы [Azerbaijan: Lenkoran distr., Burjaly] (38.65855°N, 48.7793°E) 27.X.2008, Д. Гаврюшин", "Holotypus *Norellisoma nigrovenosum* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2008".

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good, only end of abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

oreinum Ozerov, 2010c: 231 (*Norellisoma*). HT ♂. RG Di0361.

LABELS. "RUS., ADYGEYA, N Lagonaki mt., Azish cave env., 44,093°N 40,019°E, ~ 1725 asl, Picea forest, 26–28.VI.2009, coll. K. Tomkovich", "Holotypus ♂ *Norellisoma oreinum* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2009".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

paveli Ozerov et M. Krivosheina, 2013b: 4 (*Microprosopa*). HT ♂. RG Di0457.

LABELS. "РОССИЯ: Чукотка, окр. п. Мейньпильгыно [Russia: Chukotka, Мейньпильгыно env.] (62.5385N, 177.0519E), 5.VII.2013, П.С. Томкович", "Holotypus *Microprosopa paveli* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2013".

REMARKS. Holotype glued on a pin. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

pechorica Ozerov, 2010d: 240 (*Neochirosia*). HT ♂. RG Di0362.

LABELS. “Россия: Архангельская обл., Ненецкий заповедник, кордон “Большой Гусинец” [Russia: Arkhangel’sk Oblast, Nenetskiĭ Reserve, Bol’shoi Gusinets cordon] (68.175957°N, 53.645394°E), 10.VII.2008, A.L. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Neochirosia pechorica* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2010”.

REMARKS. Holotype pinned. End of abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

pulchra Ozerov et M. Krivosheina, 2012: 331 (*Cordilura*). HT ♂. RG Di0432.

LABELS. “VIETNAM: Lai Chau Province, Hoang Lien National Park, (22.347948°N, 103.769714°E) 1900 m, 19.IV.2012, A.L. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Cordilura pulchra* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

rossolimoae Ozerov, 2010b: 161 (*Nanna*). HT ♂. RG Di0384.

LABELS. “Амурская обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 20.VII.1981 A. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Nanna rossolimoae* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2009”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Condition excellent.

sidorenkoi Ozerov et M. Krivosheina, 2012b: 2 (*Cordilura*). HT ♂. RG Di0435.

LABELS. “РОССИЯ: Приморский край, Лазовский заповедник. кордон Проселочный [Primorskiy Kray, Lazovskii Reserve, Proselochnyi cordon] (43.005750°N, 134.123833°E) 22–23.V.2007, В. Сидоренко”, “Holotypus ♂ *Cordilura sidorenkoi* sp. n. det. A.L. Ozerov et M.G. Krivosheina, 2011”.

REMARKS. Both head and body of the holotype are glued on a carton card. Right fore and right hind legs missing; abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

sundukovi Ozerov, 2013: 85 (*Cleigastra*). HT ♂. RG Di0445.

LABELS. “RUS, Shikotan Isl, Tserkovn [aya]. Bay, (43.75N, 146.70E), 10–14.VI.2012, Yu. Sundukov”, “Holotypus *Cleigastra sundukovi* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2013”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

sychevskayae Ozerov, 2010b: 162 (*Scathophaga*). HT ♂. RG Di0386.

LABELS. “Якутия Табаллах [Yakutia, Tabalakh] 3.VIII.1969 В. Сычевская”, “коп. помет [cow-dung]” on reverse side, “Holotypus ♂ *Scathophaga sychevskayae* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2010”.

REMARKS. Holotype pinned. Left mid leg and tarsus of left hind leg missing; posterior part of thorax with both hind legs and abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen.

tatiana Ozerov et M. Krivosheina, 2013a: 16 (*Cordilura*). HT ♂. RG Di0455.

LABELS. “VIETNAM: Lai Chau Province, Hoang Lien National Park, (22.33768°N, 103.77922°E) (2068 m), 30.IV.2013, T.V. Galinskaya”, “Holotypus *Cordilura tatiana* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2013”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

tomkovichi, Ozerov, 2010b: 158 (*Norellisoma*). HT ♂. RG Di0385.

LABELS. “RUS., ADYGEYA, N Lagonaki mt., ~ 1830 asl, 44.050°N 40.018°E, meadow coll. K. Tomkovich 20–23.VIII.2009”, “Holotypus ♂ *Norellisoma tomkovichi* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2009”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

tomkovichi Ozerov, 2012a: 433 (*Spaziphora*). HT ♂. RG Di0426.

LABELS. “RUS, CHUKOTKA, ANADYR distr., MEYNYPII’GYNO env. 62.567N 177.033E, lake-morene 10–13.VII.2011, P.S. Tomkovich”, “Holotypus ♂ *Spaziphora tomkovichi* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2011”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

vikhrevi Ozerov et M. Krivosheina, 2014b: 204 (*Acanthocnema*). HT ♂. RG Di0478.

LABELS. “Rus, Magadan reg, Yablonevyy Pass (60.59N 151.53E), 900 m, 17.VII.2014, N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Acanthocnema vikhrevi* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

zlobini Ozerov, 2009a: 421 (*Microprosopa*). HT ♂. RG Di0319.

LABELS. “Кавказ, Сев. Осетия, окр. пос. Бурон /Цейское ущелье/ [Caucasus, North Ossetia, Buron env./Tsei gorge/] А.Л. Озеров”, “4.VII.1990”, “Holotypus ♂ *Microprosopa zlobini* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2008”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. It is in excellent condition.

Family Sciomyzidae

shatalkini Vikhrev, 2008: 241 (*Anticheta*). HT ♂. RG Di0278.

LABELS. “Приморский кр. Каменушка [Primorskiy Krai, Kamenushka] 25.VII.1984 А. Шаталкин”, “Holotypus ♂ *Anticheta shatalkini* sp. n. det. N.E. Vikhrev, 2008”.

REMARKS. Holotype minute pinned; last abdominal segments dissected and glued on a carton card with the specimen, otherwise condition good.

Family Sepsidae

amharaica Ozerov, 2014: 81 (*Sepsis*). HT ♂. RG Di0465.

LABELS. “Ethiopia, Amhara, Blue Nile, 1070 m, 10.08N 38.19E 31.VII.2012 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Sepsis amharaica* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

annamensis Ozerov et M. Krivosheina, 2012a: 333 (*Pseudonemopoda*). HT ♂. RG Di0433.

LABELS. “VIETNAM: Lai Chau Province, Hoang Lien National Park, (22.347948°N, 103.769714°E) 1900 m, 11.IV.2012, A.L. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Pseudonemopoda annamensis* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

chinensis Ozerov, 2012b: 114 (*Sepsis*). HT ♂. RG Di0428.

LABELS. “CHINA: Yunnan, Ailaoshan Mt. Range W Shuitangzhen Town (24 08 31N, 101 23 52E), 2555 m, 04.06.2011, leg. Belousov, Kabak”, “Holotypus ♂ *Sepsis chinensis* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012”.

REMARKS. Holotype pinned. Fore right leg, except coxa missing; end of abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

dmitrii Ozerov, 2014: 77 (*Adriapontia*). HT ♂. RG Di0464.

LABELS. “KEN: Kiambu Co., 3 km NE Kijabe 0.93192°S, 36.61637°E, 16 2599 m 18.XII.2013, D. Gavryushin”, “Holotypus ♂ *Adriapontia dmitrii* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

dolichoptera Ozerov, 2012b: 113 (*Aristina*). HT ♀. RG Di0427.

LABELS. “CHINA: Sichuan, SW Mianning Town (28 15 19N, 101 43 42E), 3960 m, 09.07.2011, leg. Belousov, Kabak”, “Holo-

typus ♀ *Aristina dolichoptera* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2012”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

elenae Ozerov, 2014: 80 (*Afrosepsis*). HT ♂. RG Di0463.

LABELS. “Ethiopia, Amhara, Blue Nile, 1070 m, 10.08N 38.19E 31.VII.2012 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Afrosepsis elenae* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Condition excellent.

kaloedka Ozerov et M. Krivosheina, 2011b: 211 (*Dicranosepsis*). HT ♂. RG Di0393.

LABELS. “VIETNAM: Lào Cai Province, road to Mt. Fansipan, 2055 m, (22.335885°N, 103.784281°E), 31.III.2011, coll. A. Ozerov & A. Medvedev”, “Holotypus ♂ *Dicranosepsis kaloedka* Ozerov, sp. n. det. A.L. Ozerov, 2011”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition excellent.

medvedevi Ozerov, 2014: 78 (*Adriapontia*). HT ♂. RG Di0466.

LABELS. “Ethiopia, Oromya, Debr Libanos, 2500 m, 9.732N 38.816E 29–30.VII.2012 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Adriapontia medvedevi* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

pseudoviduata Ozerov, 2010e: 4 (*Toxopoda*). HT ♂. RG Di0374.

LABELS. “Thailand., Chonburi Jomtien, ~ 12.875N 100.892E 20–22.XII.2009 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Toxopoda pseudoviduata* sp. nov. A.L. Ozerov, 2010”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

sapaensis Ozerov et M. Krivosheina, 2011b: 213 (*Sepsis*). HT ♂. RG Di0394.

LABELS. “VIETNAM: Lào Cai Province, SaPa, 1525 m, (22.341421°N, 103.851068°E), 4.IV.2011, coll. A. Ozerov”, “Holotypus ♂ *Sepsis sapaensis* Ozerov, sp. n. det. A.L. Ozerov, 2011”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition excellent.

vikhrevi Ozerov, 2014: 80 (*Meroplius*). HT ♂. RG Di0462.

LABELS. “Ethiopia, Oromya, Debr Libanos, 2500 m, 9.732N 38.816E 29–30.VII.2012 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Meroplius vikhrevi* sp. n. det. A.L. Ozerov, 2014”.

REMARKS. Holotype glued on a pin. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

vikhrevi Ozerov et Iwasa, 2008: 10 (*Toxopoda*). HT ♂. RG Di0277.

LABELS. “India, Goa, Calangute 19 Jan 2008 N. Vikhrev”, “Holotypus ♂ *Toxopoda vikhrevi* sp. nov. det. A.L. Ozerov, 2008”.

REMARKS. Holotype glued on a carton card. Condition excellent.

Family Sphaeroceridae

acris Roháček et Papp, 1988: 109 (*Paralimosina*). HT ♂. RG Di0299.

LABELS. “Амурская обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 3.IX.1981 А. Шаталкин”, “Holotypus ♂ *Paralimosina acris* sp. n. Roháček & Papp det. 1987”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

dyscola Roháček et Papp, 1983: 222 (*Leptocera*). HT ♂. RG Di0297.

LABELS. “Амурская обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 25.VIII.1981 А. Шаталкин”,

“Holotypus *Leptocera* (s.str.) *dyscola* sp. n. ♂ Roháček & Papp det. 1982”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Tergomeres 2–5 of right hind leg missing; abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

minor Roháček et Papp, 1988: 137 (*Paralimosina*). HT ♂. RG Di0296.

LABELS. “Южн. Приморье, 40 км Ю-В Уссурийска [Primorskiy Krai, 40 km SE of Ussuriisk] А. Озеров”, “труп лягушки [frog cadaver] 10.00–11.00” on reverse side, “11. VIII.1984”, “Holotypus ♂ *Paralimosina minor* sp. n. Roháček & Papp det. 1987”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

vomerata Roháček et Papp, 1983: 213 (*Leptocera*). HT ♂. RG Di0298.

LABELS. “Амурская обл. г. [Amur Oblast, Zeya City] Зея 3.IX.1981 А. Шаталкин”, “Holotypus ♂ *Leptocera* (s.str.) *vomerata* sp. n. Roháček & Papp det. 1982”.

REMARKS. Holotype minute pinned. Left tibia and tarsus missing; abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

Family Strongylophthalmyiidae

stackelbergi N. Krivosheina, 1981: 183 (*Strongylophthalmyia*). HT ♂. RG Di0369.

LABELS. “Менделеево [Mendeleevo] 25-9-76 105 луб берёзы в 4.II.77 Кривошеина”, “*Strongylophth. stackelbergi* Kriv. ♂ тип [type]”.

REMARKS. Holotype pinned. Abdomen dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

Family Syrphidae

anatolii Mutin, 1998a: 9 (*Sphegina*). HT ♂. RG Di0347.

LABELS. “Примор. кр. Каменушка [Primorskiy Krai, Kamenushka] 11.VII 1988 А. Шаталкин”, “Holotypus *Sphegina* (*Asiosphegina*) *anatolii* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

angustistriatum N. Krivosheina, 2002: 959 (*Temnostoma*). HT ♂. RG Di0307.

LABELS. “Моск. обл. Абрамцево [Moscow Oblast, Abramtsevo] 9.VI.1958 Е. Смирнов”, “*Temnostoma bombylans* L. L. Zimina det. 1.79”, “Holotypus *Temnostoma angustistriatum* Kr. 02 det. N. Krivosheina”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

arkita Zimina, 1970: 46 (*Chelosia*). HT ♂. RG Di0346.

LABELS. gold semicircle, “Чаткал. хр. Аркит [Chatkal Range, Arkit] 6.VI.1952 Л. Зими́на”, “Holotypus ♂ *Chelosia arkita* L. Zimina 1966”.

REMARKS. Holotype pinned. It is in very good condition.

dimorpha Sminov, 1924: 94 (*Rohdendorfia*). LT ♂, designated by Barkalov & Nielsen [2010: 156]. RG Di0417.

LABELS. “Туркест. кр. [Turkestan Territory]”, “Type! *Rohdendorfia cynorhina* Smirnov E. Sminov det.”, “Lectotypus *Rohdendorfia dimorpha* Sminov Barkalov det., 2006”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

erratica Barkalov et Peck, 1997: 1172 (*Chelosia*). HT ♂. RG Di0482.

LABELS. Silver circle, “окр. Хорора Бот. сад [Khorog env., Botanical garden] 19.V.1956 2300[m] Желоховцев”, “Holotypus *Cheilosia erraticica* Barkalov et Peck”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

flavifemur (as ssp. of *bombylans*) N. Krivosheina, 2002: 963 (*Temnostoma*). HT ♀. RG Di0308.

LABELS. “Краснодар. кр. Львовское [Krasnodar Krai, L'vovskoie] 23.V.1956 Г. Викторов”, “*Temnostoma bombylans* F. L. Zimina det. X.56”, “*Temnostoma bombylans flavifemur* N. Krivosheina”, “Holotypus ♀ *Temnostoma bombylans flavifemur* Kr det. N. Krivosheina, 02”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

karadaghensis Zimina, 1989: 25 (*Merodon*). HT ♂. RG Di0359.

LABELS. silver circle, “A in cop.”, “Крым Карадаг [Crimea, Karadag] 5.IX.1984 Л. Зими́на”, “*Merodon dzhalitae* Par. ♂ L. Zimina det. X.84”, “Holotypus ♂ *Merodon karadaghensis* L. Zimina 1987”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

lola Zimina 1970: 48 (*Chelosia*). HT ♀. RG Di0349.

LABELS. gold circle, “окр. Хорога Бот. сад [Khorog env., Botanical garden] 2300 [m] 19.V.1956 Желоховцев”, “Holotypus ♀ *Chelosia lola* L. Zimina 1965”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

magadanensis Mutin in Mutin & Barkalov, 1999: 372 (*Platycheirus*). HT ♂. RG Di0313.

LABELS. “Магадан [Magadan] 15.VI.1963 Желоховцев”, “*Platycheirus clypeatus* Mg. L. Zimina det. XI.64”, “Holotypus *Platycheirus magadanensis* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Left fore femur and tibia, right fore tibia and left wing missing; tarsus of left fore leg glued to plastic card, otherwise condition good.

panfilovi Zimina, 1952: 329 (*Spilogona*). HT ♀. RG Di0354.

LABELS. gold circle, “Судзук. Зап. р. М. Тяпигоу [Sudzukhinski (now Lazovski) Reserve, Lesser Tyapigow River] 30.VII.1946 Д. Панфилов”, “*Spilogona panfilovi* n. sp. typ! L. Zimina det. 1951”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

pulverum Mutin in Mutin & Barkalov, 1999: 460 (*Myolepta*). HT ♂. RG Di0413.

LABELS. “Юж. Приморье Каменушка [Primorskiy Krai, Kamenushka] 13.VI.1984 А. Шаталкин”, “*Myiolepta* ♂ L. Zimina det. X.84”, “Holotypus *Myiolepta pulvereum* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

rohdendorfi Zimina, 1982: 38 (*Callicera*). HT ♀. RG Di0353.

LABELS. silver circle, “Сухум [Sukhum] 30.X.1932 Б. Родендорф”, “*Callicera rufa* Schumm. L. Zimina det. V.72”, “Holotypus ♀ *Callicera rohdendorfi* L. Zimina 1977”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

shatalkini Mutin in Mutin & Barkalov, 1999: 448 (*Mallota*). HT ♂. RG Di0315.

LABELS. “Юж. Приморье Каменушка [Primorskiy Krai, Kamenushka] 23.VI.1984 А. Шаталкин”, “? *Mallota* ♂ *zarudniana* Stack. L. Zimina det. X.84”, “Holotypus *Mallota shatalkini* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

sigiktae Mutin in Mutin & Barkalov, 1999: 372 (*Platycheirus*). НТ ♂. RG Di0314.

LABELS. “Амурская обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 24.VII.1981 А. Шаталкин”, “*Platycheirus immarginatus* Ztt. ♂ L. Zimina det. X.81”, “Holotypus *Platycheirus sigiktae* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Right mid leg missing; right wing damage, otherwise condition good.

tabanoides Motschulsky, 1859: 504 (*Voluvucella*). НТ ?sex. RG Di0350.

LABELS. “Amur” on red rectangle, “*Voluvucella tabanoides* Motch Amur”.

REMARKS. Holotype pinned. Strongly damaged by beetles: remain part of scutum and scutellum only.

ussuriensis Mutin in Mutin & Barkalov, 1999: 448 (*Mallota*). НТ ♂. RG Di0309.

LABELS. “Ю. Приморье Каменушка [S Primorskiy Krai, Kamenushka] 3.VI 1989 А. Шаталкин”, “Holotypus *Mallota ussuriensis* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Tarsomeres 3–5 of right hind leg missing; genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

vtorovi Peck, 1969: 204 (*Cheilosia*). НТ ♂. RG Di0357.

LABELS. “Тянь-Шань хр. Акшийрак Покровск. сырты [Tian Shan, Akshiyrak Range, Pokrovsk eminence] 21.VII.1964 П. Второв”, “Holotypus *Cheilosia vtorovi* Peck 1965”.

REMARKS. Holotype pinned. Antennae are missing; genitalia are dissected and stored in glycerol in microvial with the specimen; hairs on eyes are matted; otherwise condition rather good.

zeya Mutin et Gilbert, 1999: 53 (*Xylota*). НТ ♂. RG Di0348.

LABELS. “Амурск. обл. г. Зея [Amur Oblast, Zeya City] 23.VI.1979 А. Шаталкин”, “*Xylota suecica* Ringd. ♂ L. Zimina det. IX.79”, “Holotypus *Xylota zeya* Mutin et Gilbert”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

zhelochovtsevi Mutin, 1998b: 4 (*Brachyopa*). НТ ♂. RG Di0345.

LABELS. “Магад. обл. Усть-Омчуг [Magadan Oblast, Ust-Omchug] 23.VI.1963 Желоховцев”, “*Brachyopa dorsata* Ztt. L. Zimina det. IX.63”, “Holotypus *Brachyopa zhelochovtsevi* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition very good.

zhelochovtsevi Zimina, 1982: 37 (*Callicera*). НТ ♀. RG Di0356.

LABELS. silver circle, “Карпаты В. Березный [Karpats Mts, Velykyi Bereznyi] 20.VII.1964 Л. Зими́на”, “*Callicera aenea* F. L. Zimina det. X.64”, “Holotypus ♀ *Callicera zhelochovtsevi* L. Zimina 1977”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

ziminae Mutin in Mutin & Barkalov, 1999: 404 (*Sphaerophoria*). НТ ♂. RG Di0310.

LABELS. “Юж. Приморье Кедр. падь [S Primorskiy Krai, Kedrovaya Pad' Reserve] 29.VIII.1963 Л. Зими́на”, “*Sph. koreana* Bank. L. Zimina det.”, “Holotypus *Sphaerophoria ziminae* Mutin”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

zlotini Peck, 1969: 205 (*Cheilosia*). НТ ♂. RG Di0358.

LABELS. “Тянь-Шань хр. Акшийрак Покровск. сырты [Tian Shan, Akshiyrak Range, Pokrovsk eminence] 10.VIII.1964 Р.

Злотин”, “*Holotypus Cheilosia zlotini* Peck 1965”.

REMARKS. Holotype pinned, genitalia are dissected and stored in glycerol in microvial with the specimen; condition good.

Family Tabanidae

kunashiri (as var. of *suavis*) Olsufjev, 1977: 166 (*Chrysops*). HT ♀. RG Di0416.

LABELS. LABELS. “о. Кунашири [Kunashir Is.] оз. [lake] xxx [xxx = illegible] 1.09.1953 г. Н. Виолович”, “*Chrysops suavis* Lw. N. Violovitch det 1953”, “*Holotypus Chrysops suavis* var. *kunashiri* Olsufjev”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

Family Tachinidae

amurensis Zimin, 1929: 218 (*Servillia*). HT ♂. RG Di0355.

LABELS. gold circle, “Амурск. об. [Amur Oblast] 1912”, “*S. amurensis* m. sp. nov. typus L. Zimin det.”, “*Servillia amurensis* Zim. L. Zimin det.”.

REMARKS. Holotype pinned; genitalia dissected and presumed destroyed, otherwise condition good.

gorbunovi Tschorsnig, 1993: 1 (*Bithia*). HT ♂. RG Di0158.

LABELS. “Tadjikistan, Shachristan p-s 5. VI.1991, O. Gorbunov leg.”, “*ex Bembecia zebo*”, “HOLOTYPE”, “*Bithia gorbunovi* n. sp. Tschorsnig det.”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

kuzini Rohdendorf, 1924: 125 (*Borisia*). HT ♂. RG Di0305.

LABELS. gold circle, “Prov. Mosquensis, distr Zvenigorod loc. Lutjino, B. Kuzin 13. VII.922”, “*Borisia kuzini* typus B. Rohdendorf 1923”, “typus *Borisia kuzini* Rohden-

dorf 1923”, “*Subclytia rotundiventris* Fall. A. Monko det. 1963”.

REMARKS. Holotype pinned. Right mid and hind legs missing, otherwise condition very good.

mesnili Draber-Monko, 1965: 109 (*Alophora*). HT ♀. RG Di0072.

LABELS. “Сталингр. обл. Тингута [Stalingrad (now Volgograd) Oblast, Tinguta] 17.VII.52 Г. Викторов”, “♀ *Alophora paralophora mesnili* sp. n. det. A. Monko. 1961”, “725”, “Holotypus”.

REMARKS. Holotype pinned. Left mid and right hind legs missing, abdomen dissected (preparation on glass with elements of abdomen No.725), otherwise condition very good.

miranda Richter, 1978: 90 (*Aphria*). HT ♂. RG Di0316.

LABELS. “Туркм. а. Хор-Олум Кзыл-Атрек. р. [Turkmenistan, Khor-Olum, Kzyl-Atrek] 31.VIII.1933, А. Ушинский”, “*Holotypus Aphria miranda* Richter”.

REMARKS. Holotype pinned. Left mid leg missing, otherwise condition good.

takanoi Draber-Monko, 1965:147 (*Alophora*). HT ♀. RG Di0071.

LABELS. “Судзук. Зап. Та-Чингоуз [Sudzukhinski (now Lazovski) Reserve, Ta-Chingouz] 9.X. 1948 Гуссаковск.”, “1028”, “1025”, “*Holotypus Alophora takanoi* sp. n. A. Monko. 1963”.

REMARKS. Holotype pinned. Right hind legs missing, abdomen and left wing dissected (preparation on glass with elements of abdomen No. 1028 and preparation on glass with wing No. 1025), otherwise condition very good.

Family Tephritidae

humosus Basov, 2001: 17 (*Terellia*). HT ♀. RG Di0311.

LABELS. “Липецкая обл., с. Донское заповедник “Галичья Гора” [Lipetsk Oblast,

Donskoe, Ghalichia Ghora Reserve], Сбои соцветий бодяка польского (*Cirsium polonicum* (Petraik) Iljin) 08.05.1999. Выход имаго 14.06.1999 (Басов)”, “Holotypus *Terellia humosus* sp. nov. V. Basov 2001”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

popovi Korneyev, 1985: 632. (*Terellia*). HT ♂. RG Di0407.

LABELS. “Киргизия, Ош. обл. Кара-Алма, Ферганский хребет [Kirgizstan, Osh distr. Kara-Alma, Ferghana Range], 1800 м VI. 1957 Ю. Попов”, “Holotypus *Terellia popovi* V. Korneyev ♂”.

REMARKS. Holotype pinned. Both postpedicels, last tarsomere of right fore leg, left fore and mid legs, right hind leg and tarsus of left hind leg missing, otherwise condition good.

solaris Korneyev, 1984: 60 (*Ulophora*). HT ♀. RG Di0360.

LABELS. “Хорог, Таджикистан [Tajikistan, Khorog] 1.VIII.36 А. Иванов”, “Holotypus ♀ *Ulophora solaris* Korneyev, 1982”.

REMARKS. Holotype pinned. It is in good condition.

zhuravlevi Basov, 2000: 734 (*Chaetostomella*). HT ♂. RG Di0312.

LABELS. “Татария Елабуга [Tatarstan, Elabuga], 4.VII.1995 В.М. Басов на *Serrratula coronata*”, “Holotypus *Chaetostomella zhuravlevi* sp. nov. det. Basov 2000”.

REMARKS. Holotype pinned. Left fore leg missing, otherwise condition excellent.

Family Tipulidae

fedtshenkoi Dodonov, 1926: 107 (*Pachyrhina*). HT ♂. RG Di0398.

LABELS. Violet square with number “30.” [= 30.V.1869], “Заравш. дол. [Zaravshan valley.], “*Pales bispinosa* Al. (*fedtshenkoi* Dod.) des. опр. Е.Н. Савченко”.

REMARKS. Holotype pinned. All legs, except left mid missing, otherwise condition good.

pygmaea Dodonov, 1926: 106 (*Pachyrhina*) HT ♂. RG Di0399.

LABELS. Yellow square crossed out along the middle by red line with number “21.” [=21.07.1871], “Алай [Alai]”.

REMARKS. Holotype pinned. Right fore and mid legs missing, otherwise condition good.

Family Ulidiidae

mamaevi M. Krivosheina et N. Krivosheina, 1996a: 109 (*Homalocephala*). HT ♀. RG Di0370.

LABELS. “Иштии-Хем [Tuva, Ishtii-Khem] 4-7-74 др. листовенн. в. 7-7-74”, “*H. mamaevi* Kriv et Kriv”, “Typus ♂”.

REMARKS. Holotype pinned. Tarsus of left hind leg missing; genitalia dissected and stored in a microvial with glycerine pinned with the specimen, otherwise condition good.

ozeroi M. Krivosheina et N. Krivosheina, 1998: 83 (*Homalocephala*). HT ♀. RG Di0368.

LABELS. “Южн. Приморье 40 км Ю-В Уссурийска [S Primorsky Krai, 40 km SE of Ussuriisk. A. Ozerov]. А. Озеров”, “14. VIII.1983”, “*Homaloceph* sp. n. ♀ det. Krivosheina 1994”, “Holotype ♂ *Homalocephala ozeroi* Kr. Kr”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition excellent.

stackelbergi M. Krivosheina et N. Krivosheina, 1995: 50 (*Euxesta*). HT ♂. RG Di0372.

LABELS. “Туркмения Геок-Тепин. р. Бабабаб [Turkmenistan, Geok-Tepe distr., Babarab River] 19.4.82 59 п/к карагача 21.4 Н. Кр.”, “*Euxesta pechuman* Curr. N. Krivosheina det., 1987”, “typus ♂ *Euxesta stackelbergi* M. Kriv. N. Kriv”.

REMARKS. Holotype pinned. Condition good.

Family Xylomyidae

zhelochovtzevi Krivosheina, 1999: 213 (*Xylomya*). HT ♀. RG Di0306.

LABELS. "Armenia Delizhan 19.VI.34 A. Zhelohovtzev.", "*Solva maculata* Mg. L. Zimina det. XII.67", "Type: *Xylomya zhelochovtzevi* Krivosheina ♀".

REMARKS. Holotype pinned. Condition very good.

Acknowledgments

Preparation of this catalogue was supported in part by RFBR grant 15-29-02445.

References

- Barkalov A.V., Nielsen T.R. 2010. Revision of the genus *Rohdendorfia* Smirnov, 1924 (Diptera, Syrphidae). — Norwegian Journal of Entomology, 57: 154–161.
- Barkalov A.V., Pek L.V. 1997. Revision of the genus *Cheilosia* (Diptera, Syrphidae) from the fauna of central Asia. Report 1. — Zoologicheskii zhurnal, 76 (10): 1168–1178. [in Russian]
- Barták M. 2003. Revision of Palaearctic species of *Rhamphomyia* (*Megacyttarus*) *argentea* group (Diptera: Empididae). — Acta Universitatis Carolinae Biologica, 47: 197–245.
- Barták M. 2004. Revision of the *Rhamphomyia* (*Megacyttarus*) *poissoni*-group (Diptera, Empididae), including the description of two new species. — Studia dipterologica 11, 1: 245–254.
- Barták M., Kubík S. 2008. New peculiar Eastern Palaearctic *Rhamphomyia* (Diptera: Empididae). — Entomological news, 119 (4): 338–344.
- Barták M., Plant A., Kubík Š. 2013. Species of *Bicellaria* (Diptera: Hybotidae) from Asia. — Zootaxa, 3710 (3): 233–256.
- Basov V.M. 2000. A new species of tephritids of the genus *Chaetostomella* Hendel (Diptera, Tephritidae) from Russia. — Entomologicheskoe obozrenie, 79 (3): 743–739. [in Russian]
- Basov V.M. 2001. *Terellia humosus* sp. n. new species fruit flies (Diptera, Tephritidae) from Russia. — Udmurt University Bulletin (Vestnik), 5: 17–22. [in Russian]
- Dodonov B. 1926. Zwei neue *Pachyrhina*-Arten aus Turkestan (Dipt.: Tipulidae). — Entomologische Mitteilungen, Berlin-Dahlem, 15 (2): 106–108.
- Draber-Monko A. 1965. Monographie der paläarktischen Arten der Gattung *Alophora* R.-D. (Diptera, Larvaevoridae). — Annales Zoologicae (Warszawa), 23 (6): 69–194.
- Gavryushin D.I. 2011. A new species of *Erioptera* Meigen, 1803 (Diptera: Limoniidae) from Krasnodar Territory. — Russian Entomological Journal, 20 (1): 109–112.
- Gavryushin D.I. 2012. *Rhipidia* Meigen, 1818 (Diptera, Limoniidae): a new species from India and a new record for the Palaearctic region. — Russian Entomological Journal, 21 (1): 101–106.
- Grichanov I.Ya. 2009a. A new species of *Campsicnemus* Haliday from Azerbaijan, with key to the Palaearctic species of the genus (Diptera, Dolichopodidae). — Far Eastern Entomologist, 198: 1–16.
- Grichanov I.Ya. 2009b. Review of the genus *Dolichophorus* Lichtwardt, 1902 (Diptera: Dolichopodidae, Medeterinae) from Old World tropics and Australasia. — Far Eastern Entomologist, 201: 1–16.
- Grichanov I.Ya. 2011a. New species and new records of Dolichopodidae (Diptera) from Astrakhan Region of Russia. — Russian Entomological Journal, 20 (1): 75–80.
- Grichanov I.Ya. 2011b. Three new genera of Medeterinae (Diptera: Dolichopodidae) from Old World tropics and Australasia. — Far Eastern Entomologist, 225: 1–16.
- Grichanov I.Ya. 2013a. Species of the genus *Trigonocera* Becker (Diptera: Dolichopodidae). — Journal of Insect Biodiversity, 1 (6): 1–14.
- Grichanov I.Ya. 2013b. A new species of *Thambemyia* Oldroyd, 1956 (Diptera: Dolichopodidae) from Gujarat, India. — Caucasian Entomological Bulletin, 9 (1): 191–193.
- Grichanov I.Ya., Tonguç A. 2010. New contribution to the Turkish Dolichopodidae (Diptera) fauna and taxonomy. — An Internati-

- onal Journal of Dipterological Research, 21 (3): 225–229.
- Grichanov I.Ya., Vikhrev N.E. 2009. Mediterranean species of the *Medetera plumbella* species group with description of a new peculiar species from Morocco (Diptera: Dolichopodidae). — Zootaxa, 2170: 46–52.
- Grunin K.J. 1970. New species of Calliphoridae (Diptera) for the fauna of the USSR. — Entomologicheskoe obozrenie, 49 (2): 471–483. [in Russian]
- Korneyev V.A. 1984. New species of the *Ullophora* fruit fly genus (Diptera, Tephritidae) from Tajikistan. — Vestnik zoologii, 1: 60–63. [in Russian]
- Korneyev V.A. 1985. Fruit flies of the tribe Terebellini Hendel, 1927 (Diptera, Tephritidae) of the fauna USSR. — Entomologicheskoe obozrenie, 64 (3): 626–644. [in Russian]
- Kovalev V.G. 1979. [Novyy vid dvukrylykh semeystva Empididae (Diptera) s severo-zapadnogo Kavkaza] — Gilarov M.C., Tobias V.I. (eds). Espèces nouvelles des Insectes de la Faune de l'URSS. Horae Societatis Entomologicae Union Sovieticae, 61: 197–199. [in Russian]
- Krivosheina M.G. 2008. A new genus and two new species of the shoreflies (Diptera, Ephydriidae) from Thailand. — Far Eastern Entomologist, 183: 1–8.
- Krivosheina M.G. 2009. A new species of shore-flies genus *Scatophila* Becker, 1896 (Diptera, Ephydriidae) from Kamchatka. — Far Eastern Entomologist, 202: 1–5.
- Krivosheina M.G. 2010. New species of the shore flies of the genus *Notiphila* (Diptera, Ephydriidae) from Thailand. — Zoologicheskyy zhurnal, 89 (6): 1–4. [in Russian]
- Krivosheina M.G. 2013. *Dryxella mathisi* (Diptera: Ephydriidae) — a new genus and species of shore flies from India. — Russian Entomological Journal, 22 (1): 77–80.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. 1995. *Euxesta stackelbergi* sp. n. — new species of Ulidiidae (Diptera), discovered under the bark of *Ulmus foliacea* Gilib. — Turkmenistan. — An International Journal of Dipterological Research, 6 (1): 49–53.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. 1996a. A revision of the genus *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 (Diptera, Ulidiidae) of Russia. — Russian Entomological Journal, 4 (1995) (1–4): 109–113.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. 1996b. New data on the representatives of the genus *Platystoma* Meigen (Diptera, Platystomatiidae), with description of *P. soosi*, sp. n. — Deutsche Entomologische Zeitschrift, 43 (1): 169–178.
- Krivosheina M.G., Krivosheina N.P. 1998. A new species of the genus *Homalocephala* Zetterstedt, 1838 (Diptera, Ulidiidae) from Russia. — Russian Entomological Journal, 6 (1997) (1–2): 83–84.
- Krivosheina M.G., Mathis W.N. 2010. A Review of the shore-fly genus *Axysta* Haliday (Diptera: Ephydriidae) with description of new species from Australia, India, and Thailand. — Entomological News, 121 (4): 369–390.
- Krivosheina N.P. 1981. New palaeartic species of the genus *Strongylophthalmyia* Hell. (Diptera, Strongylophthalmyiidae). — Entomologicheskoe obozrenie, 60 (1): 183–186. [in Russian]
- Krivosheina N.P. 1999. Xylophilous flies of the genera *Macroceromys* and *Xylomya* (Diptera, Xylomyiidae) from the fauna of Russia and adjacent countries. — Zoologicheskyy zhurnal, 78 (2): 202–216. [in Russian]
- Krivosheina N.P. 2002. Morphological and faunistic study of xylophilous flower-flies of the *bombylans* group of the genus *Temnostoma* (Diptera, Syrphidae). — Zoologicheskyy zhurnal, 81 (8): 958–969. [in Russian]
- Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 1996. New data on the taxonomy and biology of the flies from the genus *Turanodinia* Stackelberg (Diptera, Odiniidae). — An International Journal of Dipterological Research, 7 (2): 141–146.
- Krivosheina N.P., Krivosheina M.G. 1997. Revision of palaeartic species of the genus *Pseudotephritis* Johnson (Diptera, Otitidae). — Entomologicheskoe obozrenie, 76 (3): 671–679.
- Krivosheina N.P., M. Krivosheina M.G., Nartchuk E.P. 1996. Revision of flies the family Megamerinidae in Russia. — Zoologicheskyy Zhurnal, 75 (10): 1517–1524. [in Russian]

- Merriam Webster. 1997. Merriam Webster's Geographical Dictionary. Third Edition. Springfield, MA, 1361 p.
- Mostovski M.B. 2002. Three new species of palaeartic *Phora* Latreille (Dipt., Phoridae) with notes on other species and new synonyms. — Entomologist's Monthly Magazine, 138 (2002): 23–28.
- Mostovski M.B., Mikhailovskaya M.V. 2003. A review of Palaeartic *Gymnophora* Macquart (Diptera: Phoridae), with description of new species. — European Journal of Entomology, 100 (1): 153–165.
- Motschulsky V. 1859. Catalogue des insectes rapportés des environs du fl. Amour, depuis la Schilka jusqu'à Nikolaëvsk, examinés et énumérés. — Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou, 32 (3): 487–507.
- Mutin V.A. 1998a. New exotic species and new synonyms of hover-flies (Diptera, Syrphidae) from the Russian Far East. — An International Journal of Dipterological Research, 9 (1): 9–12.
- Mutin V.A. 1998b. New data on the genus *Brachyopa* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae) from Russian Far East. — Far Eastern Entomologist, 65: 1–9.
- Mutin V., Gilbert F. 1999. Phylogeny of the genus *Xylota* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae), with descriptions of new taxa. — Dipteron, 2 (3): 45–68.
- Mutin V.A., Barkalov A.V. 1999. 62. Family Syrphidae: 342–500 — Lehr A.P. (ed.): Key to the insects of Russian Far East, VI. Diptera and Siphonaptera. Pt. 1. Vladivostok: Dalnauka. 665 p. [in Russian]
- Nartshuk E.P. 2011. Grassflies of the family Chloropidae (Diptera) of A.P. Fedchenko's Turkestan collection with description of new taxa. — Zoosystematica Rossica, 20 (2): 340–349.
- Nartshuk E.P. 2012. Chloropidae (Diptera) of Turkey with descriptions of new species and new records. — Israel Journal of Entomology, 41–42: 115–144.
- Naumov A.N. 2013. *Saetulaptera nigra*, a new genus and species of the family Phoridae (Diptera) from Kazakhstan. — Russian Entomological Journal, 22 (2): 145–147.
- Olsufjev N.G. 1977. [Slepni. Family Tabanidae]. — Fauna SSSR. Nasekomye Dvukrylye, VII (2). Leningrad: Nauka. 436 p. [in Russian]
- Ozerov A.L. 2007. Three new palaeartic species of Curtonotidae (Diptera) from Russian Russian Far East. — Far East. Entomologist, 174: 1–5.
- Ozerov A.L. 2013. Description of five new species and notes on taxonomy of Scathophagidae (Diptera). — Russian Entomological Journal, 22 (2): 81–89.
- Ozerov A.L. 2014. Five new species of Sepsidae (Diptera) from Ethiopia and Kenya. — Russian Entomological Journal, 23 (1): 75–83.
- Ozerov A.L., Iwasa M. 2008. A new species of *Toxopoda* Macquart (Diptera) from India. — Far Eastern Entomologist, 182: 10–11.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2011a. To the knowledge of dung flies (Diptera, Scathophagidae) of Vietnam, with the description of a new species. — Far Eastern Entomologist, 228: 1–10.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2011b. Two new species of Sepsidae (Diptera) from Vietnam. — Russian Entomological Journal, 20 (2): 211–214.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2012a. A new species of Sepsidae and Scathophagidae (Diptera) from Vietnam. — Russian Entomological Journal, 21 (3): 331–335.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2012b. To knowledge of the genus *Cordilura* Fallén (Diptera, Scathophagidae), with description of a new species from the Russian Far East. — Far Eastern Entomologist, 249: 1–4.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2013a. A new species of the genus *Cordilura* Fallén (Diptera, Scathophagidae) from Vietnam. — Far Eastern Entomologist, 265: 16–19.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2013b. New and little known palaeartic species of Scathophagidae (Diptera). — Far Eastern Entomologist, 270: 1–6.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2014a. The first record of the family Carnidae (Diptera) in Thailand, with the description of a new species. — Far Eastern Entomologist, 279: 11–12.
- Ozerov A.L., Krivosheina M.G. 2014b. To the fauna of dung flies (Diptera: Scathophagi-

- dae) of Russian Far East. — Russian Entomological Journal, 23 (3): 203–222.
- Papp L., Krivosheina M.G. 2010. Description of a new species of *Hesperinus* Walker, 1848 from the North Caucasus (Diptera: Hesperinidae). — Russian Entomological Journal, 18 (2009) (4): 293–297.
- Paramonov S.J. 1925. Zwei neue *Villa*-Arten (Bombyliidae, Diptera) aus Turkestan (nebst einigen Bemerkungen über andere turkestanische Bombyliiden). — Zoologischer Anzeiger, 64 (5/6): 144–148.
- Paramonow S.J. 1926. Beiträge zur Monographie der Gattung *Bombylius* L. (Family Bombyliidae, Diptera). — Académie des Sciences de l'Ukraine, Memoires de la Classe des Sciences Physiques et Mathématiques, III. Livr. 5: 77–184.
- Peck L.V. 1969. Some new species of hover-flies (Diptera, Syrphidae) from Tian-Shan. — Entomologicheskoe obozrenie, 48 (1): 201–210. [in Russian]
- Pont A.C. 1975. Two new Muscidae (Diptera) from the Asiatic part of the USSR. — Entomologicheskoe obozrenie, 54 (1): 191–196. [in Russian]
- Pont A.C., Vikhrev N.E. 2009. A new species of *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) from the Altai Mountains, Western Siberia, Russia. — Russian Entomological Journal, 17 (2008) (3): 321–323.
- Pont A.C., Vikhrev N.E. 2010. A second species of the genus *Huckettomyia* Pont & Shinonaga (Diptera: Muscidae). — Studia dipterologica, 16 (2009) (1/2): 101–105.
- Pont A.C., Vikhrev N.E. 2012. A new species of *Hennigmyia* Peris, 1967 (Diptera: Muscidae) from the Oriental region. — Russian Entomological Journal, 23 (3): 327–330.
- Richter V.A. 1978. A new species of tachinids of the genus *Aphria* Rob.-Desv. (Diptera, Tachinidae) from Turkmenia: 90–93. — Medvedev G.S. (ed.): New species of Insects from Middle Asia and Kazakhstan. Proceedings of the Zoological Institute, 71. 243 p. [in Russian]
- Rognes K. 1991. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark. — Fauna Entomologica Scandinavica, 24: 1–272.
- Roháček J., Papp L. 1983. Revision of the East Palaearctic species of the Leptocera (s. str.) fontinalis-group (Diptera, Sphaeroceridae). — Annales Historico-naturales Musei Nationalis Hungarici, 75: 211–227.
- Roháček J., Papp L. 1988. A review of the genus *Paralimosina* L.Papp (Diptera, Sphaeroceridae), with descriptions of ten new species. — Annales Historico-naturales Musei Nationalis Hungarici, 80: 105–143.
- Rohdendorf B.B. 1924. Eine neue russische Phasiinen-Gattung (Dipt.). — Entomologische Mitteilungen, 13 (4/5): 125–126.
- Rohdendorf B.B. 1925a. Nouvelles espèces paléarctiques du genre *Sarcophaga* Mg., Bött. (Diptera, Tachinidae). — Revue Russe d'Entomologie, 19: 53–60.
- Rohdendorf M.[sic!] B. 1925b. Etudes sur les Miltogrammines. Encyclopedie Entomologique, Serie B. Diptera, 2 (2): 61–72.
- Rohdendorf B. 1926. Morphologisches studium an äusseren Genitalorganen der Calliphorinen (Diptera). — Zoologicheskoy zhurnal, 6 (1): 83–126. [in Russian]
- Rohdendorf B.B. 1927. 4. Miltogramminen-Studien IV. — Zoologischer Anzeiger, 71 (5/8): 157–169.
- Rohdendorf B.B. 1930. 64 h. Sarcophaginae. — Lindner E. (ed.). Die Fliegen der Palaearktischen Region 11 [Lieferung 39]. E. Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 1–48.
- Rohdendorf B.B. 1935. 64 h. Sarcophaginae. — Lindner E. (ed.): Die Fliegen der Palaearktischen Region 11 [Lieferung 88]. E. Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 49–128.
- Rohdendorf B.B. 1969. New species of Sarcophaginae (Diptera, Sarcophagidae) from Asia. — Entomologicheskoe obozrenie, 48 (4): 943–950.
- Shamshev I.V. 1993. A review of species of the genus *Schistostoma* Becker (Diptera, Microphoridae) of the fauna of the Ukraine, Transcaucasia and Middle Asia. — Entomologicheskoe obozrenie, 72 (3): 684–697. [in Russian]
- Shamshev I.V. 1998. Revision of the genus *Empis* Linnaeus (Diptera: Empididae) from Russia and neighbouring lands. I. Subge-

- nus *Xanthempis* Bezzi. — An International Journal of Dipterological Research, 9 (12): 127–170.
- Shamshev I.V. 2001. Thirteen new species of the genus *Empis* Linnaeus (Diptera: Empididae) from Asiatic part of the Palaearctic region. — An International Journal of Dipterological Research, 12 (4): 195–227.
- Shamshev I.V., Kustov S.Yu. 2008. New and little known species of the dance-fly subgenus *Xanthempis* Bezzi, genus *Empis* L. (Diptera, Empididae) from the Caucasus. — Entomologicheskoe obozrenie, 87 (4): 776–790. [in Russian]
- Smirnov E.S. 1924. Eine neue Syrphiden-Gattung aus Turkestan. — Entomologische Mitteilungen, 13 (2/3): 94–95.
- Smirnov E.S., Negrobov O.P. 1979. New species of the genus *Hercostomus* Lw. (Diptera, Dolichopodidae) in Japan. — Moscow University Bulletin (Vestnik), Ser. Biology, 3: 38–42. [in Russian]
- Sorokina V.S. 2010. The genus *Spilogona* Schnabl (Diptera: Muscidae) in north European Russia: new records and new species. — Studia dipterologica, 16 (2009) (1/2): 29–39.
- Straka V. 1987. New species of the genus *Hilara* Meigen (Diptera, Empididae) from Amur region of the USSR. — Annotationes Zoologicae et Botanicae, 179: 1–16.
- Tschorsnig H.P. 1993. A new species of the genus *Bithia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Tachinidae) from Tadjikistan and Kazakhstan. — Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, ser. A (Biology), 494: 1–4.
- Verves Yu. 1982. Revision of the Palaearctic species of the genera *Miltogrammoides*, *Pediastomyia* and *Rhynchapodacra* (Diptera: Sarcophagidae, Miltogrammatinae). — [Nasekomye Mongolii], 8: 483–544.
- Vikhrev N. 2008. New species of *Anticheta* Haliday, 1838 (Diptera: Sciomyzidae) from Russian Far East. — Russian Entomological Journal, 17 (2): 241–242.
- Vikhrev N. 2009a. A new species of *Coenosia* Meigen (Diptera, Muscidae) from Kunashir Island. — ZooKeys, 8: 41–44.
- Vikhrev N. 2009b. Two new species of *Coenosia* Meigen (Diptera, Muscidae) from Russia. — Far Eastern Entomologist, 193: 1–6.
- Vikhrev N. 2009c. A new species of *Limnophora* Robineau-Desvoidy (Diptera, Muscidae) from Thailand. — Far Eastern Entomologist, 199: 1–6.
- Vikhrev N. 2009d. Faunistic records of *Thricops* Rondani (Diptera, Muscidae) from Russia with description of two new species. — Russian Entomological Journal, 8 (3): 341–350.
- Vikhrev N.E. 2012a. Review of the Oriental *Azeilia* Robineau-Desvoidy, 1830 (Diptera: Muscidae). — Russian Entomological Journal, 21 (1): 97–100.
- Vikhrev N.E. 2012b. Notes on taxonomy of *Lispe* Latreille (Diptera, Muscidae). — Russian Entomological Journal, 21 (1): 107–112.
- Vikhrev N.E. 2012c. Four new species of *Lispe* Latreille, 1796 (Diptera, Muscidae) with taxonomic notes on related species. — Russian Entomological Journal, 21 (4): 423–433.
- Vikhrev N.E. 2012d. Revision of the *Lispe longicollis*-group (Diptera, Muscidae). — ZooKeys, 235: 23–39.
- Vikhrev N.E. 2013. Description of new species *Thricops* Rondani, 1856 (Diptera: Muscidae) from the Altai Mountains. — Russian Entomological Journal, 22 (1): 75–76.
- Vikhrev N.E. 2014. Taxonomic notes on *Lispe* (Diptera, Muscidae). Parts 1–9. — Amurian Zoological Journal, 6 (2): 147–170.
- Zimin L.S. 1929. Kurze Uebersicht der palaearktischen Arten der Gattung *Servillia* R.-D. (Diptera). II. — Revue Russe d'Entomologie, 23 (1–2): 210–224.
- Zimina L.V. 1952. [Novyi vid *Spilomyia* (Diptera, Syrphyidae) s Dal'nego Vostoka]. — Entomologicheskoe Obozrenie, 32: 329–331. [in Russian]
- Zimina L.V. 1970. [K faune sirfid (Diptera, Syrphyidae) Kirgizii] — Protsenko A.I. (ed.). [Entomologicheskie issledovaniya v Kirgizii]. Frunze: Vsesoyuz. Entomol. obsh. Kirg. otd. P. 46–50. [in Russian]
- Zimina L.V. 1982. Two new species of *Callicera* Panzer, 1809 (Diptera, Syrphyidae) in the fauna of the USSR. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological series, 87 (3): 37–39. [in Russian]
- Zimina L.V. 1989. New syrphid flies of the genus *Merodon* (Diptera: Syrphyidae) from the east Crimea. — Vestnik Zoologii, 1: 24–29. [in Russian]