



В.А. Нестеренко
ТАКСОЦЕНЫ

<https://doi.org/10.25221/taxocene>

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный научный центр биоразнообразия
наземной биоты Восточной Азии
Дальневосточного отделения
Российской академии наук

В.А. Нестеренко

ТАКСОЦЕНЫ

Владивосток
2023

Нестеренко В.А. Таксоцены. – Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2023. – 212 с. ISBN 978-5-6049683-2-1

Монография посвящена обсуждению дискуссионных вопросов экологии сообществ. С позиций системного анализа рассмотрены закономерности формирования и функционирования таксоценов, как надвидовых биосистем, в которых популяции близкородственных видов являются частью единой совокупности, функционирующей в сообществе как целостный объект. В противовес широко распространенным взглядам на межвидовую конкуренцию как организующий фактор в комплексах близких видов на обсуждения вынесены концепции кооперации, биологического поля и сопряженности полей. Вводится понятие иммунитета сообществ и охарактеризована его роль в поддержании упорядоченности в биосистемах.

Книга адресована зоологам, экологам, студентам и преподавателям высших учебных заведений.

Ил. 7, табл. 5, библи. 583.

Nesterenko V.A. Taxocenosis. – Vladivostok: FSC of the East Asia Terrestrial Biodiversity, 2023. – 212 p.

The monograph is devoted to the discussion of debatable issues of community ecology. From the standpoint of system analysis, the regularities of the formation and functioning of taxocenosis as supraspecific biosystems, in which each population of closely related species are part of a unified integrity that functions as a whole in certain biocenoses, are considered. In contrast to the widespread views on interspecific competition as an organizing factor in multispecies community of closely related species, the concepts of cooperation, the biological field and conjugation of fields have been brought up for discussion. The concept of community immunity is introduced and its role in orderliness maintaining in biosystems is characterized.

The book will be useful for zoologists, ecologists, students and professors of higher educational institutions.

Рецензенты: *Н.П. Фадеева, Е.А. Беляев*

Утверждено к печати Ученым советом ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН

ПРЕДИСЛОВИЕ

Кризис концепций конкурентного исключения и расхождения ниш (Гиляров, 2007) заставил сомневаться в возможности решения проблем организации биотических сообществ (McGill et al., 2007). Однако изучение закономерностей их функционирования по-прежнему остается фундаментальным направлением экологии, хотя и требует, очевидно, новых подходов. Одним из таких подходов является разработка новых концепций и теорий. В самом деле, если в некоторых областях науки существуют десятки теорий по одной проблеме, то в биологии есть проблемы, для объяснения которых нет ни одной теории, а в экологии сообществ – одна общепринятая, а если появляется оппозиционная (конкуренция – кооперация), то они обе все равно основываются на одном постулате об экологической нише. При этом следует наконец отказаться от свойственной экологии методики заимствования, когда, например, неплохая идея самоорганизации стала объясняться в применении к сообществам с помощью старых представлений о конкуренции. Это явилось, по сути, пришиванием новых блестящих пуговиц к старому кафтану и мало что дало для развития данного научного направления. Другим возможным подходом может быть переключение внимания исследователей с крайне затруднительного анализа сообществ в классическом их понимании – как всей совокупности живых существ в экосистеме от простейших до млекопитающих – на изучение корректно выделенных структурных фрагментов таких сообществ (Васильев и др., 2010).

Накопившиеся данные по экологии сообществ свидетельствуют, что огромное видовое разнообразие организовано в сравнительно инвариантные конструкции, а таксономически близкие виды обнаруживают повышенную совместную встречаемость. По-видимому, функции надвидовых биосистем, независимо от их местонахождения, происхождения и видового состава, достаточно однообразны, отчего сосуществование близкородственных видов отражается в неких формах, предустановленных исходной функциональной природой биосистем. Сравнение таких групп, относящихся к разным классам животных (насекомых, земноводных, птиц, млекопитающих), несомненно,

будет способствовать обогащению теории функционирования сообществ в целом. При проведении исследований по изучению таксоценов, вероятно, полезно следовать совету М. Месаровича (1971) о необходимости биологам ставить вопросы, основанные на понятиях теории систем, что должно нацеливать специалистов не столько на поиск различий в использовании ресурсов экологически близкими видами в условиях конкурентной борьбы, сколько на выявление и объяснение факторов и механизмов, обеспечивающих функционирование надвидовой совокупности как единой биосистемы.

Нет сомнений, что использование системного анализа в экологических исследованиях важно и полезно. Огромный эмпирический материал уже начал подвергаться системному осмыслению, но процесс этот идет медленно, заметно отставая в биологии от физики и химии. Одной из причин этого является как консервативность многих биологических школ, так и все усиливающаяся и уже, кажется, дошедшая до предела дифференциация науки в условиях лавинообразного роста научной информации. При этом в каждой области создается свой парк терминов, суть которых труднодоступна для понимания специалистам даже смежных отраслей науки.

Системный подход в экологии часто позволяет «примирить» ряд противостоящих друг другу позиций, представляющихся их сторонникам весьма принципиальными (Захаров, 1991), но признаем, что иногда такое примирение только вредит. Гораздо важнее в холистически направленных экологических исследованиях изучать не то, что хорошо видно и может быть статистически проверено, а то, чего вроде бы нет, но без чего система существовать не может. И не беда, что пока мы не можем измерить напряженность биологического поля многовидовой системы, просчитать степени посредничества элементов в биосети или математически выразить варианты сращивания популяционных фракталов. Сегодня причинно-следственный анализ экологических данных по примеру физики стало модно заменять математическими моделями и вычислениями: сущность подменяется символом, символы выстраиваются в формулы, формулы переносятся из одного раздела науки в другой, а затем для полученных в вычислениях формул придумываются более или менее подходящие к случаю объяснения (Преображенский, 2010). Статистика не призвана раскрывать механизмы биологического явления, и перевод его на математический язык есть просто один из вариантов описания этого

явления, для которого, мне кажется, проще и доступнее для понимания использовать обычный язык. Я по мере возможности постарался избежать «математической аргументации».

Каким бы разносторонним не был биолог, специализирующийся на изучении определенной группы организмов, он не сможет выявить все нюансы экологии других групп. Поэтому в данной книге в качестве примера я опираюсь на землероек, изучению которых посвятил более сорока лет, а другие группы животных «подключаю» для уточнения элементов сходства или, напротив, различия в описываемых закономерностях организации и функционирования таксоценов.

Надеюсь, что настоящая книга поможет дальнейшим научным исследованиям в вопросе выяснения закономерностей организации и функционирования сообществ животных и многовидовых структур внутри них.

1.1. Биосистемы

Так сложилось, что в наше время всегда следует начинать с терминологии. Научные термины являются инструментами познавательной деятельности, и разные представления о сути одного и того же термина часто становятся причиной глобального непонимания. Неудачные термины не только препятствуют взаимопониманию специалистов, но могут тормозить развитие знаний. Требования, предъявляемые к терминам, просты и интуитивно понятны: однозначность (отсутствие неопределенных синонимов), дефинитивность (наличие четкого определения), полнзначность (минимальное количество признаков, достаточных для идентификации обозначаемого понятия), системность и другие (Буянова, 2002; Шелов, 2003; Суперанская и др., 2007). Но, к сожалению, по мере того как даются все новые определения научным понятиям, значение термина, особенно при некорректном заимствовании из другого языка, становится все более неопределенным и расплывчатым (Волвенко, 2018).

Начну с понятия системы (биосистемы) и связанных с ним терминов.

Понятие «система», в переводе с греческого означающее целое, соединенное из частей, используется всеми и повсеместно. Признавая, что вопрос о содержании термина «система» остается до сих пор нерешенным, все большее число ученых присоединяется к позиции, сформулированной Ю.А. Урманцевым (1978) и получившей название «закон системности»: все без исключения материальные и идеальные объекты суть системы и любые объекты-системы в объективной или субъективной реальности непременно принадлежат или должны принадлежать хотя бы одной системе объектов того же рода. Заметим при этом, что единого определения «системы» так и не существует. Приводя более 35 определений этого понятия, А.Н. Уемов (1978) предло-

жил характеризовать систему через системообразующие отношения внутри дискретного множества элементов, а В.Н. Садовский (1974) вообще пришел к выводу о невозможности дать общеобязательное значение термина. Судя по всему, изначальное определение системы, данное фон Бергаланфи (Bertalanfi, 1949. Р. 24), как «комплекса находящихся во взаимодействии друг с другом элементов», так, вероятно, пока и останется основным. Я принимаю это определение в модификации Ю.И. Оноприенко – как «целостного множества взаимосвязанных элементов» (Оноприенко, 2005. С. 30).

Вполне понятно, что производные термины, в частности «живая система» и «биосистема», также не определены, хотя при определении живой системы мы должны опираться на две уникальные особенности живого – метаболизм и размножение, тогда как под понятием «биосистема» могут быть объединены все реальные системы, в которых «основными явлениями или характеристиками являются взаимодействия биологических объектов или процессов» (Преображенский, 2010. С. 69). Рассматривать некую сущность как биосистему можно лишь в том случае, если ей характерны следующие свойства: 1) структурность, т. е. возможность выделения элементов; 2) наличие связи между элементами и системой; 3) целостность; 4) сами элементы являются системами.

Считается, что основным условием, при котором совокупность элементов становится биосистемой, является наличие между этими элементами взаимосвязи, более значительной по сравнению с внешними связями данной совокупности. Однако только такое взаимодействие между элементами, которое ведет к возникновению новых свойств, не присущих отдельным составным частям, превращает формальную систему в реальную. Важнейшим интегрирующим фактором, обеспечивающим способность элементов к взаимодействию, является их совместимость. Для того чтобы система была организованной, необходима совместимость однопорядковых элементов как необходимое условие возникновения взаимодействия. Сформулированный М.И. Сетровым (1971) принцип совместимости (такое соотношение элементов, при котором обнаруживается сродство или общность элементов по параметрам, обеспечивающим возможность их взаимодействия в системе) отражает необходимость наличия од-

народных элементов и их взаимодействия для возникновения даже простой системы. При этом сам факт совмещения служит критерием общей пригодности той или иной группы объектов (элементов) для организации из них биосистемы.

Поскольку вероятен такой вариант, когда может существовать определенная совместимость элементов, обеспечивающая их взаимодействие, но само это взаимодействие способно привести к распаду системы, необходимо учитывать и второй вид совместимости: соответствие (общность) свойств отдельных элементов свойствам системы в целом как условие сохранения именно данных свойств системы. Каждый элемент обладает свойствами, но функциональный характер свойство приобретает тогда, когда оно начинает служить сохранению данной системы и выполнению ее основной функции в целостности более высокого порядка. Другими словами, организованной является такая общность, в которой свойства элементов проявляются как функции сохранения данной совокупности. При становлении организации в ходе процесса приобретения свойствами элементов функционального характера важно, чтобы эти функции не противоречили одна другой. Следовательно, сосредоточение усилий отдельных функций на осуществление основной невозможно без их согласования, что реализуется через интеграцию дифференцированных частей и возникновение комплекса механизмов регуляции.

Таким образом, реальной биологической системой может считаться только *совокупность однопорядковых элементов, связанных отношениями, обусловленными упорядоченным взаимодействием функционально дифференцированных частей, которая обеспечивает саморегуляцию всей системы.*

Прежде чем перейти к рассмотрению закономерностей организации и функционирования любой биосистемы, необходимо определить ее место в иерархии систем определенного ряда. Однако само понятие «иерархия» в биологической литературе имеет слишком много оттенков, поэтому придется и на этом остановиться детальнее.

Часто в биологию переносятся социальные представления об иерархии. В средние века этим словом обозначали такой тип управления, когда прихожане подчинялись священнику, священник – епископу и т. д. Позже иерархией стали называть последовательное под-

чинение вообще и иерархический принцип стал казаться единственно возможным способом упорядоченности (Чайковский, 1990).

М. Гизелин, подчеркивая существование различных представлений об иерархии и определяя последнюю как распределение «сущностей» по уровням, выделял две группы понятий: а) элементы иерархии включены друг в друга и б) объекты ранжированы, но не рассматриваются как элементы друг друга (Ghiselin, 1987). Именно второе представление соответствует социальным институтам в обществе, где повышение объекта в ранге означает его перемещение по некоей лестнице, внешней по отношению к нему, тогда как в настоящей иерархии повышение ранга связано с внутренними изменениями самого объекта (Васильева, 1998). Настоящая иерархия может быть представлена объемной моделью вложенных фигур, в отличие от социальной иерархии в субординационной системе, которую, пользуясь геометрической аналогией, можно представить в виде ступенчатой пирамиды: группа особей на каждой следующей ступеньке пирамиды всегда малочисленнее и наделена большими управляющими функциями по принципу «большинство подчиняется меньшинству».

Не умаляя теоретической значимости многочисленных экологических и энергетических пирамид, ранжирующих элементы относительно независимой и обычно выдуманной шкалы, присоединюсь к мнению, что настоящая иерархия обязательно подразумевает отношения включения элементов друг в друга и недопустимо применение этого понятия при характеристике отношений элементов одного ранга. Так, не могут образовывать иерархий ни виды в роде, ни видовые популяции в таксоценозе.

Долгое время господствовало мнение, что только организм является основной формой организации живого. Но со временем все большее число ученых начало возвращаться к идее В.И. Вернадского (1926) о первичности нескольких форм существования жизни. Вернадский считал, что образование первичных особей шло одновременно с образованием первичных видов, первичных биоценозов и первичной биосферы и что надорганизменные системы являются такими же древними, как эобионт. В конце 1950-х годов большая часть специалистов пришла к согласию, что в природе существует множество подчиненных биосистем, «обладающих различными степенями орга-

низованности» (Беклемишев, 1964. С. 25). Как результат преодоления «организменных» концепций в целом понятие «биосистема» оказалось тесно связанным с «уровнями организации живого». Именно в рамках этого подхода на протяжении длительного периода дискуссий ученые пытались провести единую типизацию всего многообразия биосистем. При этом зачастую уровни «организации» подменялись уровнями «изучения». Так, Н.В. Тимофеев-Ресовский (1964) писал о генотипическом, онтогенетическом, эволюционном и хорологическом уровнях организации, а Н.П. Наумов прямо предлагал подразделять уровни организации в зависимости от приемов изучения и исторически сложившейся дифференциации наук, хотя «правильнее было бы настаивать на реформе обратного порядка» (Завадский, 1966. С. 34). Я так детально останавливаюсь на этом вопросе потому, что именно в результате такого подхода стало почти общепринятым, что из надорганизменных систем только популяция, вид и биогеоценоз могли быть признаны целостными образованиями, а свойства всех остальных фиксируемых в природе структур принимались за аддитивные или даже отрицалась реальность их существования.

Даже если не обращать внимания на утверждение большинства исследователей о том, что предлагаемые ими ряды подчинены принципу иерархичности, регулярно повторялась одна ошибка: в цепочку выстраивались системы, принадлежащие разным рядам. По сути, игнорировался тот факт, что любой элемент входит в конкретную систему лишь частью своих свойств и любая система объединяет только определенные свойства и отношения элементов, тогда как другим свойствам должны соответствовать другие системы. При установлении рядов систем мы регулярно сталкиваемся с узловыми пунктами, в которых прямая иерархическая последовательность нарушается. Самым типичным является пример с «популяцией». Как биосистема популяция одновременно является элементом систем «вид» (таксономический ряд) и «сообщество» (ценотический ряд). Хотя понятно, что морфологические признаки и функциональные роли скоррелированы, в первом случае учитывается только морфологическая составляющая, а во втором – преимущественно функциональная.

Приходится признать, что под лозунгом системного подхода, многие исследователи по сути его игнорировали, и изучение закономер-

ностей функционирования группировок близкородственных видов в основном сводилось к рассмотрению парных межпопуляционных взаимодействий, причем экспериментально или статистически выявляемые различия между, соответственно, особями или выборками экстраполировались на популяции и даже виды. Главная же особенность системного подхода – возможность анализа целостных свойств объекта, не выводимых из суммы свойств элементов, и именно с учетом этого нужно проводить изучение биосистем надорганизменного уровня.

1.2. Надорганизменные биосистемы

Для ценотического ряда почти не вызывает разногласий правомочность выделения таких биосистем, как «популяция», «сообщество» и «биоценоз». Однако содержание понятий, обозначенных данными терминами, не всегда однозначно.

Единого мнения о том, что считать **популяцией**, по-прежнему нет, и каждый исследователь, выбирая из спектра определений, принимает тот смысл этого понятия, который ближе всего соответствует теме его работы. Особая сложность состоит в том, что, как указывалось в предыдущем разделе, популяция одновременно является элементом и таксономического и ценотического ряда биосистем. Отсюда и формулировки типа «совокупность особей одного вида, занимающих определенную часть видового ареала» (Шварц, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Намеренно избегая дискуссии о корректности того или иного определения, я ограничусь тем, что обозначу свою позицию. Я придерживаюсь рамок определения, предложенного Г.Х. Шапошниковым (1974), понимавшим популяцию в широком смысле, как часть вида в составе одного или нескольких биогеоценозов в виде населения, в котором особей объединяют родство, взаимодействие и единство жизнедеятельности, и в узком смысле – как саморегулирующуюся систему особей одного вида, относительно устойчивую во времени и пространстве и способную к неопределенно длительному

самовоспроизведению в составе одного или нескольких биогеоценозов.

Приведенное выше определение в обоих смыслах близко к понятию «ценопопуляция» как территориальной группировки вида, приуроченной к определенному биогеоценозу. Хотя термин применялся преимущественно при описании растительных сообществ как совокупности особей одного вида в пределах конкретного фитоценоза или сообщества (Любарский, 1976), он все чаще используется и зоологами, и экологами. Забегая вперед, отмечу, что именно ценопопуляции А.Г. Васильев (2019) определяет частью таксоценов.

Сходясь в понимании **сообществ** как промежуточного уровня организации между популяциями и биоценозами, на котором происходит перераспределение и регуляция потоков вещества и энергии в экосистемах, специалисты вкладывают в это понятие разный биологический смысл.

Э. Макфедьен (1965) приводит семь определений, характеризуя сообщество как что-то большее, «чем случайное объединение видов». Нельзя не согласиться с Ю.И. Черновым, отметившим, что многие экологические понятия, и «сообщество» в том числе, искусственно наделялись чертами, свойственными иным аспектам. В результате для большинства экологов они утратили свой первоначальный рациональный смысл и употребляются как весьма неопределенные (Чернов, 1984б). О том, что концепция сообщества нередко оказывается абстракцией, говорит и Джиллер, трактующий сообщество как «сочетание популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих тем самым живую систему со своим собственным составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями» (Джиллер, 1988. С. 11). При этом П. Джиллер считал, что самым точным можно считать определение Р. Уиттекера (Whittaker, 1975). Но если сообщество понимать по Р. Уиттекеру, как «...систему организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой обитания...» (Уиттекер, 1980. С. 9), то оно фактически становится синонимом термина «биоценоз». С учетом произошедшей за столетие трансформации введенного еще Мёбиусом термина «биоценоз» (Даждо, 1975) и биоценозом, и сообществом мож-

но считать исторически сложившуюся устойчивую совокупность популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию на однородном участке территории или акватории. Как «совокупность взаимодействующих популяций, объединенных общей судьбой» трактуют сообщество Д.В. Гелашвили с соавторами (Гелашвили и др., 2013), где под общностью судьбы понимаются пространственно-временные параметры исторического сосуществования.

Несмотря на игнорирование в зарубежной литературе термина «биогеоценоз», это понятие, «обозначающее определенный объект, занимающий определенное пространство, состоящий из определенного набора живых и косных компонентов и отделенный совершенно определенными границами от таких же смежных объектов» (Тимофеев-Ресовский и др., 1973. С. 24), как нельзя лучше подходит для определения внешней по отношению к сообществу системы. Биогеоценоз – это сложно организованная, устойчивая саморегулирующаяся система с четкими пространственными границами и происходящим в ней движением энергетических потоков. Не лишне еще раз подчеркнуть, что биогеоценоз и экосистема – понятия сходные, но не тождественные. Экосистема не имеет ранга и размерности, тогда как биогеоценоз понятие территориальное и характеризуется определенностью объема (Сукачев, 1964). Другими словами, если экосистема может охватывать пространство любой протяженности, от гниющего пня до биосферы, то биогеоценоз – это экосистема, границы которой обусловлены определенным фитоценозом.

Таким образом, в настоящей работе сообщество понимается в трактовке Р. Уиттекера как *весь комплекс микроорганизмов, грибов, растений и животных, населяющих конкретный биогеоценоз со всей совокупностью трофических и прочих связей между ними.*

Понятно, что изучение сообществ в классическом их понимании крайне затруднительно, и поэтому общепринятым стало исследование сообществ на уровне отдельных их составляющих. Вот тут-то и возникла проблема, так как мало кто анализировал корректность выделяемых для изучения фрагментов сообществ. К этому вопросу я еще вернусь, а пока примем за основу, что при исследовании любого биогеоценоза достаточно легко выделяются группы совместно

обитающих видов, сходным образом эксплуатирующих один и тот же класс ресурсов среды и взаимодействующих друг с другом значительно сильнее, чем с другими видами сообщества. Такие промежуточные между популяциями и сообществом структуры, выполняющие в биогеоценозе сходную функцию, называют по-разному, и прежде, чем перейти к более детальному их рассмотрению, следует вновь определиться в понимании используемых терминов.

Р. Рутон (Root, 1967) был введён термин **гильдия**, понимаемый как группа видов (без учёта их систематического положения), сходным образом эксплуатирующая один и тот же ресурс. С тех пор появилось огромное количество работ, посвящённых описанию таких групп в самых разных сообществах по всему таксономическому спектру животных. Как очень удобное понятие для выделения в экосистеме функциональных блоков среди организмов одного трофического уровня понятие гильдии стало фундаментальным понятием в экологии (Миркин, Наумова, 2002), поскольку фактически все типы группировок могут быть описаны в формате гильдий. При этом нужно учитывать, что понятия стали частенько подменяться: так Ю.А. Песенко рассматривает сообщество «как совокупность видов одного трофического уровня (данной таксономической группы)» (Песенко, 1982. С. 83), объединяя в одно целое и сообщество, и гильдию, и таксоцен.

Изучению гильдиевых структур посвящено огромное количество работ. Анализ литературы свидетельствует, что гильдия может рассматриваться преимущественно с двух позиций.

1. Гильдия соответствует понятию «скопление». Составленные из элементов разного таксономического статуса (и, как следствие, имеющие разные биологические потребности), гильдии закономерно возникают и исчезают на определенном этапе динамики сообществ, когда для поддержания устойчивости этих сообществ требуется более полная эксплуатация некоего, зачастую ставшего избыточным, ресурса. С этих позиций гильдия представляет собой слабоструктурированное неустойчивое объединение животных. Для характеристики таких временных группировок вполне подходят понятия «ресторанное» или «трамвайное» общество.

2. Гильдия связана с понятием «трофический уровень». Любое сообщество можно представить абстрактной схемой, где трофиче-

ские связи между элементами изображаются в виде цепей питания. К одному трофическому уровню принадлежат те видовые популяции, которые в цепи питания отделены от растительности равным числом звеньев. Например, четвертый уровень составляют все виды, являющиеся вторичными хищниками или третичными консументами. Эта абстракция, созданная для объяснения энергетической структуры сообщества, на самом деле не имеет к реальности прямого отношения, так как, питаясь разнообразной пищей, большинство видов получают энергию с нескольких трофических уровней и, следовательно, сами не могут быть однозначно отнесены к определенному уровню. Понятие «гильдия» и призвано было устранить это несоответствие. С этой точки зрения в одну гильдию попадают все члены сообщества в той или иной степени, включая временной аспект, использующие в пищу пространственно локализованные объекты, составляющие гильдию (или комплекс гильдий) нижестоящих трофических уровней. Например, это питающиеся почвенными беспозвоночными консументы-зоофаги. Понятно, что временные и пространственные ниши членов гильдии могут не только перекрываться слабо, но и не перекрываться вовсе.

Иногда как синоним гильдии используют понятие **ассамблея**, что, конечно, не корректно. Вычлененный и трансформированный из введенного Дж. Даймондом (Diamond, 1975) сочетания «*assembly rule*» термин «*assemblage*» применим лишь к группе видов, существующих в конкретном местообитании. П. Джиллер (1988) ассамблеями называл группу встречающихся вместе сходных видовых популяций (например, ассамблея птиц, насекомых или растений).

Трактовка понятия «ассамблея» сильно различалась у разных исследователей (Strong et al., 1984; Roughgarden, 1989; Patterson, Brown, 1991) и впоследствии от него стали отказываться, либо заменяя какими-то специальными терминами типа «видовые ансамбли» (Азовский, 2001), либо используя многозначное «сообщество» с таксономическим уточнением (Макфедьен, 1965; Миркин, Наумова, 2002), например, «сообщество коллембол» (Кузнецова, 2005) или «сообщество жужелиц» (Хобракова, 2008). В этом же аспекте в литературе встречался и такой вариант, как «многовидовое сообщество», например «*multi-species community of shrews*» (Churchfield, 1991; Churchfield,

Sheftel, 1994), которое ранее я также использовал (Churchfield et al., 1999).

Термин «**многовидовая ассоциация**» был предложен В. Кач-мареком еще в 1953 г. (Kaczmarek, 1953), но не получил широкого распространения и применялся преимущественно исследователями, занимающимися экологией муравьев (Демченко, 1980; Длусский, 1981 и др.). Именно применительно к муравьям он был достаточно четко определен: многовидовая ассоциация муравейников – это пространственно неразобценное единое многовидовое объединение функционирующих муравейников, организованное посредством пространственно-временных внутри- и межвидовых отношений по иерархическому принципу и оказывающих целостное воздействие на биогеоценоз (Демченко, 1980). Трофические спектры членов ассоциации широко перекрываются по составу и дополняют друг друга, а организация многовидовых ассоциаций в целом основана на преобладающей роли поведенческих реакций и сигнальных связей (Резникова, 1977, 2003). Сначала я использовал термин «многовидовая ассоциация» для описания и характеристики «таксоценов» землероек (Нестеренко, 1999б). Однако более детальный анализ понятий показал, что различия между ними не менее существенны, чем между таксоценом и гильдией. Многовидовая ассоциация это, конечно, не классическая гильдия, как утверждали некоторые авторы (Гилев и др., 2007), и главным отличием является существование в ассоциации жесткой иерархии, при которой в случае муравьев численность семей и форма территориальной организации каждого вида не строго заданы его видовой принадлежностью, а определяются и меняются в зависимости от иерархического статуса (Резникова, 1980, 1983). При этом отношения доминирования–соподчинения между видами обусловлены способностью к межвидовой идентификации и распознаванию сигналов, а также оценке численности сочленов ассоциации на основании частоты встреч с ними, т. е. сложного этологического механизма, названного «социальным контролем» (Резникова, 2003). Система связей между элементами внутри многовидовой ассоциации, несомненно, более значительна по сравнению с ее внешними связями и, по-видимому, она является самостоятельной экологической структурой внутри гильдии. Многовидовые ассоциации характерны

не только для муравьев, но существуют и для многих других групп животных, например, пауков и жуужелиц (Любечанский, Азаркина, 2017). Однако при изучении таксономического состава и гильдий, и многовидовых ассоциаций легко выявляются группы синтопических видов одного рода, отношения между которыми строятся совершенно на иных основаниях. Так, многовидовая ассоциация муравьев таежных лесов Западной Сибири, состоящая из относящихся к четырем родам 14 видов, включает 5 видов рода *Myrmica* (Гилев и др., 2007), а в Калужской области в тех или иных сочетаниях в ассоциации муравьев мирмики представлены комплексами от 3 до 7 видов (Путяткина, 2001, 2007). Именно такие структуры внутри гильдий и ассоциаций относятся к таксоцентам.

1.3. Таксоцены

Термин «таксоцен» был предложен Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1957), но введен в науку польским экологом А. Ходоровским, который писал, что понимает «под таксоцентами все так называемые ассоциации определенных систематических групп» (Chodorowski, 1959. P. 53). Вряд ли это можно считать определением, хотя бы потому, что нельзя определять что-либо через неопределенное. Не ясно ни что такое «ассоциации» и почему они «так называемые», ни то, о каких систематических группах идет речь. Указывая на приоритет А. Ходоровского во введении термина, Дж. Хатчинсон в попытке строже определить суть понятия особо выделил такую его экологическую сторону, как совместная встречаемость: «Это все группы видов и представители надвидовых таксонов, встречающиеся в данной ассоциации. Можно говорить о бентическом таксоцене личинок тендипедид, эпилимническом таксоцене планктонных каланид...» (Hutchinson, 1967. P. 231). Давая теоретический анализ понятия «таксоцен», И.И. Николаев также подчеркивал, что «всякий таксоцен представляет собой комплекс видовых популяций и его общая функция в экосистеме определяется совокупным эффектом составляющих его компонентов» (Николаев, 1977. С. 52). С конца 1970-х годов именно в таком виде понятие и

кочует по словарям с модификациями типа «... группа видов, принадлежащих определенному надвидовому таксону, совместно встречающихся в одной и той же ассоциации» (Lincoln et al., 1982. P. 244).

Двойственность, объединяющая в одном термине филетическую и экосистемную стороны, обусловила довольно резкое неприятие правомочности выделения и изучения таксоценов вплоть до отрицания их реальности. Одни считали, что таксоцены характеризуются сосуществованием таксономически близких видов, но «не их взаимодействием» (Stugren, 1972. P. 78). Другие, трактуя таксоцен как «совокупность членов одного таксона в сообществе», считали, что он «не имеет функционально-экологического содержания» (Жерихин, 1994. С. 16) и поэтому это понятие должно быть исключено из эколого-эволюционных построений. Третьи полагали, что «единство» таксоцена в рамках биоценоза и экосистемы «не является ни функциональным, ни структурным, оно лишь мнимое, обусловленное возможностями или удобством работы специалистов-систематиков, определяющих виды» (Озерский, 2009. С. 18).

Следует признать, что высказанный скепсис частично оправдан (Васильев и др., 2010) и был вызван тем, что таксоценом стали называть формальные списки видов, относящихся к определенным отрядам, семействам или подсемействам животных, которым без дополнительного анализа придавали неоправданное ценотическое толкование. При отсутствии четкого определения и двойственности понятия «специалисты, сконцентрированные более на исследовании таксона (зоологи) или только на изучении экосистемы целиком (экологи), сочли таксоцен понятием размытым и малозначительным» (Хлебович, 2016. С. 151) и в большинстве своем, особенно за рубежом, предпочли вообще отказаться от его использования, заменив привычным «сообществом» с тем или иным таксономическим дополнением. При простом запросе в базе Web of Science по теме «taxocene» за двадцатилетний период (2000–2021) поисковая платформа выдает всего 49 результатов (из них 19 позиций принадлежит российским авторам), из которых в названии статьи термин «таксоцен» встречается 14 раз.

Хотя изучение закономерностей функционирования сообществ по-прежнему остается фундаментальным направлением экологии, кризис доминирующих концепций (Гиляров, 2007) заставил вообще

усомниться в возможности решения проблем организации биотических сообществ (McGill et al., 2007) традиционными способами и требует новых подходов. Одним из таких подходов и может стать переключение внимания исследователей с крайне затруднительного анализа сообществ в классическом их понимании, как всей совокупности организмов от простейших до млекопитающих, на изучение корректно выделенных структурных фрагментов таких сообществ (Васильев и др., 2010).

Для того чтобы вновь не загнать ситуацию в тупик, необходимо определиться с понятием «таксоцен» и его местом в ряду смежных понятий.

В последние годы было предложено несколько трактовок термина. Некоторые исследователи пытаются уйти от акцента Дж. Хатчинсона на сосуществование, полагая, что «совместная встречаемость, особенно на больших пространствах, оказывается малоинформативной для характеристики таксоцена» (Хлебович, 2016. С. 151). Хотя В.В. Хлебович признает реальность таксоценов (Хлебович, 2013), определяя их как «популяции видов одного таксона, функционально объединенных в одном сообществе–ценозе» (Хлебович, 2016. С. 151), но распространяет применимость понятия и на видовые пары «хищник–жертва», отрицая этим то, что таксоцен объединяет виды, выполняющие в экосистеме одинаковые функции.

А.Г. Васильев, напротив, считает, что таксоцены состоят из таксономически близких симпатрических видов, выполняющих сходные, главным образом трофические и средообразующие функции, и определяет их как «локальные сообщества таксономически близких симпатрических видов в пределах фации или урочища» (Васильев, 2019. С. 94). Справедливо говоря о таксоценах как модельных фрагментах сообществ, Васильев, однако, и, во-первых, заменяет «близкородственные» виды на «близкие симпатрические», во-вторых, отождествляет таксоцены с гильдиями (Там же. С. 94). Хотя «гильдия» и стала фундаментальным понятием в экологии сообществ, важно помнить, что это экологическая ассоциация видов (экологически близких, но не обязательно близкородственных), основанная на сходных ролях в сообществе, а не на эволюционном происхождении (Coral..., 2014).

Поскольку характеристика любой системы должна указывать уровень, который она занимает в иерархии систем своего ряда, я предлагаю под таксоценом понимать *исторически связанную с определенным типом биогеоценозов биосистему близкородственных видов, в которой каждая популяция является частью единой совокупности, функционирующей в сообществе как целостный объект* (Нестеренко, 1999а; Нестеренко, Локтионова, 2017).

Наибольшее количество вопросов в предложенном определении может вызывать необходимая степень «родства», ведь близкородственными видами (*close related species*) могут считаться не только представители одного рода, но и семейства и даже отряда.

Это первый из трех шагов в определении корректности отнесения той или иной совокупности видов к таксоцену. Вот пример исследований, проведенных в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (Васильев и др., 2010; Городилова, 2012 и др.). В единый таксоцен авторы включили все виды отловленных грызунов. Шесть представителей отряда (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys rutilus*, *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *M. arvalis*) составляют «ядро таксоцена грызунов» (Городилова, 2012. С. 50). Однако легко заметить, что первые два вида в этом списке относятся семейству Мышиных, а четыре других – к семейству Хомяковых, кардинально отличающихся друг от друга и экологически, и морфо-физиологически. Кроме того, полевка-экономка (сейчас относится к роду *Alexandromys*) и два представителя серых полевок, симпатрически сосуществуя с красной полевкой (сейчас относится к роду *Myodes*), придерживаются разных местообитаний и трофически расходятся по флорогенетическим рядам растительности (Шварц, 2004), а следовательно, с натяжкой могут быть отнесены даже к одной гильдии, не говоря уже о таксоцене. Таким образом, рассматриваемый комплекс симпатрически обитающих грызунов является искусственно выделенным на основании принадлежности к одному отряду комплексом, и отождествлять его с какой-либо экологически цельной группировкой вряд ли корректно. В данном случае можно говорить лишь о симпатрических ассоциациях (Литвинов, 2010) полевок и мышей, которые предлагалось рассматривать как биосистемы с определенными принципами пространственной и временной организации (Роговин,

1999; Литвинов, 2001). На шаге оценки близкородственности формировать таксоцен в рассмотренном районе исследований могут лишь три представителя рода *Microtus*.

Другим примером может служить таксоцен представителей рода *Myrmica* в многовидовой ассоциации муравьев (раздел 1.2.). Отметим, что многие авторы, не вникая в суть используемого термина, часто таксоценами называет гильдию или ассоциацию. Так, в ходе исследований водотоков в Центральной Европе (Řezníčková et al., 2010) 15 видов отряда Ephemeroptera были отнесены к двум таксоценам поденок, в один из которых было включено 11 видов, относящихся к 9 родам и 5 семействам. Даже беглый сравнительный тест свидетельствует, что объединение всех видов в одну экологическую ассоциацию какого-то бы ни было ранга некорректно, хотя из всего рассмотренного комплекса можно выделить один или несколько таксоценов. То же самое можно сказать про исследования, посвященные структуре ассоциаций пауков. Хотя, например, некоторые авторы (Любечанский, Азаркина, 2017) называют их таксоценами, из 83 определенных до вида представителей 14 семейств пауков составлять таксоцен могут, по-видимому, только 6 видов рода *Alopecosa*.

Точный видовой став таксоцена может установить только специалист по конкретной группе животных. Как изучающий насекомых-млекопитающих более сорока лет я, например, уверен и могу доказать корректность объединения в таксоцен землероек представителей рода Бурозубок и Белозубок, но из-за ярко выраженной экологической специфичности (Нестеренко и др., 2016) исключаю из него «близкородственную» кутору (род *Neomys*).

Вторым шагом после уточнения списка видов, прошедших фильтр по критерию близкородственности, является критерий синтопии. О необходимости оценки экологического масштаба говорилось неоднократно (Azovsky, 1996, 2000; Шварц, 2004; Swenson et al., 2006, 2007; Sanders et al., 2007, Weiher et al., 2011; Zuluaga, 2015). Но до сих пор понимание того, что симпатрия не является достаточным основанием для отнесения видовых ценопопуляций к одному сообществу (только симпатрические виды могут придерживаться разных местообитаний, т. е. быть связанными с разными типами биогеоценозов), часто игнорируется. Для таксоценов синтопия составляющих его видов

– это необходимый критерий. Проще говоря, все особи всех входящих в таксоцен видов имеют возможность встретиться «нос к носу». В идеале существование в одном экологическом масштабе должно осуществляться круглогодично, как, например, у землероек или синиц. В других группах животных синтопическое сосуществование может быть временным, например, приходится на репродуктивный период. Это, в частности, касается мигрирующих видов (рукокрылые) или видов со сложным жизненным циклом (стрекозы), предполагающим пространственное разнесение жизни личинок и имаго. Летние и зимовочные колонии летучих мышей, например, разделены тысячами километров, а образ жизни этих животных таков, что они только два раза в сутки вылетают на кормление из убежищ. Но несколько видов ночниц формируют многовидовые зимовочные колонии, а в летний период на юге Дальнего Востока четыре и более видов рода *Myotis* совместно кормятся на одних и тех же участках (Тиунов, 1997; Nesterenko, Tiunov, 1997; Тиунов и др., 2021), что свидетельствует в пользу правомочности выделять таксоцены у этой группы.

Третьим шагом является тестирование популяций входящих в таксоцен видов на экологическую близость. Конечно, сам факт принадлежности к одному или близким родам свидетельствует и об экологической близости видов, но для обеспечения заявленных в определении целостности и функционирования в сообществе как единой совокупности перекрывание трофических ниш пары близкоразмерных видов по видовому спектру, размеру жертв и доступности корма должно превышать 70%. По аналогии с предыдущим шагом можно сказать, что все особи всех входящих в таксоцен видов имеют возможность добыть и съесть один кормовой объект.

Три перечисленных шага являются обязательными для выделения таксоцены, и любой эколог-профессионал может оценить корректность использования этого понятия для изучения какой-либо «таксономически близкой» группы видов в сообществе. Но, как уже говорилось выше, решение о включении того или иного вида в состав таксоцены – дело работающего с конкретной группой животных ученого и подразумевает знание доступных только специалисту тонкостей.

Обратимся в качестве примера к таксоцену синиц. Еще совсем недавно к роду *Parus* – Настоящие синицы только в России относили

10 видов (Коблик и др., 2006). Однако, как и в систематике многих других групп, в начале XXI века произошли серьезные ревизии, основанные на данных молекулярного анализа (Gill et al., 2005), и некоторые орнитологи согласились с предложением трактовать подроды синиц самостоятельными родами (Nazarenko et al., 2016). В результате пухляк, как и все гаички, стал относиться к роду *Poecile*, лазоревка – к роду *Cyanistes*, хохлатая синица переместилась в род *Lophophanes*, а московка – в род *Periparus*. Однако, во-первых, не все исследователи приняли эту точку зрения, во-вторых, экологическая близость синиц позволяет легко пройти критерий близкородственности и отнести всех «бывших» представителей рода *Parus* к одному таксоцену в случае их синтопического существования. Сразу оговорюсь, что в дальнейшем, ссылаясь на таксоцен синиц, я буду придерживаться мнения о принадлежности входящих в него видов к настоящим синицам. При этом хотя еще некоторые виды, например ополовник *Aegithalos caudatus* и желтоголовый королек *Regulus regulus*, использующие сходный с настоящими синицами прием охоты, формируют с ними так называемые «смешанные стаи» (Зацаринный и др., 2012), включение их в таксоцен синиц, на мой взгляд, некорректно. Литературные данные свидетельствуют, что перекрывание трофических ниш по таксономическому спектру жертв и их размерам у совместно охотящихся видов синиц в таксоцене составляет 0,78–0,93 (Atienzar et al., 2013). Таким образом, соответствие нескольких синтопически обитающих видов синиц трем указанным критериям позволяет рассматривать их как таксоцен.

2.1. Соотношение понятий

В рамках каждой системы целесообразно различать структуру и организацию – понятия дополняющие, но не заменяющие друг друга.

Единого определения структуры не существует, но смысл понятия принимается близко к значению латинского слова *structūra*, означающего строение, устройство, взаиморасположение составных частей. В общем виде структура есть совокупность характеристик неоднородности изучаемого объекта, которые, в свою очередь, имеют три аспекта – соотношение частей, взаимной связи между частями, трансформации частей и соответственно структура системы описывается через закономерности ее строения, поведения и развития.

Относительно биосистем исследователи выделяют более 20 типов структур (Левич, 1977; Работнов, 1985), рассматривая таксономическую, возрастную, половую, размерную, трофическую, временную, пространственную, информационную, генетическую, этологическую, социальную, корреляционную и другие. Деление очень условно, и одни типы структур являются частью других или перекрываются. Так, понятие видовой структуры используется либо как синоним таксономической, либо как ее часть, а структура доминирования – как составная часть видовой структуры. Хочу подчеркнуть, что изучение структур сообществ и популяций отличается. Основным объектом (элементом) при исследовании популяций является особь, размеры и признаки которой поддаются измерению без особых затруднений. Изучение же сообществ, элементом которых являются популяции, базируется на произвольно разграниченных учетных площадях, и характеристики сообществ, как правило, имеют стохастический характер.

Для определения свойств структуры любой системы необходимо и достаточно определить элемент и закон его комбинирования (Преоб-

раженский, 1982. С. 13). Применительно к надвидовым биосистемам под структурой можно понимать локализацию элементов в экологическом пространстве по отношению друг к другу, тогда как организация может быть представлена как все разнообразие взаимодействий между элементами, т. е. организация, отражая динамические аспекты отношений между элементами внутри системы, характеризует системные свойства объекта. Отражая статику системы, структура является неким ее инвариантом, т. е. тем, что приобрело устойчивость, стало сохраняющимся во всей совокупности преобразований данной системы (Иваницкий, 1984). В настоящее время именно в этом смысле для характеристики некой части структуры часто используется термин «паттерн». В этом отношении структура гораздо более консервативна по сравнению с организацией (изоморфные структуры могут быть по-разному организованы). Структура как совокупность устойчивых связей, инвариантных по отношению к определенным изменениям системы, обладает относительной самостоятельностью (при удалении из системы одного или даже нескольких элементов структура может остаться неизменной). При этом и сами элементы обладают относительной независимостью от структуры (вхождение элемента в структуру более высокого уровня мало сказывается на его внутренней структуре). По образному замечанию Ю.И. Оноприенко «микросхеме «все равно», в составе какого устройства она функционирует» (Оноприенко, 2005. С. 52).

При рассмотрении вопроса организации обычно фигурируют еще два понятия – упорядоченность и регуляция. Первый термин не имеет четкого определения и является в какой-то мере синонимом понятия «система». Он применяется обычно для субъективного обобщения того, что мы можем отнести какое-то множество объектов или явлений к категории целого или проявлений этого целого. При этом упорядоченность все же акцентирует внимание именно на структурной стороне, наличии закономерностей в распределении частей в целостном объекте, его симметрии. Симметрия объекта представляет идеальный образ его структуры (Преображенский, 1982), в котором инвариантный аспект системы выступает в единстве с изменениями, и это единство принимает в каждом конкретном объекте различные формы (Овчинников, 1966). Упорядоченность сохраняется с помощью

изменения самой упорядоченности (Онопrienко, 1998). Это означает, что сохранение симметрии системы при выведении ее из равновесия достигается ее перестройкой согласно определенным законам комбинирования, изменением структурных свойств. В сложных системах, и биосистемах в частности, такая перестройка обусловлена действием механизмов регуляции. Ранее отношение понятий я выразил простой формулой: организация = структура + регуляция (Нестеренко, 1999а).

В силу преобладания в современных экологических исследованиях популяционного подхода в их подавляющем большинстве рассматривается структура только одного типа биосистем – популяции. Коль скоро элементами популяции являются особи, характеризующиеся полом и возрастом, структуру популяции расчленили на составные части, соответствующие названным характеристикам: половую и возрастную. Это, наверное, оправданно, если допустить, что разные возрастные и половые группы имеют различную генетическую значимость для сохранения популяции в эволюционном ее понимании. Вероятно, именно это имеется в виду, когда говорится, что под структурой популяции можно понимать все способы ее деления на более мелкие единицы и их локализацию в пространстве по отношению друг к другу (Панов, 1989). Но с точки зрения теории систем здесь возникает противоречие: либо следует признать, что элементами биосистемы «популяция» являются не особи, а какие-то другие «мелкие единицы», либо не нужно говорить о половозрастной структуре. По сути, создаются искусственные структурные единицы в рамках еще более искусственных экологических и энергетических пирамид. Но к удачным абстракциям не только быстро привыкают, но начинают изучать их как реальность. При ценотическом подходе к основным типам структур многовидовых биосистем относятся видовая, пространственная и доминирования.

2.2. Видовая структура

Важнейшей характеристикой любого сообщества является его разнообразие (Пианка, 1981; Одум, 1986). Исследование видовой

структуры сообществ постоянно находится в сфере пристального внимания экологов (Hutchinson, 1959; Pielou, 1975; Левич, 1980; Lawton, 1999; Розенберг, 2005; McGill et al., 2007; Гиляров, 2010; McGill, 2010; Azovsky, 2011; Гелашвили и др., 2013; Васильев, 2019 и др.). Такой интерес к этому показателю обусловлен тем, что «видовую структуру можно рассматривать как своеобразную «систему отчета» – именно по изменениям в численностях видов нередко судят о проявлении многообразных факторов, определяющих жизнь сообщества» (Левич, 1980. С. 12).

При этом в понятие «видовая структура» часто вкладывают гораздо больший смысловой объем, чем требуется. Хотя видовое разнообразие включает два основных компонента – видовое богатство (насыщенность сообщества видами) и выравненность видовой структуры (степень равномерности распределения видов по обилию), последний относится уже к структуре доминирования, которая детально будет рассмотрена в разделе 2.4.

Для оценки видового богатства простейшим показателем является общее число обнаруженных видов. Однако такой показатель не совсем корректен при сравнении таксоценов, поскольку зависит от объема выборки. Для нивелирования этого недостатка часто используют индекс Маргалефа (Margalef, 1957), который нормирует число видов по числу особей в выборке.

$$I=(W-1)/\log N,$$

где W – число видов, а N – число учтенных животных.

Таким образом, под видовой структурой таксоценов следует понимать только количество входящих в него видов и их перечень. Но поскольку количество видов той или иной группы всегда больше количества видов в реальном таксоценов, всегда приходится оценивать видовую комбинаторику.

2.2.1. Видовые комбинации

Вопрос, формируются ли сообщества под действием случайных причин или в соответствии с определенными правилами, по-прежнему является одним из основных в современной экологии. Хотя споры о приоритете детерминизма и стохастичности в формировании сообществ

ществ начались уже более ста лет назад (Clements, 1916), резко обострились они в конце прошлого века. Все началось с правил Дж. Даймонда (Diamond, 1975), которые стали основой всех последующих идей о закономерностях сборки сообществ (Gotelli, 2004). Поскольку сборка таксоценов из географически доступного пула видов мало чем отличается от формирования сообществ, не лишне вспомнить эти правила, к которым мы еще раз вернемся при обсуждении особенностей трансформации таксоценов.

Согласно Дж. Даймонду (Diamond, 1975), существует несколько правил: 1) если рассматривать все комбинации, которые могут образоваться из группы близких видов, то в природе существуют только некоторые из них; 2) допустимые комбинации противостоят вселенцам (*invaders*), которые превратили бы их в запрещенные комбинации; 3) комбинация, которая стабильна на крупном или богатом видами острове, может быть неустойчива на мелком или бедном видами острове; 4) на небольшом или бедном видами острове комбинация может противостоят вселенцам, которые были бы включены в состав сообщества на крупном острове или острове с большим видовым разнообразием; 5) некоторые пары видов не существуют ни сами по себе, ни как часть более крупной комбинации; 6) некоторые пары видов, которые образуют неустойчивую комбинацию, могут стать частью крупной стабильной комбинации; 7) некоторые комбинации, которые полностью состоят из стабильных субкомбинаций, сами по себе неустойчивы.

Вся последовавшая яростная полемика развернулась, по сути, из-за первых двух и пятого правил, объединенная версия которых называется «правилом совместной встречаемости» (Zuluaga, 2015). Обоснование этого правила состояло в том, что конкурентное исключение запрещает сосуществование близких видов (Gotelli, McCabe, 2002). С этим не согласились исследователи, посчитавшие, что закономерности, обусловленные по Даймонду влиянием конкуренции, от нее не зависят и могут быть объяснены случайной колонизацией (Connor, Simberloff, 1979). Предложение рассматривать сообщество, как случайное объединение популяций разных видов было высказано Дж. Коннеллом (Connell, 1975), однако гипотеза почти не получила поддержки из-за слишком большого числа противоречий. Мне кажется, что одной из определяющих проблем является то, что зако-

номерности формирования сообществ чаще являются результатом не современных экологических процессов, а событий далекого прошлого (Drake, 1990), которые мы из-за невозможности их исследовать заменяем математическими моделями. Также стоит отметить, что в ходе многолетней дискуссии роль «конкуренции» в структурировании сообществ отошла на второй план, уступив место спору о приоритете случайности и детерминизма. С сожалением приходится констатировать, что к настоящему времени вопрос о том, как формируются сообщества, по-прежнему остается не решенным, но исследования в этой области экологии со временем оформились в отдельное направление, приблизительно переводимое как «теория сборки» (*assembly theory*) (Meyer, Kalco, 2008). Дискуссия в рамках этого направления, несомненно, будет продолжаться, однако идея «случайного сообщества», похоже, уходит в прошлое. В значительной мере этому способствовало развитие теории нейтрализма (Hubbel, 2001), которая предлагает идею о сообществах, нейтрально собранных в результате экологического дрейфа и исторической инерции (Weiher et al., 2011).

Таким образом, к настоящему времени среди основных процессов, влияющих на видовую структуру сообщества, выделяют случайные процессы, процессы, детерминированные внешней средой, и процессы, детерминированные биотическими взаимодействиями. Сформулирована даже синтетическая теория Метасообщества, позволяющая увязать градиенты среды, межвидовые взаимоотношения и случайные процессы. Но в случае таксоценов, объединяющих только функционально сходные близкородственные виды, нам важны не выкладки теории метасообществ (Meunard, Quinn, 2008), а два основных подхода к изучению особенностей формирования сообществ. Правила, выведенные с помощью первого подхода, иногда называемого «островной парадигмой», строятся на исходных данных видовых списков. Второй подход сфокусирован не на видах, а на признаках, и его суть заключается в том, что в ходе формирования сообщества фильтруются не виды, а признаки. Оба подхода имеют, как всегда, и преимущества, и недостатки (Zuluaga, 2015), но все большее число исследователей склоняется ко второму варианту.

Если опустить пока ниши и конкуренцию, которые будут рассмотрены в следующих разделах, общая схема выглядит следующим об-

разом (Belyea, Lancaster, 1999). Географический пул видов (*geographic species pool*) содержит все виды, которые могут участвовать в формировании сообщества, и определяющим фактором перехода на следующий уровень является способность вида к расселению или колонизации. Видовой пул среды обитания (*habitat species pool*) включает виды, которые могут сохраняться при складывающихся условиях окружающей среды, и основным фильтром являются абиотические факторы, в результате действия которых оформляется экологический пул видов (*ecological species pool*). Внутри этого пула межвидовые отношения и внутренняя динамика определяют, какие виды станут частью фактически сохранившегося сообщества (*actual species pool*). Экологические ограничения или фильтры действуют путем удаления видов, у которых отсутствуют или недостаточно развиты определенные признаки, т. е. фильтруются признаки, а вместе с ними и виды (Booth, Swanton, 2002). Виды, зарегистрированные при изучении конкретного сообщества, должны принадлежать всем перечисленным выше пулам. Специфика действия фильтров с учетом исторической составляющей (Drake, 1990) рассмотрена в ряде обзоров (например, Zuluaga, 2015).

Основным выводом теории фильтров можно считать то, что только те виды, которые обладают набором признаков, подходящих для той или иной среды, могут участвовать в сборке конкретного сообщества (Weiher, Kedde, 1999). Основная сложность состоит в том, чтобы определить, какие признаки значимы для отбора при формировании сообщества и должны быть измерены. Относительно таксоценов можно добавить, что через все фильтры пройдут только близкородственные виды, обладающие перекрывающимися взаимодополняемыми признаками.

2.2.2. Примеры видовой сборки таксоценов землероек

Коль скоро любое сообщество состоит из фаунистически разнородных и разновозрастных элементов, принципы организации и функционирования этого сообщества не могут быть до конца поняты, пока не объяснена история каждого из составляющих его элементов или их групп. Для этих целей оптимально подходит предложенный П.П. Сушкиным (1925, 1938) метод подразделения фаун на

фауны. В териологии этот подход был развит и блестяще использован Е.Н. Матюшкиным в его ставшей классической работе о смешанности териофауны Уссурийского края (Матюшкин, 1972), где дано и более строгое определение фауны как группы географо-генетических элементов, связанных общностью происхождения, специфичными путями расселения и характеризующихся автономностью в процессах развития фауны. Впоследствии метод успешно использовался Б.С. Юдиным (Юдин и др., 1976), Ф.Б. Чернявским (1984), Е.А. Шварцем (1989) и рядом других ученых.

Ключевым звеном понятия «фауна» является единство для всех его элементов центра происхождения, но для землероек установить центр происхождения тех или иных видов не представляется возможным. События плейстоцена сыграли такую важную роль в становлении ареалов большинства видов этой древней группы, что за единый центр развития, общий для членов определенной группировки, реально можно принимать лишь позднеплейстоценовые центры расселения. Именно поэтому я использую более нейтральный термин «фауногенетическая группировка» (Нестеренко, 1999б), внутренний смысл которого тем не менее сопоставим с понятием «фауна».

В силу ареалогического сходства, особенностей кариологии и экологии, мы разделили всех обитающих на юге Дальнего Востока землероек на несколько фауногенетических группировок (Нестеренко, 2000). В связанную с широколиственными лесами Южной Палеарктики группировку неморальных элементов отнесено три вида: *Sorex mirabilis*, *S. unguiculatus* и *S. gracillimus*. С фауной бореальных элементов связаны два вида бурозубок, имеющие восточно-палеарктический тип ареала – *S. daphaenodon* и *S. roboratus*. Группировка древнетаежных элементов представлена тремя видами: *S. caecutiens*, *S. minutissimus* и *S. isodon*. К фауне тундрово-степных видов относится *S. tundrensis*, а к лесостепной группировке – белозубки *Crocidura lasiura* и *C. shantungensis*.

Сразу оговоримся, что принадлежность к таксоцену определенного типа вовсе не означает существование «биотопической видоспецифичности» того или иного вида. Так, неморальный вид *S. unguiculatus* на большей части своего ареала связан с лесными растительными

формациями, оптимальными из которых являются кедрово-широколиственные леса, но, например на Сахалине, с высокой численностью встречается в бамбучниках и прибрежных растительных ассоциациях, а представители бореальной фауногенетической группировки *S. daphaenodon* и *S. roboratus* лишь в Приморье составляют основу лесостепных таксоценов, тогда как в более северных районах Дальнего Востока России обитают в лесных формациях.

Таким образом, все современные таксоцены землероек юга Дальнего Востока России состоят в определенных сочетаниях из 11 перечисленных выше видов. Знание специфики комбинирования видов пригодится нам при рассмотрении вопросов формирования таксоценов.

Впервые поэтапное качественное сравнение различных таксоценов землероек юга Дальнего Востока России было проведено ранее (Нестеренко, 1999а). Было установлено, что все материковые таксоцены землероек группируются в два кластера. Первая группа, включающая таксоцены лесной зоны, объединяется со второй, которая представлена таксоценами, тесно связанными с растительными формациями открытого типа, на уровне межгруппового сходства 52%. С учетом вновь появившихся данных было проведено новое сравнение видового состава таксоценов в некоторых ключевых точках рассматриваемого региона и ранее сделанный вывод был подтвержден (рис. 1).

Компактную группу внутри кластера лесных таксоценов землероек составляют таковые юга Уссурийского края. В различного типа лесных растительных формациях этой территории комплекс буроzubок представлен шестью видами: *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. minutissimus*, *S. unguiculatus*, *S. gracillimus* и *S. mirabilis*.

Повсеместно преобладает *S. caecutiens*, а *S. isodon* и *S. unguiculatus* входят в группу фоновых видов, хотя соотношение этих землероек варьирует: в смешанно-широколиственных лесах юга Приморского края *S. isodon* преобладает над *S. unguiculatus* почти в два раза, в то время как в таежной зоне Сихотэ-Алиня и первичных хвойно-широколиственных лесах *S. unguiculatus* в отдельные годы почти не уступает по численности *S. isodon*. В равной степени это относится и к *S. gracillimus*, редкой в лесах Восточно-Маньчжур-

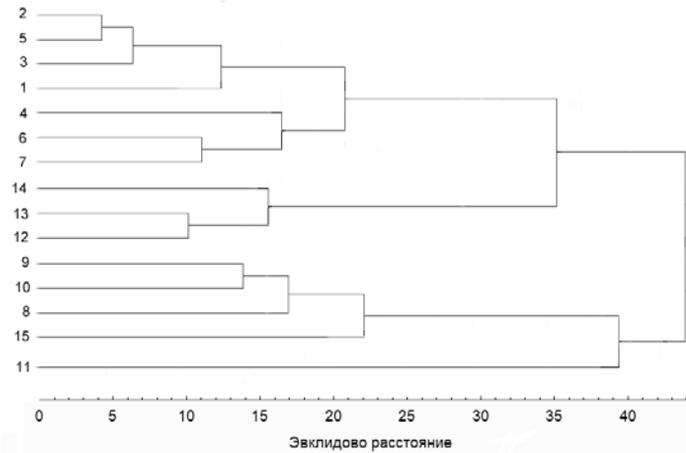


Рис. 1. Дендрограмма фаунистического сходства таксоценов землероек из различных районов юга Дальнего Востока России. 1 – зап-к Кедровая Падь, 2 – Уссурийский зап-к, 3 – Сихотэ-Алинский зап-к, 4 – окр. пос. Аян, 5 – хр. Ливадийский, 6 – окр. пос. Пивань, 7 – хр. Мяо-Чан, 8 – окр. пос. Новосельское, 9 – окр. пос. Нестеровка, 10 – окр. пос. Сергеевка, 11 – Хасан, 12 – Хинганский зап-к, 13 – Норский зап-к, 14 – Зейский зап-к, 15 – долина р. Буряя

ских гор юга Приморья и более обильной в зоне хвойно-широколиственных лесов Среднего Сихотэ-Алиня. Повсеместно крайне редка *S. mirabilis*, доля участия которой в фауне даже в оптимальных для нее местообитаниях (долинные ильмово-тополевые леса) не превышает 0,8% от всех землероек. *S. minutissimus*, как и везде в пределах своего обширного ареала, также очень малочисленна.

Характерной особенностью рассматриваемых таксоценов является постоянная встречаемость представителей лесостепной фауны. Всегда считалось, что белозубки «случайны» в составе таксоценов землероек лесного типа и, в силу ландшафтной мозаичности территории юга края, проникают в леса по долинам рек и интразональным антропогенизированным участкам (Охотина, 1974; Нестеренко, 1992). Это положение опиралось на вывод Е.Н. Матюшкина (1972) о лугово-полевых грызунах, которые «проникают в контуры с пре-

обладанием неморальных и древнетаежных грызунов не диффузно, а главным образом островными очагами качественно обособленных группировок» (Матюшкин, 1972. С. 134), и «их наложение на основной фаунистический «блок» незначительно и имеет сугубо второстепенное значение» (С. 135). Однако по мере накопления материала выяснилось, что в отличие от грызунов белозубки не образуют в лесах Уссурийского края каких-либо «обособленных очагов», а встречаются постоянно и далеко не всегда связаны с нарушенными растительными формациями. Это подтверждается результатами исследований по ископаемому материалу из позднеплейстоценовых отложений пещер Приморья (Тиунов, 1976; Нестеренко и др., 2002; Панасенко, Тиунов, 2010; Omelko et al., 2020): в климатический оптимум голоцена доля белозубок от всех обнаруженных костных остатков землероек была даже выше современной (достигая 30% и более).

Хотя *S. daphaenodon*, *S. roboratus* и *S. tundrensis* попадали в географически доступный пул видов (Нестеренко и др., 2002; Панасенко, Тиунов, 2010), в составе современных лесных таксоценов Приморья они отсутствуют. В лесных растительных формациях Амурской области также абсолютным доминантом является *S. caecutiens*, а *S. isodon* выступает содоминантом. Однако *S. unguiculatus* и *S. mirabilis* полностью выпадают из состава таксоценов, а доля участия в фауне *S. gracillimus*, находящейся в Амурской области на западном пределе своего ареала, в значительной степени снижена. Представители неморальной фауны заменяются бореальными элементами. Доля участия в фауне землероек *S. daphaenodon* составляет 10,3%, причем в некоторых таксоценах достигает в отдельные годы 17,9% (Кадетова, Мельникова, 2018; Черемкин и др., 2022). *S. roboratus*, замещающая *S. unguiculatus*, сопоставима с последней по численности в таксоценах юга Уссурийского края, и доля участия этого вида в таксоценах достигает 15% (Черемкин и др., 2022)

Несмотря на то что индексы видового богатства и выравненности для таксоценов землероек Приамурья, севера Уссурийского края и Амурской области имеют сопоставимые значения показателей и объединяются с ними в один кластер, в целом они занимают промежуточное положение между двумя рассмотренными выше группами. Это связано, во-первых, с влиянием огромного бассейна р. Амур с его

многочисленными притоками: пойменные долинные участки, служащие путями расселения видов открытых пространств, мозаично перемешаны с типично лесными биоценозами. Во-вторых, данная территория является переходной между зоной хвойно-широколиственных лесов и зоной светлехвойной тайги. Как результат, в сборах из этого района присутствуют представители всех трех «изначально лесных» фауналов – неморальной, древнетаежной и бореальной. При этом характерной особенностью таксоценов этой группы является хорошо выраженная биотопическая дифференциация видов, относящихся к различным фауногенетическим группировкам (Штильмарк, 1971; Штильмарк, Долгов, 1974; Долгов, 1985; Долгих и др., 1993; Тагирова, 1994). В этом аспекте следует обратить внимание на «сосуществование» *S. unguiculatus* и *S. roboratus*. Регистрируясь на одной территории, эти виды не обитают синтопически, т. е. придерживаются разных местообитаний. Хотя «запрещенных» видовых комбинаций у землероек, по-видимому, не существует, ограничением для реального сосуществования двух близкородственных видов могут стать другие виды фоновой группы.

Несколько обособленное положение занимают ассоциации землероек Охотского побережья, представленные преимущественно элементами древнетаежной группировки (*S. caecutiens*, *S. isodon* и *S. minutissimus*). Учитывая древность происхождения Охотской тайги (Шульпин, 1931), можно утверждать, что этот участок был одним из лесных рефугиумов, являвшихся областью переживания таежных видов на протяжении всего плейстоцена (Тиунов, 2003). Отсутствие достаточного материала не позволяет установить, является ли обитание здесь *S. gracillimus* автохтонным или результатом голоценового расширения области распространения этого вида.

Кластеры лесостепных и лесных таксоценов землероек объединяются на уровне межгруппового сходства 47%. Таксоцены землероек лесостепного биота при существенном отличии в видовом составе по сравнению с таковыми лесной зоны представлены шестью видами, относящимися к тундрово-степной (*S. tundrensis*), собственно лесостепной (*C. lasiura* и *C. shantungensis*), бореальной (*S. roboratus*, *S. daphaenodon*), и древнетаежной (*S. caecutiens*) фауногенетическим группировкам.

Участие в сложении облика лесостепных таксоценов элементов первых двух фаунул понятно и закономерно. Относительно бореальных элементов следует пояснить, что их проникновение на юг рассматриваемого региона произошло, по-видимому, в конце среднего плейстоцена (Нестеренко, 1999б). При последующих ландшафтно-климатических изменениях *S. daphaenodon* и *S. roboratus* оптимальные условия существования нашли во влажных лесостепных ландшафтах Уссури-Ханкайской низменности. Внедрение же в сообщества открытых пространств такого среднеразмерженного генералиста с широкой экологической валентностью, как средняя бурозубка, относится, вероятно, к рубежу плиоцена и плейстоцена, когда «влажная лесостепь» окаймляла сплошную зону широколиственных лесов (Матюшкин, 1972).

Существенно отличаются от таксоценов, связанных с равнинами и низменностями бассейнов рек Уссури и Амур, сообщества самой южной в Приморье Хасанской депрессии: на дендрограмме они выделяются в самостоятельный кластер (рис. 1). Отличительной особенностью этих таксоценов при невысоком видовом богатстве (4 вида) является не имеющий аналогов для России высокий процент участия белозубок с доминированием *C. lasiura* в целом, причем при полном отсутствии бореальных элементов.

Вероятно, формирование «хасанских» таксоценов началось сравнительно недавно, после последней регрессии Японского моря около 900 лет назад (Короткий и др., 1996), до которой большая часть Хасанской равнины была затоплена. По мере осушения территории первыми ее начали заселять влаголюбивые белозубки и, вероятно, чуть позже – экологически пластичные средняя и тундряная бурозубки. Проникновению в такие группировки других видов препятствует ряд причин: чрезмерная заболоченность территории из-за регулярных тайфунных паводков и постоянно высокая влажность, сокращение остатков лесной растительности в результате ежегодно охватывающих более 50% территории палов, а также бесснежные зимы, снижающие успешную перезимовку большинства видов землероек.

2.3. Пространственная структура

Пространственную структуру сообществ изучают в различных аспектах. Коль скоро «структура» отражает архитектуру биосистемы, т. е. закономерное расположение частей в целостном объекте, вероятно, и рассматривать структуру любой биосистемы следует путем выявления закономерностей пространственного комбинирования элементов. В рамках упомянутой выше теории метасообществ выделяют, например, шесть основных образцов пространственного распределения видов: случайное, шахматные доски, вложенные подмножества, равномерный градиент, клементсовский градиент и глисоновский градиент (Leibold, Mikkelsen, 2002), где каждый образец представляет собой участки в многомерном континууме возможных пространственных распределений видов (Попов, 2018). Но если такой подход, возможно, и оправдан для сообществ, включающих десятки и сотни функционально разнородных видов, то для таксоценов все гораздо проще.

Под пространственной структурой таксоценов, элементами которых являются видовые ценопопуляции, следует понимать способы и варианты перекрывания этих популяций, определенных по видовым соотношениям в различных местообитаниях, и их динамику. Именно способы перемешивания видовых популяций в пространстве и будут отражать закономерности комбинирования элементов в системе.

Долгое время размещение элементов в пространстве оценивалось на основе представлений Евклидова пространства. При этом, хотя иногда использовалась классификация, основанная на сочетании критериев стохастичности–детерминированности и равномерности–неравномерности (Уиттекер, 1980; Розенберг и др., 1999), по большей части обсуждалось три типа размещения элементов в пространстве – равномерное (регулярное), неравномерное (агрегированное, мозаичное) и случайное (диффузное). Но все начало меняться после того, как неожиданно в биологию ворвались понятия, которые долгое время развивались самостоятельно. Речь идет о понятиях «сеть» и «фрактал», без которых в дальнейшем нам не обойтись.

2.3.1. Сеть и фрактал

Структурно системы подразделяются на два основных типа – иерархические и сетевые. Об иерархии мы уже говорили в первой главе, теперь немного о сети. Понятие «сетевые структуры» является междисциплинарным и применимо к самым разным системам от звездных скоплений до элементарных частиц (Newman, 2012). В последнее время сетевой подход стал активно использоваться и в исследованиях по сообществам животных (Newman, 2003; Hill et al., 2008; Wei et al., 2008).

В широком смысле сеть может быть определена как совокупность элементов (узлов), соединенных связями (каналами передачи и получения информации, ребрами). Это упрощение близко представлению о рыболовной снасти, как совокупности закрепленных между собой на равных промежутках перекрещивающихся нитей, но, скорее, соответствует понятию «граф». Сейчас принимается понимание сети как децентрализованной кооперативной системы (Олескин, 2013). «В сети должен отсутствовать единый центр, и ее поведение является результатом кооперативных взаимодействий между элементами, среди которых могут быть несколько частичных лидеров с ограниченным воздействием на систему» (Олескин, 2014. С. 43). Можно выделить два типа сетевых структур: в отличие от плоских, где все узлы равны по значению и нет лидеров, объемные сети предполагают наличие частичного лидера. Иногда среди объемных сетей выделяют так называемые «скелетные», где роль временного лидера играют несколько смежных подсистем.

Основное свойство сети – высокие адаптационные способности, обусловленные структурной гибкостью. В ней нет ярко выраженного «главного» ключевого элемента и «главных» связей. Решение о том, как изменить свои связи, каждая подсистема принимает самостоятельно и, соответственно, система в целом легко может изменить свою структуру в зависимости от ситуации. Второе свойство – высокая надежность функционирования. Раз нет главной подсистемы, сбои в функционировании любой подсистемы не могут привести к распаду всей системы. Они в основном избыточны, т. е. всегда есть подсистема, которая заменит временно выбывшую. Это и обеспечивает устойчивость.

В рамках сформировавшегося научного направления *network science* появилось описание количественных параметров для оценки свойств сетевых структур (Almaas et al., 2007; Newman, 2012; Borgatti et al., 2013 и др.). Например, понятие «длина пути» соответствует минимальному количеству узлов, которые надо пересечь, чтобы пройти расстояние между заданной парой узлов в сети (Олескин, 2017). Для характеристики биосистем важными параметрами являются критерии центральности, в первую очередь, «степень узла K » (количество непосредственных соседей данного элемента, т. е. число узлов, с которым данный элемент соединен прямыми связями) и «степень посредничества B » (количество кратчайших путей, которые проходят через данный узел и связывают пары элементов в этой сети). На примере таксоцена землероек это выглядит следующим образом (рис. 2).

В сети на рис. 2 через узел 4 проходит максимальное количество связывающих другие узлы путей ($B \text{ max}$), а через узлы 2, 3 и 8 – минимальное ($B \text{ min}$). При этом узел 4 имеет $K = 6$, а узел 8 – $K = 2$. С этих позиций может быть предложена мера централизации сети, определяемая как различие в параметре K у разных узлов этой сети. K этой схеме мы еще вернемся при обсуждении проводимости биологического поля таксоцена и формирования лидер-доминанта и доминантной группы.

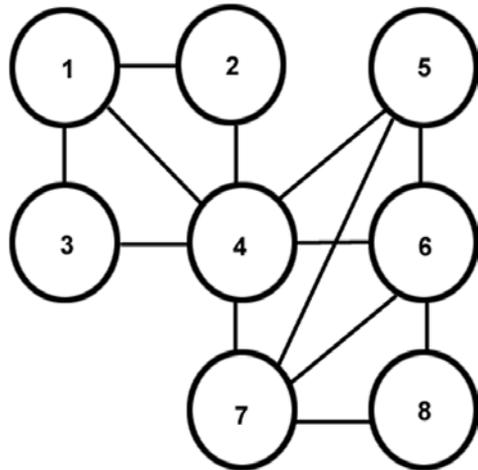


Рис. 2. Схема простой централизованной сети таксоцена землероек южного Сихотэ-Алиня, в которой видовые ценопопуляции представлены в виде узлов разной степени центральности. 1 – *S. minutissimus*, 2 – *C. shantungensis*, 3 – *S. gracillimus*, 4 – *S. caectiensis*, 5 – *C. lasiura*, 6 – *S. unguiculatus*, 7 – *S. isodon*, 8 – *S. mirabilis*

Понятие фрактала, как ни странно, до сих пор не имеет четкого и строгого определения. Предложенное Б. Мандельбротом определение фрактала как множества, «размерность Хаусдорфа–Безиковича которого строго больше его топологической размерности» (Мандельброт, 2002. С. 31), было им же и разрушено, а К. Фолконер прямо говорил, что в математике дать это определение столь же сложно, как и сформулировать «жизнь» в биологии (Falconer, 1985). Большинство определений фрактала не описывают отличительных признаков понятия, а следовательно, определениями не являются. Кроме того, большая часть терминов, используемых при определении фрактала, сама нуждается в определении. Вероятно, следует признать, что понятие фрактала является фундаментальным, т. е. таким, которое не описывается через более простые понятия, и можно лишь перечислить некоторые свойства, которыми фракталы могут обладать.

В самом общем виде это некое множество или структура, у которой каждая часть подобна целому (устроена также как вся структура). Главной количественной характеристикой фрактального объекта является дробная размерность. С целыми размерностями все ясно: линия – 1, объем – 3 и т. д. А вот размерность кривой уже >1 , но <2 , причем чем полнее кривая заполняет плоскость, тем ближе ее размерность к 2. Из «биологических» примеров нагляден фрактал «кровеносная система», который можно рассматривать как сращение двух фракталов – артериального и венозного, а также как особый тип фрактала – сеть. Именно с помощью сети кровеносной системы человека, имеющей дробную размерность 2,7, обеспечивается доставка крови капиллярными нитями к каждой клетке трехмерного тела. Вместе с тем в вопросе определения фрактальной размерности пока больше загадок, чем ясности. Выяснилось, например, что существуют фракталы, размерность которых определяется целым числом, а многие, совершенно разные фракталы имеют одинаковую размерность. Фрактальная размерность непрерывно меняется, и поскольку нет ясного общего подхода к ее определению, пока не удастся сделать эту характеристику уникальной и надежно использовать ее для идентификации фракталов.

При характеристике фрактала центральным понятием оказывается самоподобие, которое принимается как в изначальном линейном

смысле, когда часть есть уменьшенная точная копия целого, так и в нелинейном смысле, когда часть есть деформированная «похожая» часть целого. Можно сказать, что фрактальный объект статистически единообразен в широком диапазоне масштабов. Если повторяемость полная – говорят о регулярных фракталах. В природе же обычно встречаются стохастические фракталы, основное отличие которых от регулярных состоит в том, что свойство самоподобия проявляется в них статистически (только после соответствующего усреднения по всем статистически независимым реализациям объекта). При этом для конкретной реализации увеличенная часть фрактала точно не идентична исходному фрагменту, однако их статистические характеристики совпадают. Нам важнее понятие мультифрактала (Данилов, 2000), являющегося объединением различных однородных фрактальных подмножеств, каждое из которых имеет свое собственное значение фрактальной размерности.

В последнее десятилетие мультифрактальный анализ, несмотря на являющийся барьером для традиционных биологов и экологов достаточно сложный математический аппарат, начинает все более широко применяться в биоэкологических исследованиях различных компонентов наземных и водных экосистем (Гелашвили и др., 2008, 2009, 2010, 2011; Шитиков и др., 2010; Pascual et al., 1995; Seuront et al., 1996a,b; Seuront et al., 1999; Marguerit et al., 1998; Lovejoy et al., 2001; Borda-de-Agua et al., 2002; Alados et al., 2003; Iudin, Gelashvili, 2003; Martín et al., 2005a; Caniego et al., 2005; Zhang et al., 2006; Du et al., 2007; Yakimov et al., 2008; Wang et al., 2010 и др.).

До недавнего времени основные применения фракталов в экологии были связаны с необходимостью описания пространственной сложности речных систем, ландшафтов (Mark, 1984; Armstrong, 1986; Fu et al., 1994; Anderson, McBratney, 1995; Caniego et al., 2005; 2006; Martin et al., 2005a,b; Kravchenko et al., 2009) или, например, коралловых рифов (Bradbury, Reichelt, 1983). Представления о фрактальной структуре биологических сообществ начали появляться лишь недавно (Гелашвили и др., 2013).

Очевидно, что природные объекты не являются идеальными фракталами в математическом смысле, однако многие их свойства часто остаются приблизительно постоянными на широком диапазо-

не масштабам. Следует также учитывать, что самоподобие фракталов нарушается на некоторых малых и достаточно больших масштабах и проявляется только на характерных масштабах (Божокин, Паршин, 2001). Поэтому природные фракталы называют квазифракталами, отличающимися от идеальных абстрактных фракталов неполнотой и неточностью повторений структуры. Большинство встречающихся в природе фракталоподобных структур (границы облаков, линия берега, деревья, листья растений, кораллы) являются квазифракталами, поскольку для них свойство самоподобия соблюдается лишь в ограниченном диапазоне масштабов.

При отсутствии строгой классификации фракталов, общего подхода к определению фрактальной размерности часто мы даже не можем с уверенностью утверждать, является ли изучаемый объект фракталом или нет. Споры типа «фрактал» или «не фрактал» напрямую зависят от наблюдателя по аналогии с интерпретацией квантово-механических событий школы Бора–Гейзенберга, когда результат измерения оказывается зависимым от исследователя, вернее, от его способа введения фундаментальной абстракции и способов ее отождествления.

В литературе чаще всего обсуждается такой раздел теории фракталов, как фрактальная геометрия. Но на вопрос, какое отношение она имеет к природным биосистемам, приходится ответить, что практически никакого, кроме «ахов и охов» по поводу похожести математически генерируемых фракталов на реальные объекты живой природы (молнии, облака, деревья и т. д.).

Другое направление фрактальной теории связано с динамикой целостных систем, с самоподобием смены их состояний во времени, при которой сохраняются их структура и форма. Это направление, связанное с описанием целостных самоорганизующихся образований и с рассмотрением их подобия в течение времени. В динамической фракталологии широко используется понятие «кластер», которым обычно обозначается скопление тесно связанных друг с другом частиц любой природы. Под фрактальным кластером понимается структура, образующаяся в результате ассоциации частиц при диффузном характере их движения. В настоящее время разработано множество компьютерных моделей формирования фракталь-

ных кластеров, наиболее известными из которых являются DLA- и ССА-модели.

В DLA-процессе (процесс агрегации, ограниченной диффузией) на начальном этапе в произвольном центре устанавливается затравочное зерно, затем из удаленных источников на границе области выпускается частица, которая совершает произвольные перемещения. Если она касается затравочного зерна, оно, в свою очередь, выходит из неподвижного состояния и ассоциируется с частицей. Следующие поочередно или одновременно выпускаемые частицы в ходе броуновского движения также становятся частью общей совокупности. Так происходит рост DLA-кластера. Этот процесс хорошо описывает не только реальные физические процессы типа электролиза, но и формирование биологических агрегаций. В качестве примера можно привести процесс образования колонии птиц. Как только сформировалось маленькое скопление, оно становится своего рода «магнитом», организатором, притягивающим остальных особей, причем первичная колония может быть расположена в самых неблагоприятных условиях (Панов, 1989).

Другая модель – ССА (кластер-кластерной агрегации) описывает образование сложной фрактальной структуры без затравочного зерна. Все частицы совершают случайные перемещения, постепенно образуя кластеры первого порядка, которые, продолжая диффундировать, формируют кластеры больших размеров, которые в конечном итоге превращаются в один гигантский фрактальный кластер. При помощи ССА-процесса моделируется, например, гелеобразование, но эта модель может быть использована и для описания формирования биосистем надорганизменного уровня, о чем речь пойдет ниже.

Сразу оговорюсь, что понимаю опасность тенденции «офракталивания» всего и вся, которую образно отметил С.П. Капица с соавторами, когда упоминал о своем недоумении по поводу всерьез звучащих фраз типа «Бах офракталивал свои произведения» (Капица и др., 1997). Это очень напоминает ситуацию в экологии, когда имитационные математические модели, бурно множившиеся в рамках «математической экологии», по мере своего усложнения все дальше отрывались от реальности, пока не превратились в своего рода замкнутую в себе «игру в бисер» (Гиляров, 1998). Но нельзя не признать,

что использование фрактальных моделей, которое, как любое моделирование, обладает многими ограничениями, обеспечивает наглядное представление о структурах, которые ранее считались случайными или бесструктурными.

При изучении особенностей организации таксоценов нас в первую очередь будет интересовать не само понятие фрактала, а именно динамический аспект его формирования, фрактальный рост и связанные с ним явления, такие как клональный рост, ветвление и другие. Поясню. Рост популяции это фрактальный рост. Начинается он с поликлонального роста. Сразу в нескольких точках происходит клональное деление (выводок). Затем начинается ветвление фрактальных фрагментов (расселение молодых), которое идет по градиенту (см. раздел о поле). Растянутое или «дружное» размножение обуславливает разную скорость роста фрактала. По мере увеличения количественного объема видовых популяций происходит сращение ветвящихся фракталов. За счет большего числа начальных точек роста и более быстрого собственного роста формируется доминант, который и обеспечивает форму переплетения популяционных фракталов других видов. По достижении определенного уровня ветвящиеся фракталы замыкаются в сеть, по сути новый суперфрактал, где важно уже не ветвление, а варианты переплетений.

2.3.2. Примеры пространственной структуры таксоценов

Для примера возьмем лесной таксоцен землероек юга Приморья. М.В. Охотиной (1974) при абсолютном учете численности в трех основных биотопах Уссурийского заповедника установлено, что на 1 га широколиственно-кедрового леса (ШКЛ) одновременно держится примерно 84 бурозубки трех фоновых видов: 56 *S. caecutiens*, 20 *S. isodon* и 8 *S. unguiculatus*; широколиственно-чернопихтово-грабового леса (ЧГЛ) – 56 особей (соответственно по видам 40, 8, 8) и долинного тополево-ильмового (ТИЛ) – 44 бурозубки (36, 4 и 4). Видовые соотношения составили соответственно (7:3:1), (5:1:1) и (9:1:1), или в процентном отношении (66,7:23,8:9,5), (71,4:14,3:14,3) и (81,8:9,1:9,1), при общем соотношении этих видов в таксоцене (5:2:1).

В результате проведенных нами двадцать пять лет спустя (Churchfield et al., 1999) исследований в лесах заповедника было вы-

яснено, что видовые соотношения оказались очень сходными: 6:3:1 для ШКЛ, 6:1:1 для ЧГЛ и 8:2:1 для ТИЛ.

Данные по видовым соотношениям хорошо согласуются с характеристикой биотопов относительно условий обитания в них землероек. В ШКЛ, во-первых, отмечена наибольшая масса почвенных беспозвоночных (в среднем 48,5 г на 1 м²), во-вторых, для этой группы биотопов характерна низкая влажность почвы, не переувлажняющей даже во время дождей. Именно здесь поймано максимальное количество бурозубок (46,4% от общего количества). Наименее благоприятны для обитания бурозубок биотопы ТИЛ: масса почвенных беспозвоночных здесь составляет 39 г на 1 м² (причем биомасса насекомых, служащих объектом питания, даже меньше), а сильная переувлажненность почв в период летне-осеннего сезона делает условия существования бурозубок еще менее пригодными. В местообитаниях этого типа суммарно было поймано 22% от общего количества бурозубок.

При многолетних стационарных исследованиях в заповеднике «Кедровая падь» (Нестеренко, 1992) установлено, что при отсутствии жесткой биотопической приуроченности разных видов (кроме гигантской бурозубки) также существуют биотопические различия в соотношениях особей входящих в таксоцен видов, тогда как в сходных биотопах и одном биотопе в разные годы поддерживаются примерно равные соотношения.

Связанные с типом биотопов видовые соотношения легко выявляются в таксоценах других групп животных. Среди фоновых видов таксоцена синиц (пухляк–большая синица–хохлатая синица), изучавшегося в лесах рязанской Мещеры (Зацаринный и др., 2012), выявлены следующие соотношения: для лиственного леса 13:8:1, для хвойного леса 3:1:2, для смешанного леса 3:2:1, или в процентном отношении (57,6:37,9:4,5), (52,7:18,8:28,5) и (57,0:26,6:14,6) соответственно. В различные периоды года эти соотношения, естественно, менялись, но закономерности этой динамики авторы не изучали. Другой пример. В изучавшемся в лесах Ливадийского хребта на юге Приморского края таксоцене жуков-мертвоедов (Холин, Макаркин, 1998), представленном семью видами рода *Necrophorus*, соотношение между четырьмя фоновыми видами (*N. tenuipes* – *N. praedator* – *N. maculifrons* –

N. quadripunctatus) было следующим: долинный смешанный лес (0:1:5:30), горный смешанный лес (1:3:1:4), елово-пихтовый лес (12:24:11:1), каменноберезники (1:34:6:0) при общем соотношении этих видов в таксоцене (1:2:1:2).

Хотя изучение видовой и пространственной структур таксоценов имеет самостоятельное значение, так или иначе всегда оцениваются количественные соотношения, и поэтому часто удобнее рассматривать их в рамках структуры доминирования.

2.4. Структура доминирования

Разговор о структуре доминирования следует начать с ключевого понятия «доминант». Со времен Т. Шьелдеруп-Эббе (Schjelderup-Ebbe, 1935), рассматривавшего основанные на «праве клевка» взаимоотношения в группах домашних птиц, начались интенсивные исследования проблемы социального доминирования. После выхода в свет обобщающего труда «Принципы экологии животных» (Allee et al., 1949) иерархия доминантных рангов стала рассматриваться как основной механизм социальной организации животных. Далее все происходило по обычной схеме независимой эволюции термина. Сначала понятие доминантных отношений, возникающих у пары особей, стало отождествляться с «иерархией доминантных рангов», хотя эти понятия не только не равнозначны, но часто не жестко связаны (Bernstein, 1981). Затем понятие доминирования было перенесено из области индивидуальных контактов в сферу популяционных отношений. При этом доминированием в той или иной степени обозначалась совокупность сил, которые обуславливают деление животных на «имущих» и «неимущих», а асимметрия в агонистическом поведении двух животных, как основное свойство социального доминирования, наглядно демонстрировалась численным преобладанием одной популяции над другой. При этом никто не отказался от называния всего этого «иерархией», хотя ранжирование элементов относительно какой-либо шкалы является отражением внедренных в биологию социальных представлений об иерархии, тогда как настоящая иерархия,

как уже упоминалось выше, подразумевает отношения включения элементов друг в друга.

Виды, входящие в состав таксоцены, сильно различаются по своей значимости, и для анализа необходимо учитывать степень преобладания того или иного вида. Для этого используются индексы, выражающие зависимость между числом видов и их значимостью. В настоящее время подобных индексов существует более 30 (Мэгарран, 1992), но для описания таксоцены на самом деле достаточно двух-трех, а для корректного сравнения с другими таксоценами – не более четырех.

Наиболее хорошо зарекомендовали себя индекс «вероятности межвидовых встреч, D » Симпсона и «информационный индекс, H » Шеннона.

Индекс Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1949), известный также как просто индекс Шеннона, характеризует весь видовой состав с учетом обилия редких видов:

$$H_1 = - \sum_{i=1}^N \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

где n_i – число особей вида i ; N – общее число особей; для расчета взят логарифм с основанием 2, чтобы сразу получить эту величину в битах на особь.

Индекс почти не зависит от величины пробы и характеризуется нормальным распределением; это обстоятельство позволяет использовать обычные статистические методы для проверки значимости различий (Одум, 1986). Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений индекса Шеннона используется параметрический критерий Стьюдента. Как отметил А.Ф. Алимов (2000), из всех индексов, используемых для количественной оценки разнообразия, наибольшее распространение получил именно индекс Шеннона.

При расчете индекса Шеннона считается, что каждая проба – случайная выборка, а соотношение видов в пробе отражает их реальное соотношение в природе. Другой подход к оценке разнообразия основан на подсчете количества возможных связей между внутренними элементами таксоцены, обеспечивающих его единство и функ-

ционирование. В этом случае более употребителен индекс Симпсона (Simpson, 1949):

$$D = \frac{1}{C}, \text{ где } C = \sum \left[\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right],$$

где n_i – оценка значимости каждого вида (численность или биомасса), N – сумма оценок значимостей. Поскольку при возведении в квадрат малых отношений n_i/N получаются очень малые величины, индекс Симпсона тем больше, чем сильнее доминирование нескольких видов и соответственно он более чувствителен к изменению обилия массовых видов и в большей степени характеризует таксоцен по доминирующей группе. Когда же исследователя интересуют не компоненты разнообразия, а полный видовой состав с учетом обилия редких видов в том числе, более подходит индекс Шеннона. Именно поэтому следует анализировать как изменение значений каждого индекса в отдельности, так и их взаимосвязь.

Обычно для сравнения таксоценов достаточно этих двух индексов, но иногда можно добавлять индексы группы «выравненность», которые чувствительны лишь к равномерности распределения обилия отдельных видов. Значения индексов меняется от 0 (абсолютная невыравненность, когда все особи в выборке принадлежат одному виду) до 1 (все виды равнообильны). Когда это необходимо, я обычно использую индекс Пиелу (Pielou, 1966):

$$E = H/\log W, \text{ где } H - \text{индекс Шеннона, а } W - \text{число видов.}$$

В последнее время закладываются и формируются основы «таксоценометрии» как своеобразного комплекса параметров, индексов, форм их анализа и методов статистической обработки (Сообщества..., 2010; Васильев и др., 2010; Ивантер и др., 2015; Нестеренко, Локтионова, 2017 и др.). В рамках этого направления особо интересны комбинированные варианты использования индексов (Щипанов и др., 2008; Литвинов, Пожидаева, 2008), представляющие собой графически объединенные в виде «розы ветров» показатели нескольких индексов.

Необходимо указать, что существует и точка зрения о малопригодности индексов разнообразия для оценки состояния сообществ

(Воробейчик и др., 1994). Но то, что конкретное сообщество может характеризоваться разными значениями одного индекса разнообразия и в тоже время одно и то же значение индекса может наблюдаться при различных состояниях сообщества, вовсе не отменяет пригодность использования индексов. Как будет показано ниже, их просто нужно оценивать в динамике, анализируя значения того или иного индекса на разных фазах структурной перестройки сообщества.

2.4.1. Структура доминирования в таксоценох землероек Сахалина

Хотя обычно сравнительному анализу подвергаются географически удаленные и различающиеся по видовому составу таксоцены, обнаружение общих закономерностей организации и функционирования сообществ более вероятно при сравнении достоверно разных таксоценов с одинаковой видовой структурой. В качестве модельных мы взяли два таксоцена землероек о-ва Сахалин (Нестеренко, Локтионова, 2017). На севере и юге острова было заложено по 6 станций, удаленных друг от друга на расстояние от 0,5 до 6 км. Исследованиями (2008–2014 гг.) охвачены полные циклы трансформации таксоценов землероек, в которых отражены все основные варианты структуры доминирования фоновых видов. Отметим, что отсутствие второстепенных видов в выборке означает лишь то, что они не были пойманы на данной станции в период отлова. Структуру доминирования оценивали с помощью выраженного в % индекса доминирования (ИД), который рассчитывался как отношение числа особей каждого вида к общему числу всех особей и отражал долю конкретного вида землероек в таксоцене. Была использована следующая шкала доминирования: абсолютный доминант – доля участия в выборке более 50%, доминант – 30–49%, субдоминант – 10–29%, второстепенный – менее 10%.

Анализ структурных вариантов 42 выборок (рис. 3) южного таксоцена показал, что *S. unguiculatus* в 38 случаях являлась доминантом, причем в 68,4% из них – абсолютным доминантом. Всего трижды этот вид выступал субдоминантом, а 1 раз даже оказался второстепенным. При этом в 15 случаях содоминантом *S. unguiculatus* была *S. caecutiens* и 11 раз – *S. gracillimus*.

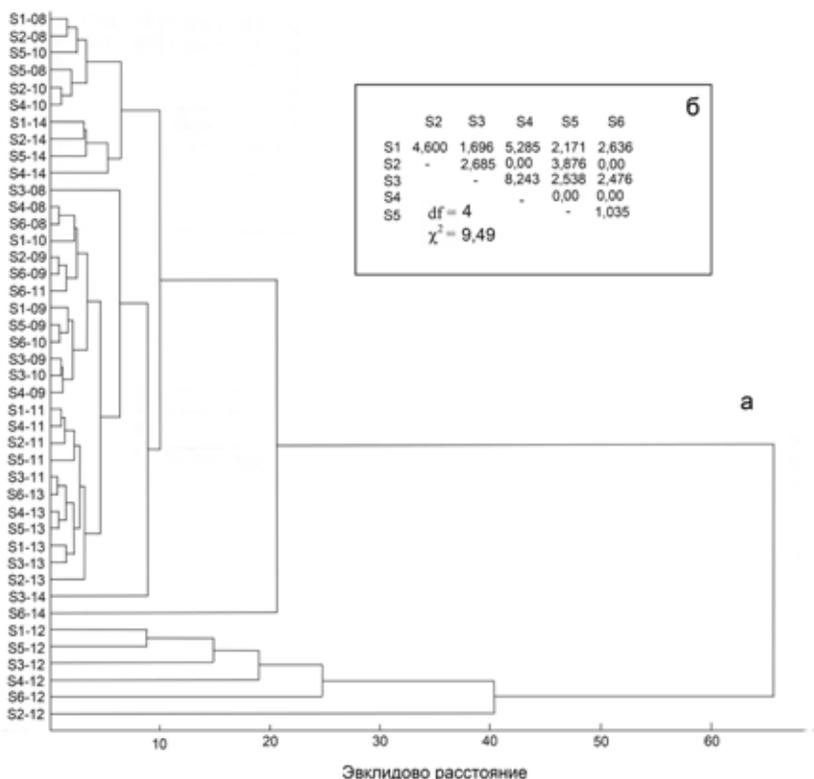


Рис. 3. UPGMA дендрограмма (а) сходства структуры 42 выборок землероек на станциях S1–S6 за 2008–2014 гг. (S1-08–S6-14) и матрица сравнения выборок 2012 г. по критерию χ^2 (б)

Роль *S. caecutiens* и *S. gracillimus* в структуре доминирования оказалась очень сходной. *S. caecutiens* доминировала в 15 выборках, в 14 являлась субдоминантом и в 13 – второстепенным видом, а для *S. gracillimus* это соотношение составило 11, 14 и 17 соответственно. Однако в отличие от *S. caecutiens*, которая доминировала в выборках землероек как в годы пика численности, так и в год пониженной численности бурозубок, *S. gracillimus* становилась доминантом не за счет увеличения своей популяционной численности, а выполняла роль доминанта только в условиях снижения численности двух дру-

гих видов фоновой группы. Это хорошо заметно при сравнении количественных показателей 2010–2011 гг. и 2012–2013 гг.

Отметим, что из 42 анализируемых выборок только 1 раз было зарегистрировано содоминирование *S. caecutiens* и *S. gracillimus*, причем это было обусловлено отсутствием в отловах на станции *S. unguiculatus*. В большинстве случаев роль этих видов в структуре доминирования носила противофазный характер.

В 2008–2010 гг. степень выравненности видового состава таксоцена землероек (табл. 1) повсеместно была невысокой, о чем свидетельствуют значения индексов Шеннона и Симпсона. Формирование численности населения всего таксоцена землероек происходило преимущественно за счет изменения роли содоминантов. Статистически значимые отличия по индексу Шеннона между 2008 г. и 2009–2010 гг. ($t=4,96$; $t_{st}=1,97$, при $p<0,05$) обусловлены более высокой концентрацией доминирования *S. unguiculatus* на фоне депрессии

Таблица 1
Относительная численность (ос./100 л.-с.), соотношение видов (в скобках, %) и индексы видового разнообразия модельного таксоцена землероек на юге о-ва Сахалин в 2008–2014 гг.

Вид бурозубки	2008 n=133	2009 n=106	2010 n=262	2011 n=112	2012 n=1300	2013 n=58	2014 n=255
<i>S. unguiculatus</i>	8,8 (71,4)*	4,1 (52,8)	8,9 (64,9)	2,4 (40,2)	43,1 (35,9)	1,9 (65,6)	13,3 (56,5)
<i>S. caecutiens</i>	3,2 (26,3)	3,1 (40,6)	3,5 (25,9)	0,9 (14,2)	49,6 (41,2)	0,05 (1,7)	1,4 (5,9)
<i>S. gracillimus</i>	0,1 (0,8)	0,5 (6,6)	1,2 (8,8)	2,6 (43,8)	26,3 (21,8)	0,9 (31,0)	7,9 (33,3)
<i>S. minutissimus</i>	0,2 (1,5)	0	0,1 (0,4)	0,1 (0,9)	0,5 (0,4)	0,05 (1,7)	0,8 (3,5)
<i>S. daphaenodon</i>	0	0	0	0,1 (0,9)	0,8 (0,7)	0	0,2 (0,8)
Индекс Шеннона	0,6915	0,8826	0,8656	1,0903	1,1212	0,7802	1,0116
Индекс Симпсона	1,7344	2,2585	2,0236	2,7192	2,892	1,9311	2,3119

Примечание. **Жирным** шрифтом выделены доминанты, обычным – субдоминанты, *курсивом* – второстепенные виды

S. gracillimus. Хотя в 2010 г. структура таксоцены землероек была ближе к таковой в 2008 г. со сходными показателями численности *S. unguiculatus*, индексы Шеннона и Симпсона указывают, скорее, на сходство с 2009 г. Это не является противоречием, но, напротив, наглядно подтверждает утверждение, что видовая выравненность в сообществах может достигаться различными способами. Хотя формирование численности в 2010 г. происходило, как и в 2008 г., преимущественно за счет доминирующего вида, но из-за усиления роли второстепенного вида несколько увеличился и показатель выравненности.

В 2011–2012 гг. структура таксоцены стала более равномерной: индекс Симпсона суммарно не опускался ниже значения 2,7. Важную роль в этом сыграли, во-первых, появление в отловах 2011–2012 гг. *S. daphaenodon*, во-вторых, одновременное снижение численности *S. unguiculatus* и *S. caecutiens* в 2011 г. и равномерное же увеличение их численности в 2012 г. Статистически значимые отличия при сравнении показателей индекса Шеннона 2013 г. по сравнению с 2011–2012 гг. и 2014 г. ($t=2,83-3,76$; $t_{st}=1,9$, при $p<0,05$) и сходство их с таковыми 2008–2010 гг. ($t=1,0$; $t_{st}=1,9$, при $p<0,05$), несомненно, обусловлены смещением степени доминирования в пользу *S. unguiculatus* при отсутствии в отловах *S. daphaenodon* на фоне общей пониженной численности землероек.

Таким образом, в целом для южного таксоцены землероек выделено два паттерна структуры: 1) с доминированием *S. unguiculatus* на фоне пониженной численности других фоновых видов и при отсутствии в отловах одного или двух второстепенных видов (монодоминантный тип) и 2) на фоне понижения плотности населения *S. unguiculatus* ее содоминантом выступает один из фоновых видов (полидоминантный тип). В таксоценах землероек уместнее говорить о доминантных группах, ежегодно комбинирующихся по определенным закономерностям из фоновых видов.

Для таксоценов землероек характерно наличие фаз депрессии (популяционный спад всех составляющих данное сообщество видов) и пика (одновременное увеличение численности всех видовых популяций). Сходство структурных вариантов в период депрессии и пика свидетельствует о том, что структура доминирования в таксоце-

не землероек не жестко скоррелирована с фазой его количественной динамики.

На Северном Сахалине основным звеном в поддержании структурной симметрии таксоцена, нормирующим взаимоотношения остальных видов, является *S. caecutiens*. Из 36 выборок (рис. 4), полученных на северной мониторинговой площадке, *S. unguiculatus* лишь в 7 случаях являлась доминантом и ни разу не была отмечена в роли абсолютного доминанта, 24 раза этот вид выступал субдоминантом и 5 раз – второстепенным видом. *S. caecutiens* была доминантом 24 раза, из которых в 54,2% – абсолютным доминантом, причем все случаи перехода данного вида в ранг абсолютного доминанта совпадали с периодами подъема численности всего таксоцена землероек. В 9 выборках *S. caecutiens* была субдоминантом и 3 раза – второстепенным видом. *S. gracillimus* в 11 случаях являлась абсолютным до-

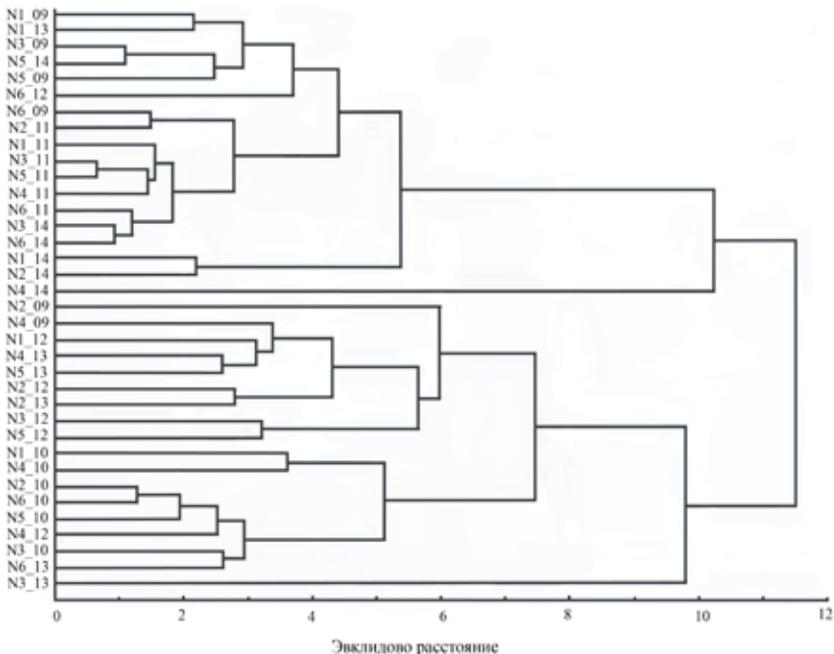


Рис. 4. UPGMA дендрограмма сходства структуры 36 выборок землероек со станций N1–N6 на Северном Сахалине за 2009–2014 гг.

минатом, в 4 – доминантом, в 18 – субдоминантом и трижды – второстепенным видом.

Содоминирование было выявлено в 10 выборках из 36. В 6 случаях зарегистрировано совместное доминирование *S. unguiculatus* и *S. caecutiens*, тогда как *S. unguiculatus* никогда не выступала в роли доминанта совместно с *S. gracillimus*. Содоминирование *S. caecutiens* и *S. gracillimus* зарегистрировано в четырех случаях, из которых дважды – при отсутствии в отловах *S. unguiculatus*. В динамике таксоцена фазы его высокой численности совпадали с аналогичными фазами популяционного цикла *S. caecutiens*, а пониженная численность всегда была обусловлена депрессией популяции этого вида. При кажущейся асинхронности динамики численность трех фоновых видов относительно друг друга, также, как и на юге острова, прослеживается тенденция к формированию доминантной группы, когда численность одного вида находится в противофазе к интегральной численности парного сочетания двух других видов.

Различия данных по численности и индексу доминирования на разных станциях могут быть обусловлены процессами расселения (Hanski, 1999), направленность и интенсивность которых различаются на разных фазах цикла (Щипанов и др., 2008), и могут быть прямо не связаны с популяционной плотностью (Hanski et al., 1991), а являться, например, социально обусловленными (Калинин, Щипанов, 2003). Однако суммированные данные по нескольким выборкам с участка, сопоставимого с территорией расселения землероек при ежегодной трансформации пространственной структуры их популяций, в значительной мере снижают риск ошибки при интерпретации полученных данных.

Таким образом, выделено два типа структуры доминирования северного модельного таксоцена землероек. Чаще всего регистрируется однодоминантная структура в двух ее вариантах: с доминированием *S. caecutiens* и с доминированием *S. gracillimus* в годы популяционной депрессии *S. caecutiens*. Двухдоминантная структура, когда содоминантом *S. caecutiens* выступила *S. unguiculatus*, зарегистрирована один раз в год пониженной численности *S. caecutiens* и *S. gracillimus*.

В результате сравнения двух таксоценов землероек с одинаковым видовым составом (рис. 5) выяснено, что межгодовые различия в структуре доминирования одного таксоценов могут быть существеннее, чем между разными таксоценов.

Таким образом, рост численности населения северного таксоценов землероек происходил в основном за счет увеличения численно-

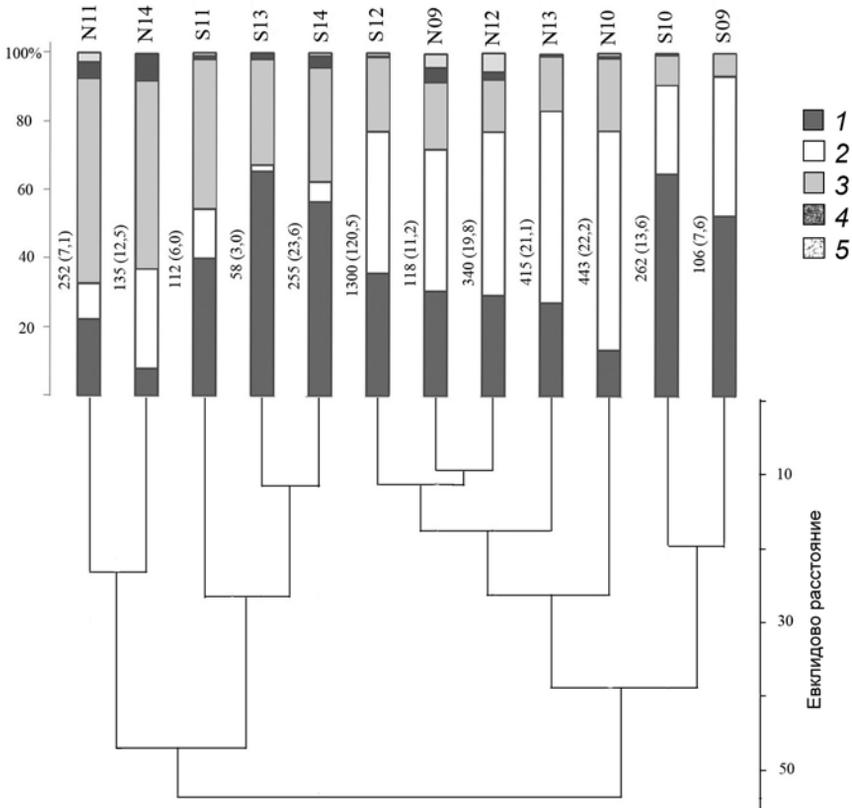


Рис. 5. Структура доминирования (вверху) таксоценов землероек и UPGMA дендрограмма сходства (внизу) структуры 12 выборок с северного (N_) и южного (S_) мониторинговых участков на о-ве Сахалин за 2009–2014 гг. 1 – *S. unguiculatus*, 2 – *S. caecutiens*, 3 – *S. gracillimus*, 4 – *S. minutissimus*, 5 – *S. daphaenodon*. Для каждой выборки указано число отловленных особей. В скобках – относительная численность

сти популяции *S. caecutiens*, а снижение общей численности совпадало с аналогичными фазами популяционного цикла данного вида. При депрессии *S. caecutiens* абсолютным доминантом становилась *S. gracillimus* при почти неизменных показателях собственной численности, а в годы высокой численности таксоцена либо многократно возрастала только численность *S. caecutiens*, либо показатели численности этого вида сохранялись на уровне прошлого года. Для двух других фоновых видов – *S. gracillimus* и *S. unguiculatus* – выявлялась асинхронность динамики, при которой в годы пониженной численности одного вида возрастала численность популяции другого. Иногда это имело вид противофазы: так, в 2014 г. при шестикратном сокращении численности *S. unguiculatus* численность *S. gracillimus* выросла вдвое, а в 2012 г. отмечался значимый рост численности *S. unguiculatus* при снижении таковой *S. gracillimus*.

В отличие от Северного Сахалина доминантом в таксоценах землероек южной части острова ежегодно выступала *S. unguiculatus*, сохраняющая свое доминирующее положение даже в годы собственной пониженной численности. Хотя фазы низкой численности таксоцена совпадали со стадиями популяционного спада *S. unguiculatus*, формирование общей численности таксоцена происходило преимущественно за счет изменения роли содоминантов, в качестве которых выступали поочередно сменяющие друг друга в роли доминантов *S. caecutiens* и *S. gracillimus*.

Итак, для таксоценов землероек Сахалина характерно два основных типа структуры: двухдоминантный, когда в том или ином сочетании в роли доминантов выступают два вида из группы фоновых и однодоминантный, с доминированием лишь одного вида при пониженной численности других. На Южном Сахалине преобладает первый тип динамики, в рамках которого выделено два структурных паттерна: на фоне постоянного доминирования *S. unguiculatus* ее содоминантом выступает либо *S. caecutiens*, либо *S. gracillimus*. Для таксоценов землероек Северного Сахалина более характерна однодоминантная структура в двух ее вариантах: с монодоминированием либо *S. caecutiens*, либо *S. gracillimus*. Во всех случаях *S. caecutiens* и *S. gracillimus* в структуре доминирования всегда находятся в противофазе. Основным звеном поддержания структурной симметрии так-

соценов землероек является лидер-доминант, лидирующее положение которого ежегодно определяется в зависимости от соотношения фаз популяционной динамики всех фоновых видов землероек.

Состав доминантной группы ежегодно комбинируется в зависимости от популяционной фазы каждого из фоновых видов. В условиях, когда большая часть особей всех видов погибает до начала репродуктивного периода, таксоцен как бы ежегодно формируется заново, постепенно структурно замыкаясь в сеть по мере появления сеголеток и их расселения. Ключевую роль в этом процессе и должен играть преобладающий по численности вид, выступающий своего рода «организатором», через пространственное перераспределение нормирующий количественные параметры таксоцена в разных местообитаниях. Организующим видом в таксоценах землероек на юге Сахалина является *S. unguiculatus*, а в северной части острова – *S. caecutiens*.

Таким образом, пространственную структуру таксоцена можно характеризовать по биотопическим соотношениям видов (видовым соотношениям по основным типам местообитаний данного биогеоценоза) и для каждого таксоцена характерны свои закономерности ее динамики; существует корреляция динамики пространственной структуры таксоцена с биотопической дифференциацией биогеоценоза, а инвариантность структуры в определенных местообитаниях свидетельствует о наличии и механизмов ее поддержания. В таксоценах всегда вырабатывается собственная динамика структуры доминирования.

Важнейшим вопросом организации биосистем является выяснение сущности сил, объединяющих множество элементов в единое целое. В теории систем решение этого вопроса связано с выявлением системообразующих факторов. Существует два вектора исследований в этой области (Онопrienко, 2005): с одной стороны, исследуются специфика и характер системообразующих факторов в каждой анализируемой системе (в химии, например, это изучение ковалентных, водородных и других типов связей в веществе), с другой стороны, предпринимаются попытки за особенностями и уникальностью конкретных системообразующих факторов выявить по-разному проявляющиеся, но присущие всем системам общие закономерности (Аверьянов, 1985).

Системообразующиеся факторы биосистем делятся на внешние и внутренние. К первым относятся факторы среды, которые способствуют возникновению и развитию систем. Вторая группа факторов порождается объединяющимися в систему элементами или всем их множеством, причем часто внешние факторы, определенным образом трансформируясь, начинают выступать в качестве внутренних. Для всех биосистем, и таксоценов в частности, главным системообразующим фактором является биологическое поле, которое, будучи также фракталообразующим механизмом, выступает и фактором системо-сохраняющим.

3.1. Среда

Необходимым условием целостности любой биосистемы является ее обособленность. Как справедливо отметил М.И. Сетров (1971), только выделив себя каким-то образом из общего фона, система может обозначить факт своего существования. Но в таком случае у био-

систем должны существовать изолирующие механизмы, охраняющие от внешних воздействий, которые могли бы помешать нормальному функционированию биосистем. И здесь с неизбежностью возникает проблема определения среды биосистемы, являющейся «обратной стороной определения самой системы» (Садовский, 1974. С. 211).

С позиций системного анализа средой любой биосистемы должна быть система следующего иерархического уровня или все системы более высокого уровня данного иерархического ряда. Если рассматривать простую модель из трех иерархических систем, то действие факторов внешней среды на первую систему оказывает влияние на третью уже опосредованно через внутреннюю среду второй. Это вполне соответствует философскому пониманию категорий «внешнего» и «внутреннего»: внутреннее связано с внешним по происхождению и является как бы аккумулярованным и трансформированным внешним, и сам способ восприятия внешнего определяется внутренней природой объекта (Карпинская, 1966).

В экологии среда понимается в обобщенном смысле, как вся совокупность внешних по отношению к объекту изучения условий и факторов, как часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них прямое или косвенное воздействие. Но следует помнить, что факторы внешней среды могут воздействовать только на организм, но не на популяцию и тем более не на вид. Суровая зима с высоким снежным покровом и низкими температурами может привести к гибели отдельных особей за счет переохлаждения или голодания, но влияние этого фактора на популяцию мы можем оценить только через выяснение показателя уровня смертности, а для вида это локальное проявление вообще не имеет никакого значения. При этом нужно помнить, что, говоря о популяции или виде, мы имеем в виду сумму особей данного вида в данном биогеоценозе (т. е. ценопопуляцию, составляющую малую часть вида).

В рамках экологического понимания среды внимание ученых преимущественно было обращено на классификацию факторов, на адаптации, экологическую нишу и прочее (Пианка, 1981). Однако рассмотрение проблемы взаимоотношения организмов со средой время от времени вело к попыткам каким-то образом ее дифференцировать (Темброк, 1977). Так, разработка концепции экологического

пространства (Пузаченко, 1983) привела к появлению понятия «био-социальное пространство», которое является многомерным, характеризуется структурой и состоянием на данном отрезке времени и реализуется через систему внутренних связей, характер которых может меняться в зависимости от экологического пространства (Захаров, 1991). Применительно к сообществам было предложено различать внешнюю физическую, внутреннюю и социальную среды (Count, 1969). Но если распространять закономерность на все биосистемы, то введение третьего типа (равно как и различных четвертых и пятых) довольно спорно. А вот выделение первых двух типов, соответствующих философским категориям внешнего и внутреннего, вполне логично и оправданно.

Подчеркивая связь внешнего и внутреннего, В.Н. Беклемишев писал: «Не правильнее ли будет рассматривать все части, которые созданы организмом или вовлечены им извне и вошли в его организацию, как части организма, как организованную материю?» (Беклемишев, 1964. С. 29). Высказывалось даже предположение, что определенная часть среды включается в систему в качестве одного из элементов и эта преобразованная часть среды зависит от существования всей системы и сама оказывает на нее влияние, причем каждая следующая система более высокого уровня перерабатывает и включает в себя в качестве элемента все большую часть окружающей среды (Тиунов, 2006). Однако для таких форм организации, как таксоцен, где элементами могут являться только объекты, сопоставимые по уровню структурной сложности, среда никак не может считаться элементом. Среда остается средой, но специфическим образом трансформируется.

Внутренняя среда биосистемы – это та часть трансформированной внешней среды, которая воспринимается всеми элементами этой биосистемы. Уже у протобиологических систем появляется защита внутренней среды в виде самопроизвольно образующейся поверхностной пленки, которая в дальнейшем эволюционирует вместе с эволюцией этих систем (Деборин, 1975). В процессе становления эукариотической организации возникла необходимость более жесткой защиты внутренней среды для сохранения индивидуальных системных свойств клеточных органелл, что было достигнуто формировани-

ем наружных мембран. Способы автономизации надорганизменными системами принципиально не отличаются от таковых всех биосистем. Создание внутренней среды подразумевает процесс устойчивого пространственного обособления. Понятно, что для таксоценов не требуется жесткая «инкапсуляция», тем более что их границы связаны с границами биогеоценозов.

Считается, что для открытых систем обмен особями носит регулярный характер, а понятие границы условно. Обычно под границей подразумевается некая буферная зона, в которой существует высокая степень конкурентных (в смысле антагонистических) взаимодействий, где преимущество имеют «резиденты», что и препятствует широкомасштабной инвазии чужаков. При таком упрощенном понимании границы упускается из виду, что в надорганизменных системах происходит сопряженное формирование пространственной и функциональной обособленности. У животных, попадающих на незнакомую территорию, доминирует ориентировочный рефлекс, т. е. специфическая целостная деятельность организма, в своем развитии затормаживающая все остальные деятельности (Анохин, 1958) и оказывающая сильное стрессорное действие (Золотарев, 1978). В естественных условиях животное либо просто не будет пересекать буферную зону, тем более что эта граница обычно соответствует границе биогеоценоза, либо максимально быстро вернется на знакомую территорию, даже если не произойдет непосредственного контакта с «резидентными» особями.

Здесь уместно возражение, что коль скоро таксоцен есть единство нескольких ценопопуляций разных видов, то каждая из них должна обладать своей внутренней средой. Но тут кроется важная особенность таксоцена: в ходе формирования его пространственная граница становится общей для всех видовых популяций, а функциональная граница сначала суммирует подсистемные, а затем, по мере освоения своей внутренней среды, приобретает свойство обособления, обладающее системным эффектом. Это и есть эмерджентное свойство таксоцена как биосистемы более высокого уровня. Другой вопрос – как происходит функциональное изолирование таксоцена? И здесь мы вплотную подходим к понятию биологического поля.

3.2. Биологическое поле

Понятие «поле», введенное М. Фарадеем и Д. Максвеллом для описания сил, взаимодействующих между электрическими зарядами и токами, подобно другим фундаментальным базовым понятиям не имеет фактического определения и определяется только через его проявления.

Первоначально понятие поля, как своего рода альтернатива неясному «действию на расстоянии», связывалось с представлениями о силе. Однако с развитием субатомной физики выяснилось, что «никто никого не отталкивает», т. е. при сближении электронов ни один из них не ощущает воздействия какой бы то ни было силы, а происходит обмен фотонами. Согласно теории квантового поля нет «сил», а есть «взаимодействия» между частицами, происходящие через посредство полей, то есть других частиц. В настоящее время теория поля изображает все взаимодействия как процессы обмена виртуальными частицами, причем возникновение и исчезновение частиц – суть формы движения поля (Thirring, 1968). П. Дэвис, описывая механизм взаимодействия частиц с помощью других частиц в физическом поле, образно представил его как поведение двух теннисистов на корте, движение которых обусловлено движением мяча (Дэвис, 1989). Если развить эту аналогию, то на баскетбольной площадке взаиморасположение игроков, вроде бы случайное и даже хаотичное, на самом деле подчинено закономерностям, связанным с постоянным обменом сигналами (движение мяча, крики тренера и партнеров, действие соперников и партнеров) при четком различии «чужих» и «своих».

Впрочем, биологу бессмысленно описывать природу полей в рамках современной физической логики и тем более вступать в дискуссию об этой природе. Физики обычно говорят о поле, когда хотят охарактеризовать особые свойства пространства. Так, магнитное поле – это область, в которой поведение тел определяется их магнитными свойствами. Однако несомненно, что при всей неопределенности поле – это не умозрительная конструкция. Оно имеет самостоятельную физическую природу – природу протяженной среды, т. е. не

«наполняет» пространство, а является особым состоянием пространства. Этим подчеркивается единство материального тела и его окружения – взаимосвязанных частей единого целого.

Вполне понятно, что такое всеобъемлющее понятие, как поле, начало распространяться из физики в другие области науки, хотя в той или иной степени ученые дистанцировались от его физической сути. Так, применяя термин «поле» в географии, А.Д. Арманд трактовал его как «источник связей в системе» (Арманд, 1975. С. 92), что, впрочем, не противоречит определению физических полей (Крышень, 2000).

Введение понятие поля в биологию предпринималось неоднократно, но оказалось связанным с именем А.Г. Гурвича, разработавшего идею о принципе, координирующем перемещение элементов развивающегося образования и объясняющего согласованное поведение многих или нескольких элементов, приводящих к созданию целого или восстановлению нарушенной целостности (Кузин, 1992). Представления об общем плане развития зародыша и необходимости принципа, регулирующего эмбриональный процесс, существовали и ранее, но только А.Г. Гурвич объяснил поведение компонентов развивающегося целого на основе принципа поля. Сам термин «поле» применительно к процессам эмбрионального развития появляется в работе 1922 г. (Gurwitsch, 1922), а в окончательном виде теория биологического поля сформулирована в монографии 1944 г. (Гурвич, 1944). Гурвич довольно логично и последовательно связывал энергетические процессы в системе с пространственной дифференциацией ее элементов, хотя понимал эту связь несколько упрощенно, как «отталкивание» в результате того, что «часть энергии возбуждения молекул переходит в поле в направленную кинетическую» (Гурвич, 1991. С. 215). Впоследствии автор расширил приложение принципа далеко за пределы взаимодействия клеток, но понимая, что ученым крайне трудно отказаться от привычных понятий, Гурвич проявлял осторожность в формулировке положений своей теории. Кроме того, тогда физическая природа биологических полей не была объяснена и могла быть только предметом предположений. И хотя характер действия поля, его конфигурация, центр и векторы могли быть определены и изображены, биологические поля, описанные Гурвичем, удавалось демонстрировать проектированием развивающегося целого

на плоскость, тогда как даже простейшие поля действуют минимум в трехмерном пространстве.

После печально знаменитой сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. А.Г. Гурвич лишился не только работы, но и возможности публиковаться, и концепция биополя в России не только не получила поддержки в академической среде, но надолго была вообще забыта. На Западе идея поля также игнорировалась, причем не только из-за отсутствия адекватных методов анализа морфогенетических полей, но в первую очередь из-за появления генетики с ее альтернативной программой развития, находившейся в прямой оппозиции с положениями теории биополей (Гилберт и др., 1997). Ключевую роль здесь сыграл авторитет Т. Моргана, сначала лидировавшего по числу публикаций о градиентных полях, а затем начавшего резко противодействовать любым публикациям на эту тему (Gilbert et al., 1996), по-видимому, из-за того, что поле было альтернативой гену как единице онтогенеза (Mitman, Fausto-Sterling, 1992).

Немаловажно и то, что ученым приходилось отрешиваться от лавинообразно увеличивавшейся информации о биополях растущей армии так называемых экстрасенсов и лжеученых. Главное различие науки и псевдонауки – отношение к гипотезе: наука открыта к любым предположениям, но отбрасывает их, если опыты и факты им противоречат, а псевдонаука придумывает новые допущения для их сохранения путем умножения гипотез, причем факты часто подменяются их интерпретацией (Барашенков, 1999). Именно это происходило с биополем. Появлялись и множились основанные на умозрительных гипотезах и противоречащие проверенным фактам модели. Большая часть ученых брезгливо не замечала эти «теории», меньшая – вступала в борьбу с ними. Но возникает вопрос: почему непримиримые борцы с лженаукой развенчивали теорию биополя, споря с нелепыми идеями в третьеразрядных статьях и телевизионных передачах, а, например, не с открывшим когерентное излучение Ф. Поппом и его последователями?

Лишь спустя годы, в связи с расширением представлений о поле в физике и распространением в биологии понятия «информация», ученые начали возвращаться к идее поля. Однако использованное А.Г. Гурвичем слово «биологическое» было заменено его последова-

телями на эмбриональное, клеточное, морфогенное или актуальное поле, а поскольку эти понятия во многом перекликались с «морфогенетическим полем» П. Вейсса (Weiss, 1939), именно этот термин и стал использоваться в теории морфогенеза (Goodwin 1979; Belousov, 2001; Шелдрейк, 2005; Levin, 2012 и др.).

Вслед за биофизиками и эмбриологами концепция поля начала находить сторонников и среди ученых традиционно более консервативных областей биологии.

В 1965 г. было введено понятие фитогенного поля А.А. Урановым, который определял его как «часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (Уранов, 1965. С. 251). Аналогия с физическими полями в указанной работе подчеркнута как примерами (особь как святящаяся точка или нагретое тело), так и введением такой характеристики, как «напряженность фитогенного поля», аналогичной физическому понятию. Не сразу, но предложенная концепция стала постепенно завоевывать признание среди российских геоботаников. В отечественной печати появилось множество работ (Демьянов, 1978, 1996; Норин, 1991; Ястребов, 1996; Кожевников, 1998; Крышень, 2000 и др.), посвященных изучению фитогенных полей, и к концу XX века концепция считалась общепринятой. Сейчас теория фитогенного поля продолжает развиваться. А.М. Гореловым (2013) предложено рассматривать проявления фитогенного поля в вещественном, энергетическом и информационном аспектах, а также выделять две группы факторов – трансформированные растением элементы биотопа и им создаваемые. Общепринятым стало также считаться и то, что особи формируют вокруг себя поля разной степени сложности и конфигурации, взаимодействующие между собой и образующие фитогенное поле ценопопуляций, а совокупность последних составляет фитогенное поле фитоценоза как единой системы (Жукова, 2012). Кроме того, в противовес заимствованным из физики понятиям «открытая» и «закрытая» система экологи начали возвращаться к понятию «замкнутости» (любая система может быть определена только тогда, когда она замкнута, а замыкает ее системообразующий признак) и пониманию того, что ценотический режим замкнутости, или фитоценотический барьер (Злобин, 1968), в фитоценозах создает именно фитогенное поле.

За рубежом с середины 1980-х годов группой исследователей формулируется теория «экологического поля», или экологическая теория поля (EFT) (Wu et al., 1985; Walker et al., 1989), в значительной мере сходная с подходом, примененным ранее в работах по моделированию взаимоотношений деревьев (Orie, 1968; Bella, 1971), где авторами использовано понятие «зоны влияния». Не вполне понятно, были ли знакомы авторы теории с работами А.А. Уранова и его последователей, но высказываемые идеи во многом повторяются. Кроме совпадения заглавного термина «*field*», совпадает подход к проблеме в целом – взаимодействие растений через изменение среды. Хотя в работах зарубежных коллег используются понятия, близкие к таковым отечественных исследователей, акцент там смещен в сторону математического моделирования (Mou et al., 1993; Seidl et al., 2012).

Хотя утверждается, что к настоящему времени в геоботанике сформировалась единая теория фитогенного (экологического) поля (Крышень, 2000; Черняева, Викторов, 2016; Савинов, 2019), «единой» ее считать, по-видимому, рано. Большинство исследователей понимает фитогенное поле в экологическом смысле, но некоторые авторы придерживаются иной точки зрения (Марченко, 1973; Гуляев, Годик, 1984; Кожевников, 1998). Одним из центральных понятий в споре о трансформации среды под действием фитогенного поля или биополей растений, как и в теории фитогенного поля в целом, является напряженность поля. Несмотря на некоторые терминологические вариации, например «*interference potential*» (Wu et al., 1985) или «*influence potential*» у финских последователей теории (Kuuluvainen et al., 1993), смысловая нагрузка используемого понятия очень сходна. Речь идет о «величине, отражающей силу воздействия на среду и, следовательно, на растительность» (Ястребов, 1996. С. 3). В большинстве случаев измеряется эта величина как степень изменения растительности в пределах поля по сравнению с растительностью вне поля (Демьянов, 1978; Василевич, 1983; Самойлов, 1983) или как степень трансформации растительности внутри поля (Ястребов, 1993; Самойлов, Тархова, 1993). Недавно было предложено количественно оценивать фитогенные поля ценопопуляций с помощью коэффициентов напряженности и мощности (Жукова, 2012). Но именно разногласия по поводу вычисления и измерения напряженности фитогенного поля препятствуют

решению проблемы. Несмотря на то что практически всеми исследователями признается наличие специфической среды, создаваемой растительным сообществом (Любарский, 1976 и др.), «что происходит в зоне контакта фитогенных полей двух и более особей, остается практически без ответа» (Крышень, 2000. С. 440).

Хотя в зоологии к понятию «поле» всегда относились более чем осторожно, многие исследования говорят сами за себя. Работы, например, В.Р. Протасова (1968, 1972) показали, что электрическая активность неэлектрических рыб, выраженная столь слабо, что у отдельно взятой рыбы она не может иметь какого-либо биологического значения, суммируясь в стае, создает биоэлектрическое поле такого напряжения, которое делает вероятным пространственную ориентацию стаи по магнитному полю Земли и служит средством координации движений рыб, составляющих стаю.

Крупнейшим шагом в этой области была серия статей Н.П. Наумова (1971, 1973, 1977). Анализ средств и способов коммуникации привел его к формулировке понятия «сигнальное биологическое (информационное) поле». То, что оставляемые животными следы имеют важную функцию в экосистемах и влияют на распределение особей, было понятно всегда, и в той или иной степени на это указывалось в литературе (например, Wynne-Edwards, 1962), но Н.П. Наумову удалось оформить эти знания в единую концепцию. Хотя идея биологического сигнального поля сразу была поддержана многими известными учеными (Новиков, 1977; Панов, 1989; Шилов, 1991 и др.), однако до недавнего времени (Биологическое., 2013) широкого распространения не получила. По мнению Ф.Д. Пояркова (2013), это связано со сложностью феноменов и явлений, объединяемых под понятием поля. На мой взгляд, еще одной причиной явилось то, что териологи, подчеркивая сложность и специфичность системы коммуникаций млекопитающих, как-то дистанцировались не только от исследователей из других областей науки, но даже от зоологов, изучающих другие группы животных.

Исходя из данного Н.П. Наумовым определения поля как «совокупности специфических и неспецифических изменений среды организмами» (Наумов, 1977. С. 94) речь (как и в случае фитогенного поля) идет не о физическом поле, а об информационном простран-

стве, специфически трансформированной среде. Постоянно подчеркивая важность циркуляции в системе информации, Наумов понимал информацию в узком смысле, что видно из его характеристики процесса обмена информацией как «вывешивания объявлений».

В работах Н.П. Наумова содержится ряд важных моментов, на которых стоит остановиться подробнее. Прежде всего, это положение о том, что биологическое поле обладает системной организацией. Во-первых, автор (1977) пишет, что в этом поле можно выделить комплекс элементов, которые «соответствуют внутривидовым подразделениям, реально существующим в природе, обеспечивая целостность каждой из них» (С. 96). Во-вторых, «популяционные сигнальные поля разных видов, суммируясь, образуют общее биоценотическое поле» (С. 104). В-третьих, биологическое поле действует как «единое целое, но имеет комплексный характер, состоя из полей разной физической и химической природы» (С. 94). На последнее утверждение следует обратить особое внимание. Хотя сам Н.П. Наумов предполагал, что образование биологических полей происходит при использовании различных средств ориентации, включая терморцепцию и рцепцию электромагнитных явлений, и считал, что «под биологическим полем мы предполагаем подразумевать совокупность оптических, акустических и иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в данном месте организмами» (Наумов, 1971. С. 663), его последователи сочли это лишь ранним этапом «эволюции взглядов Николая Павловича» (Никольский, 2013. С. 8). Развивая идею экологического наследования, А.А. Никольский прямо указывает, что считает «принципиально важным не переходить грань, которая отделяет специфику коммуникативных процессов, осуществляемых посредством сигнального поля, от иных процессов биокоммуникации» (Никольский, 2013. С. 8). Для обоснования существования «специфического механизма передачи информации в органическом мире от одного поколения к другому» (Никольский, 2014. С. 70) важна лишь «опосредованная коммуникация», т. е. коммуникация в отсутствии оставивших следы своей жизнедеятельности животных, которая опирается на концепцию опосредованной хемокоммуникации (Рожнов, 2011, 2013) и матрицу стабильных элементов или системы аттракторов (Гольцман, Крученкова, 1999). Таким образом, как-то так

получилось, что на нынешнем этапе более популярным стал курс на сведение биологического поля Наумова только к одному его аспекту, а именно определению «сигнальное». Однако продолжают звучать голоса и в поддержку идеи Н.П. Наумова о комплексности биологического поля. Так, А.В. Михеев (2013) говорит о важности для животных комбинированной передачи сигналов разными каналами и приеме информации различными системами и предлагает заменить определение поля не только с «биологического» на «зоогенное» (по аналогии с фитогенным), но и с «сигнального» на «информационное». Последнее автор объясняет тем, что в самом по себе сигнале нет никакой информации, а «способность организма к отражению внешних воздействий может быть объяснима лишь в рамках энергетического понимания сигнально информационных процессов... воздействие становится информационным только за счет того, что энергия сигнала имеет родство относительно энергии акцепторной системы» (Михеев, 2013. С. 36).

О том, что только в живом мире использована возможность преобразования химического процесса в процесс нервного возбуждения (и наоборот), давно и хорошо известно. «Язык нервных импульсов – наиболее совершенная и быстродействующая кодовая система, работающая с наименьшими энтропийными потерями и на этот язык организм переводит все формы внешних воздействий» (Путилов, 1987. С. 45). Важную роль здесь играют процессы биологического усиления, когда даже слабое воздействие приводит к мощному результату. Например, смещение мембраны на доли ангстрема при восприятии звука приводит к возникновению серии нервных импульсов с коэффициентом усиления 10^6 (Режабек, 1972). Часть освобождающейся в результате цепной реакции энергии изменяет характеристики биологического поля особи, причем сила возбуждения, вероятно, прямо пропорциональна изменению интенсивности поля. При этом не следует забывать, что основная функция системы коммуникаций – не возбуждение колебаний, а «согласование по частоте и фазе колебательных процессов» (Путилов, 1987), присущих отдельным особям.

Поскольку известно, что на воспринимаемые сигналы животное реагирует различным, в основном однозначно соответствующим каждому сигналу образом, следует допустить, что изменение характе-

ристики поля также будет различным. Сравнительно небольшими будут возбуждение и последующая реакция на ольфакторный сигнал, несколько большими – на визуальный контакт и максимальными – при непосредственном столкновении животных. В рамках концепции таксоцена важно понимать, что по-разному будет протекать реакция на встречу с конспецифичной особью (с учетом пола и возраста) и особями других видов. Изменение интенсивности поля особи вызовет очаговое напряжение общего поля, мгновенное изменение состояния которого отразится на состоянии соседних его областей и, следовательно, на находящихся там особях, которые, отреагировав, вызовут дальнейшее изменение общего поля. Если в месте начального импульса произошла нейтрализация очага интенсивности за счет пространственного расхождения особей, то процесс распространения возбуждения в общем поле будет ослабевать по мере удаления от эпицентра и постепенно затухнет.

Это очень условная схема, поскольку без необходимости (например, встреча половых партнеров) контакты будут достаточно редки, ведь постоянно оценивая ориентиры общего поля, особь заранее избегает прямых контактов, изменяя направление своего перемещения и двигаясь по/против градиента. Кстати, именно представление о градиенте, называемом то «силовыми линиями», то «лучами», в классической биологии частично соответствует понятию поля (Любищев, 1982). Градиентное движение наглядно иллюстрирует известный пример с образованием дорожки у муравьев (Каретин, 2008). После того как муравей находит источник пищи, он дает знать об этом сородичам при помощи запаха. Муравьи, вышедшие из муравейника, оставляют за собой запах дома, встреченные ими муравьи также начинают испускать этот запах, и эта эстафета распространяется на все большее расстояние. То же происходит с запахом пищи. Вышедшие из муравейника особи идут по градиенту запаха, оставленного муравьями, нашедшими пищу, а муравьи, несущие пищу, идут по градиенту запаха, оставленного особями, вышедшими из муравейника. «Отталкивающий» градиент имеет при выборе вектора движения еще большее значение, и мускусный запах бурозубок является мощным элементом химической составляющей биологического поля в таксоценах землероек. Интересно, что наи-

более сильным запахом обладает средняя бурозубка, являющаяся на Дальнем Востоке почти повсеместным доминантом. На примере обыкновенных бурозубок была показана не только значимость запаха, но и существование различия особей по реакции на запах сородичей (Тумасьян, 2013).

Таким образом, во-первых, для каждой особи биологическое поле имеет как общие видоспецифичные характеристики (закладываемые на уровне хроматиновых перестроек), так и частные, например зависимые от возраста (уровень тканевого метаболизма) и пола (уровень систем внутренних органов животного); во-вторых, интенсивность поля убывает в какой-то обратной зависимости (возможно, индивидуальной) от расстояния. Во всех случаях, когда можно говорить об осязательном взаимодействии нескольких источников поля, возникает общее синтезированное биологическое поле, «строение» которого, следовательно, определяется тремя переменными: числом элементов, их пространственным распределением, а также характером и интенсивностью полей этих элементов.

Нет никакого противоречия в том, что элементом таксоцена является видовая ценопопуляция, а общее биологическое поле таксоцена рассматривается на уровне взаимодействия особей. Популяционное поле создается интегрированием полей особей и сигнальных аттракторов. Популяционные поля, в свою очередь, «растворены» в поле таксоцена, но каждое из них имеет различную скорость распространения возбуждения (т. е. проводимость), зависящую от тех же переменных: числа элементов, их локализации и интенсивности их полей.

Возвращаясь к соотношению понятий «внутренняя среда» и «биологическое поле», вспомним два основных положения. Во-первых, внутреннее связано с внешним по происхождению и является аккумулярованным и трансформированным внешним. Среда остается средой, но в определенных границах специфическим образом трансформируется. Биологическое поле и есть этот трансформирующий среду параметр, причем оно не «наполняет» пространство, а само является особым состоянием пространства. Во-вторых, создание внутренней среды подразумевает процесс ее автономизации за счет пространственной и функциональной обособленностей, носящих сопряженный характер.

Поле любой биосистемы, во-первых, есть нерасчленимое единство полей всех его подсистем, во-вторых, является составной частью биологического поля системы более высокого уровня.

Как и на компьютерных картах, где полнота картины местности обеспечивается подключением множества слоев (рельеф, речная сеть, растительность, сеть дорог и др.), биологическое поле также многослойно. Идя по улице, человек ориентируется не только на «информационные вывески» типа названия табличек на домах или светофоры, но и на звук гудков машин, вид агрессивного пьяного прохожего, плачущего ребенка, сигнал сотового телефона и сотни других кратковременных проявлений. Бегущая следом собака в этом же пространстве реагирует на множество совсем других ориентиров как долгосрочного, так и кратковременного характера, не воспринимаемых человеком. При этом у обоих объектов включена оперативная (рабочая) память, содержащая только ту информацию из долговременной памяти, которая находится в активной обработке (Бэддели, 2008), т. е. разновидность памяти, определяющая способность держать в уме небольшие фрагменты информации, необходимые для сиюминутной мыслительной деятельности для осознания сложной информации (Белова, Малых, 2013).

Важнейшей функцией биологического поля является регуляторная. Н.П. Наумов отмечал, что «возникнув как упорядоченная в пространстве и времени система сигналов, биологическое поле приобретает значение регулятора развития и поведения особей, а следовательно, значение фактора организации внутрипопуляционной структуры и управления ее динамикой» (Наумов, 1977. С. 94). Этот вывод автора концепции близок идеям А.Г. Гурвича о том, что принцип поля служит преимущественно для понимания механизмов регуляции. Регуляции прежде всего пространственной. При всех существующих разногласиях во взглядах на природу биологического поля никто не возражает, что основными его функциями являются, во-первых «организация пространственной активности животных, управление траекторией использования ими территории» (Никольский, 2013. С. 8), во-вторых, обеспечение направленности расселения особей.

Наглядно это можно продемонстрировать на примере изучавшегося в бассейне нижнего и среднего течения р. Селенга (Елаев, 1997)

таксоцена синиц, представленного черноголовой, буроголовой и сероголовой гаичками, московкой, большой синицей и белой лазоревкой. С учетом продолжительности жизни синиц около 10 лет и того, что уже на следующий год после рождения птицы вступают в репродукцию, можно считать, что биологическое поле существует постоянно, но ежегодно трансформируется, причем первым и важнейшим этапом является гнездовой период. Самостоятельно долбят дупла в исследуемом районе только буроголовые гаички, тогда как остальные виды используют уже готовые дупла как в естественных, так и искусственных полостях. Поскольку «синицы приступают к гнездованию почти одновременно и сроки их размножения широко перекрываются» (Елаев, 1997. С. 118), выбор места гнездования регулируется именно организацией пространственной активности брачных пар, т. е. управляется, по сути, биологическим полем. В результате сложного процесса устройства гнезд разными видами к маю формируется гнездовая сеть, лишь частично повторяющая прошлогоднюю. Гнезда образующих одиночные пары гаичек и московки в этой сети удалены на расстояние 300–1200 м, а лазоревки и большие синицы селятся рыхлыми агрегациями из 2–8 пар, с расстоянием между гнездами 15–300 м. В пределах сформированной сети большая часть птиц поддерживает акустическую связь, а в ряде случаев и зрительную. Таким образом, как взрослые, так и вступившие в репродукцию молодые особи разных видов на базе матрицы стабильных аттракторов формируют новую сеть, которая после наполнения ее различными биокоммуникационными слоями образует биологическое поле таксоцена синиц. В период выкармливания птенцов и особенно после их вылета насыщенность поля увеличивается, а после расселения молодняка и формирования синичьих стай вновь коренным образом трансформируется.

При рассмотрении этологических особенностей млекопитающих поражает обилие сигнальных систем (акустических, ольфакторных и т. д.) при непропорционально малом количестве прямых контактов между особями. Это пространственное расхождение животных рассматривалось в рамках традиционного подхода как адаптация к избеганию прямой конкуренции. Но попробуем дать «бесконкурентное» объяснение.

Почти аксиомой считается тезис, что на поддержание упорядоченности, т. е. по сути пространственной ориентированности элементов в системе, затрачивается энергия. Но какая энергия? Ответ может быть только один – энергия самих элементов. Любое внешнее по отношению к особи воздействие (от получения акустического сигнала до прямого контакта) вызывает ее возбуждение, а необходимость поведенческого ответа (принюхивание, голосовой сигнал, принятие соответствующей позы и др.) требует дополнительной энергии.

Раздражение определенных систем органов дает старт цепному энергетическому процессу. Суть явления разветвленных цепных процессов (Семенов, 1934) заключается в следующем: некий импульс инициирует разветвленный цепной процесс в среде, казавшейся до этого инертной, и в ней начинают размножаться активные центры (Воейков, 2003). В настоящее время разветвленным цепным процессам (РЦП) отводится негативная роль из-за того, что именно эти реакции лежат в основе патологий, связанных с развитием злокачественных опухолей. Но еще А.Г. Гурвич (1944) не сомневался в фундаментальном значении цепных реакций, а С. Хиншельвуд (1996) даже предполагал, что с начала зарождения жизни на Земле протекает гигантская разветвляющаяся реакция.

Вспомним видовые соотношения землероек в разных местообитаниях (раздел 2.3.2.). В кедрово-широколиственном лесу (56:20:8) проводимость биологического поля когтистой бурозубки (8) почти в три раза меньше таковой равнозубой (20) и в 7 раз меньше, чем у средней бурозубки. В каждом конкретном участке особью одновременно ощущается степень насыщенности (интенсивности) популяционного поля и поля таксоцена, на изменение параметров которых, в силу их разной проводимости, они будут реагировать по-разному.

При слабой насыщенности биологического поля «преимущества» получают способные к размножению особи-сеголетки, при сильной – особи-мигранты, за счет которых частично выравнивается пространственная асимметрия в определенных участках. По мере увеличения «очагов напряженности» все медленнее будет происходить затухание накладывающихся колебаний и, следовательно, начнет нарастать общее возбуждение поля. Стрессовая нагрузка может привести в этом случае к резонирующим воздействиям на внутреннюю среду неко-

торых особей (прежде всего, конечно, доминирующего вида) и к соответствующим физиологическим реакциям, например, подавлению полового созревания сеголеток или резорбированию части эмбрионов у беременных самок.

На основе сказанного выше можно вывести **принцип сопряженности биологических полей**: *любое изменение биологического поля системы, имеющее вид затухающего колебательного процесса, синхронизировано как с изменением полей всех элементов данной системы, так и ближайших систем данного иерархического ряда.*

Это вполне согласуется с всеобщим принципом симметрии Кюри. Эксплицированный В.И. Вернадским из записных книжек великого физика, в одной из современных трактовок (Преображенский, 2010) он формулируется так: у всех тел и явлений, порождаемых в определенной среде, реализуются только те собственные элементы симметрии, которые совпадают с элементами симметрии среды, а остальные элементы среды отсекаются и составляют диссимметрию тела или явления.

С позиции принципа сопряженности биологических полей можно объяснить взаимоотношения хищник – жертва несколько иным, чем это делалось ранее, путем. Изначально была предложена пара уравнений хищничества, на долгие годы задававшая направленность последующих исследований (вспомним хотя бы графическую модель в классической работе М. Розенцвейга и Р. МакАртура (Rosenzweig, MacArthur, 1963)). Однако эта математика сводится либо к вполне доступным пониманию формулировкам типа «когда численность жертв возрастает, плодовитость хищников повышается» (Даждо, 1975. С. 247), либо к малопонятным объяснениям, где фигурируют «расчетливый (разумный) хищник» и «выгодность». Интересно, что именно на этом построена концепция коэволюции хищников и жертв с неизбежными выводами типа «различные виды хвойных эволюционировали по таким признакам, как строение шишки, ее размер, расположение и время осыпания,... что было необходимо для ослабления эффективности хищничества белок» (Smith, 1970, цит. по: Пианка, 1981). Общепринятые объяснения сводятся к следующим альтернативным положениям: 1) обилие или недостаток пищи регулирует численность хищника; 2) изменение численности хищника, произошедшие по той

или иной причине, обуславливает динамику количественных показателей жертв; 3) некий компромиссный вариант, подразумевающий взаимообусловленность этих двух процессов.

Не будем вдаваться в детали взаимоотношений крупных хищников и их жертв в «сообществах», а вернемся к таксоценам землероек. Напомним, что каждая бурозубка потребляет в сутки количество корма, превышающее ее массу, и при круглогодичной полифазной активности не может прожить без пищи и несколько часов. И при этом землеройки являются полифагами, которые, легко переключаясь на более доступный корм, способны съесть беспозвоночное практически любой группы. Для землероек считается установленным (Юдин, 1962; Ивантер, Макаров, 1994; Шварц, 2004 и др.), что число уничтожаемых жертв обычно пропорционально их плотности, в ряде случаев наблюдается синхронность регистрируемых наблюдателем колебаний численности землероек и их жертв, существует корреляция между биомассой беспозвоночных и плотностью землероек в определенных биотопах. В ходе детальной проработки этого вопроса Е.А. Шварцем с коллегами выяснено (Шварц, Демин, 1986; Шварц и др., 1992; Shvarts et al., 1997), что коэффициент корреляции между относительной суммарной биомассой землероек и биомассой почвенных беспозвоночных в различных местообитаниях на Валдае составляет 0,89 ($p < 0,01$), а годовое потребление беспозвоночных бурозубками достигает 240%! С учетом данных о темпах воспроизводства основных групп почвенных беспозвоночных от 30 до 140% в год (Шварц, 2004) суммарное изъятие почвенных беспозвоночных находится вблизи предела возможностей их нормального воспроизводства. Существование согласованности изменения плотностей землероек и их жертв подразумевает наличие сопряженного механизма их регуляции, что подтверждается и экспериментальными работами (Barnard, Brown, 1981, 1985), которые, кстати, утверждали, что землеройки способны «оценивать» свою кормовую базу, что позволяет им переключаться не только на более обильный корм, но и с жертв оптимального размерного класса на субоптимальный.

Концепция биологического поля позволяет достаточно просто объяснить согласованность изменения плотности землероек и их

жертв. Любое увеличение продукции беспозвоночных (увеличение количества особей определенного вида) обуславливает усиление активности их популяционных полей, согласно принципу сопряженности биологических полей воспринимаемых популяционным (таксоценным) полем хищника. В случае локального усиления происходит незначительная пространственная перегруппировка особей землероек, ближе всего расположенных к эпицентру возбуждения. Изъятие «избыточной» продукции нормирует интенсивность поля, и землеройки переключаются на следующий очаг возбуждения. Такая сопряженность позволяет изымать только определенную часть продукции, не подрывая кормовую базу в целом, что исследователями и воспринимается как «возможность оценки состояния кормовой базы». Но, вероятно, бывают ситуации, когда активность возбуждения (в силу массовости локальных очагов) нарастает лавинообразно. Одновременно происходит возбуждение биогеоценотического поля, передающееся полю таксоцена землероек. Ясно, что реакция на такое возбуждение «сверху» будет иной, чем в первом случае: происходит изменение пространственной структуры всего таксоцена, что определяет не просто пространственную передислокацию отдельных особей, но изменение биотопических видовых соотношений (наблюдателями это регистрируется как «внезапное» увеличение плотности землероек на отдельных участках). При этом нельзя не учитывать «компенсаторные реакции» беспозвоночных – хорошо известный механизм увеличения продуктивности по мере усиления пресса хищников.

Коль скоро интенсивность поля убывает в зависимости от расстояния и изменяется в зависимости от локализации элементов, можно ли вообще говорить о каком-то общем поле при низкой численности животных? Но исчезает ли электронная карта при снижении информационной нагрузки? Нет: матрица остается даже при удалении нескольких информационных слоев. Здесь свою роль и играет та часть биологического поля Наумова, которое ограничивается определением «сигнальное»: вся совокупность аттракторов является как бы «следами» общего зоогенного поля таксоцена, теми вторичными его «носителями», которые в условиях низкой численности способствуют поддержанию хотя бы минимальной насыщенности общего поля биосистемы.

Поле любой биосистемы можно рассматривать как ее информационную копию. Буферная зона с этой точки зрения может рассматриваться как энергетический барьер, препятствующий проникновению в систему чуждой информации. Поскольку поле системы может исчезнуть только при уничтожении всех его носителей, именно в поле сохраняется информация о структуре биосистемы, что обуславливает неограниченно долгое и постоянное воспроизведение как ее, так и закономерностей пространственного комбинирования элементов. С другой стороны, при рекомбинациях существует возможность некоторым образом модифицировать структуру, поскольку при замене элементов структуры новые элементы, подчиняясь изменившемуся полю новой для себя системы, не воспроизводят точно таких же пространственных взаимоотношений.

В экологии реакция биосистемы надорганизменного уровня на нарушение характеризуется термином «устойчивость», под которым понимается способность системы при воздействии внешних факторов менять свое состояние или возвращаться в одно из инвариантных состояний в течение определенного временного интервала. Расплывчатость определения обусловила появление нескольких уточняющих родственных понятий (упругость, сопротивление, инертность, динамическая прочность, хрупкость), причем во всех интерпретациях «устойчивости» ключевым понятием является «мера». Именно мера чувствительности сообщества к нарушению и есть его устойчивость (Бигон и др., 1989). Но любая мера подразумевает возможность сравнения, наличия каких-то единиц измерения параметра и каких-то шкал. Реально же никаких общепринятых шкал устойчивости не существует, а основное звено изучения устойчивости – показатель, по которому она оценивается – каждый исследователь выбирает сам. Вполне естественно, что при таком подходе получаемые выводы напрямую зависят от выбранного для анализа компонента системы.

В этом отношении показателен пример так называемого демографического подхода к оценке устойчивости, широко применяемого в экологических исследованиях. Начиная с работ Р. МакАртура (MacArthur, 1955) и Ч. Элтона (Elton, 1958) укоренилось мнение, что повышение сложности сообщества ведет к возрастанию его устойчивости. Именно поэтому долгое время за общепринятый показатель устойчивости принимали количество видов в сообществе. Ряд исследований, в том числе проведенных с применением математического моделирования (May, 1973), убедительно показали, что усложнение сообщества (количество видов), напротив, ведет к неустойчивости. Хотя вялотекущая дискуссия по этому вопросу и продолжается до настоящего времени, большинство экологов вынуждено было признать, что «не существует никакой необходимой и неизбежной зависимости устойчивости от сложности» (Бигон и др., 1989. С. 330). Заметим, что

в данном случае констатируется лишь то, что количество видов в сообществе не является показателем его устойчивости.

Нельзя не остановиться и на антропоморфичности подхода к оценке устойчивости в целом. Во-первых, большинство разновидностей «устойчивости» определяется через непонятную «способность к...». Во-вторых, исходя из начальной установки, что «устойчивость сообщества всегда зависит от среды» (Бигон и др., 1989. С. 326), диапазон изменений среды, степень ее воздействия на сообщество, да и сам характер «нарушений» не только выбирается субъективно, но и трактуется с человеческих позиций (сильное, слабое, катастрофическое и т. д.), механизмы саморегуляции как «внутренние» при этом вообще не перекрываются с объемом понятия «устойчивость».

Таким образом, нечетко определенное понятие «устойчивость» антропоморфично по сути и очень относительно по содержанию, поскольку лишено смысла, если не «конкретизированы факторы, по отношению влияния которых анализируется устойчивость, состояние или ряд состояний, пребывая в которых система остается в рамках инварианта, а также временной интервал проводимого анализа» (Гродзинский, 1989). С одной стороны, хочется согласиться с категоричным утверждением М. Бигона с соавторами, заявившими, что «такой вещи, как устойчивость сообщества, вообще просто не существует» (С. 352). С другой стороны, нельзя отрицать, что в надорганизменных биосистемах действуют механизмы сопротивления нарушениям их структуры (не обязательно видовой), причем обусловленные не только и не столько факторами внешней среды, сколько среды внутренней.

Выход из этой ситуации видится в том, чтобы вместо «устойчивости» как некоего свойства сообщества попытаться использовать понятие «иммунитет» как комплекс механизмов, обеспечивающих гомеостаз любой надвидовой биосистемы. Для этого прежде всего следует обосновать положение о том, что иммунитет является общебиологическим понятием и присущ любой биосистеме, организованной по принципу «сети» (раздел 2.3.1).

Позволю себе краткое отступление, которое считаю достаточно важным. Кризис в любой области знания в значительной мере обусловлен защитой «общепринятых» теорий авторитарными методами на фоне неприятия нетрадиционных подходов и необъяснимых

этими официальными теориями феноменов (Преображенский, 2010). Чтобы как-то дистанцироваться от этого процесса многие научные дисциплины отделяют свою область знания от других, создают собственный понятийный аппарат, в результате чего даже специалисты смежных наук перестают понимать друг друга. Мало того, поиск аналогий как способ интеграции научных направлений встречает сопротивление, основанное на точке зрения, что аналогии используются, когда нет веских доказательств, и являются уловками для объяснения спекулятивных утверждений некоторых ученых с помощью авторитета других наук. Но поиск аналогий в науке на самом деле не механический перенос понятий, а попытка выявления общих механизмов и закономерностей в процессах различной природы. Метод аналогий имеет право и должен использоваться для переноса знаний одной науки на предмет другой, и он может стать основой интеграции как смежных, так и внешне далеких наук. Наглядный пример тому – использование положений фрактальной геометрии и фрактальной динамики в других научных областях.

К сожалению, формирование собственного «парка терминов» и создание на его основе «национального» языка даже в смежных областях науки привели к тому, что экологи часто вообще не понимают, о чем говорят иммунологи. Заранее извиняюсь за излишне детальное рассмотрение приводимых ниже основ иммунологии, но это важно для последующих заключений. С вынужденным упрощением (по возможности избегая узкоспециальных терминов и ссылок на многочисленные публикации) приведу основные положения, характеризующие понятие иммунитета в классическом его понимании, воспользовавшись монографией «Иммунология» (Ройт и др., 2000), которая претендует на самое полное и авторитетное руководство в этой области науки.

Несмотря на многочисленные модификации, общее определение выглядит следующим образом: иммунитет – это невосприимчивость организма к инфекционным объектам (вирусам, бактериям, грибкам, простейшим, гельминтам) и продуктам их жизнедеятельности, а также тканям и веществам, обладающим чужеродными антигенными свойствами. В организме высших позвоночных существует сложная специализированная иммунная система, которая распознает, перера-

батывает и устраняет чужеродные тела и вещества. Иммунный ответ организма определяется активностью взаимодействия иммунокомпетентных клеток – макрофагов, антиген-специфических клонов эффекторных и регуляторных Т- и В-лимфоцитов, дифференцировкой В-лимфоцитов в плазматические клетки, накоплением антителопродуцирующих клеток и антител. Затухание иммунного ответа сопровождается активацией Т-супрессоров и В-лимфоцитов. Часть из накопившихся в организме Т- и В-лимфоцитов антиген-специфических клонов превращается в малые лимфоциты, носители иммунологической памяти.

Ключевыми понятиями иммунологии являются «антиген» и «антитело». Под антигеном (*antibody generator*) понимается любая молекула, которую могут специфически распознать элементы иммунной системы, а антитела (иммуноглобулины) – молекулы семейства сывороточных белков, образующихся Т-лимфоцитами. Заметим, что включение в определения обоих терминов слова «молекула» автоматически переключает внимание на молекулярные взаимоотношения, т. е. тонкие механизмы взаимодействия клеток иммунной системы. Вот здесь и происходит незаметная, на первый взгляд, подмена понятий «иммунитет» и «иммунная система», причем логика смыслового объединения этих понятий очень проста: если основной функцией иммунной системы является выработка антител, то без антител не существует и иммунитет.

В этом отношении показателен хорошо известный пример (Дьяков, Багирова, 2001). На проходившем в России ботаническом конгрессе у американских ученых возник вопрос: «почему секция, посвященная устойчивости растений к болезням, названа «Иммунитет»? Разве русские нашли у растений антитела?». Известный японский фитохимик И. Уритани ответил, что название секции отражает традиции в русской фитопатологической литературе начиная с книги «Иммунитет растений к инфекционным болезням» (Вавилов, 1918). В дальнейшем, когда попытки найти антитела у растений закончились неудачей, в иностранной литературе фактически был введен запрет на использование понятия «иммунитет» применительно к растениям, а объективно существующий у них комплекс механизмов поддержания генотипической целостности стало принятым называть устойчивостью,

что по смыслу (*resistance*), соответствует понятию «сопротивление». Исследования последних лет не только говорят об обратном (Дьяков, 1996), но и показывают, что различия в иммунитете растений и животных не столь принципиальны (Nurnberger et al., 2004; Иммуניתет., 2005). Согласно современным представлениям, опирающимся на «зигзаг модель» (Jones, Dangl, 2006), защита растительного организма от воздействий патогенна определяется функционированием многоуровневой врожденной иммунной системы с участием различных структур и механизмов специфического и неспецифического врожденного иммунитета (Jones et al., 2016). «Детекция эффекторных молекул патогена внутриклеточными рецепторами растения запускает специфический эффектор-индуцируемый иммунитет, включающий развитие реакции сверхчувствительности, системной устойчивости и иммунной памяти» (Shafikova, Omelichkina, 2020. P. 425). Не всё, конечно, понятно, но уже не вызывает сомнения, что исход взаимоотношений в фитопатосистеме «растение–патоген» находится под генетическим контролем взаимодействующих организмов и определяется наличием специфических генов патогена и растения-хозяина.

С животными, кстати, тоже не все так ясно и понятно. Хорошо, например, известно, что вовсе не у всех животных при иммунном ответе образуются антитела. У беспозвоночных нет ни иммуноглобулинов, ни взаимодействующих популяций лимфоцитов, ни лимфоидных органов, тем не менее самими же иммунологами признается существование у беспозвоночных иммунитета. Так, авторы «Иммунологии» фактически ставят знак равенства между иммунитетом беспозвоночных и выражением «эффективная система защиты собственного организма». При нарушении целостности физико-химических барьеров «против проникшего в организм чужеродного тела действуют защитные механизмы, к которым относятся свертывание/коагуляция крови, фагоцитоз, инкапсулирование и действие врожденных антимикробных факторов» (Ройт и др., 2000. С. 278). Именно эти механизмы предполагают распознавание «не-своего», т. е. существование иммунологического надзора, а следовательно, и наличие иммунитета.

Одной из причин такой странной непоследовательности являлось, на мой взгляд, практически безоговорочное принятие инфекционной парадигмы в этой науке. Начиная с введения И.И. Мечниковым

и Л. Пастером понятия иммунитета, понимаемого как невосприимчивость организма к инфекционным заболеваниям, именно инфекционный аспект стал доминирующим в развитии иммунологии. Фразы «ликвидация инфекционных объектов является главной функцией иммунной системы» и «иммунная система эволюционно формировалась для защиты макроорганизма от патогенных микробов» (Ройт и др., 2000. С. 2) фактически стали аксиомами иммунобиологии. Вынужден подчеркнуть, что антропоморфное понятие цели словно довлеет над иммунобиологами: постоянно, явно или неявно имеется в виду, во-первых, что цель иммунной системы – защитить, сделать организм невосприимчивым к патогенному фактору, во-вторых, единственной цели – антителообразованию – служат все остальные явления, включая фагоцитоз, активацию комплемента, эффекты натуральных киллеров и другие. Антропоцентрический подход, всегда мешающий биологу и «зацикленный» специалистов на односторонней инфекционной модели, начал тормозить развитие иммунобиологии, препятствуя процессу обобщения накопленных фактов в общую теорию иммунитета, по моему убеждению, сопряженному с процессом слияния задач и проблем смежных наук, интеграции иммунологии и экологии. У системы в организме, конечно же, нет никакой цели, но даже если говорить о функции иммунной системы, то ее также нельзя сводить только к противoinфекционной.

О том, что трактовать иммунитет только как способ защиты организма от возбудителей инфекционных болезней является непростительной инерцией мышления, писал еще Р.В. Петров (1978), вспоминая бельгийца Ж. Борде и русского Н.Н. Чистовича, показавших, что иммунитет направлен против любых чужеродных агентов. Организм начинает бороться и вырабатывать оружие против всего чужеродного, попадающего в его внутреннюю среду. К настоящему времени накопилось огромное количество фактов, свидетельствующих о несоответствии понятия иммунной системы в классическом (инфекционном) смысле ее роли в гомеостазе организма. Количество вопросов, на которые ни одна из теорий иммунитета не дает ответа, растет лавинообразно. Сражение медиков с цитокиновым штормом в период пандемии COVID-19 тому пример. Хотя еще четверть века назад острые вопросы по этому поводу задавал В.А. Козлов, спраши-

вая, например: «Зачем нужна организму система, которая постоянно находится в «боевой готовности съесть его поедом?». Почему иммунная система «как бы «срывается с цепи» и нападает на все в своем «родном» организме, что может стать причиной его гибели?» (Козлов, 1988. С. 67). Только для человека известно более сорока аутоиммунных (органоспецифических и органонеспецифических) заболеваний, причем аутоиммунные нарушения часто бывают множественными и на самом деле нередко ведут к летальным исходам.

В рамках представлений о противоинойфекционной функции иммунитета непонятно и многое другое, например, иммуносупрессия и иммунопатологические реакции, характерные для большинства паразитарных заболеваний. Вообще информация по паразитарным инфекциям, против которых по определению и должна бороться иммунная система, впечатляет сама по себе. Достаточно вспомнить, что от малярии ежегодно умирает до двух миллионов человек. Иммунологи объясняют это в своем фирменном стиле: «Паразиту не выгодна гибель организма хозяина, и они различными путями избегают действия иммунного ответа хозяина» (Ройт и др., 2000. С. 338). В качестве примера такого «избегания» приводится малярийный паразит, белковая оболочка спорозонта (расселительная стадия, в виде которой плазмодий передается комарами) которого вызывает образование специфичных антител, не реагирующих с паразитом на эритроцитарной стадии его цикла развития. А что же иммунитет? Выяснено, что для защиты организма, например от гельминтов, служат иммуноглобулины класса IgE. Насколько эффективно они «сражаются» с инвазиями свидетельствует тот факт, что кишечными гельминтозами заражена треть населения земного шара. А вот роль антител IgE в развитии гиперчувствительности немедленного типа, ответственная за появление аллергии, хорошо известна. Суть того, что иммунологи называют «чрезмерным и неадекватным проявлением реакции приобретенного иммунитета» (Ройт и др., 2000. С. 415), заключается в явлении, когда IgE-ответ направлен против в норме безвредных антигенов внешней среды, в том числе питательных веществ, с выделением биологически активных медиаторов, вызывающих острую воспалительную реакцию с симптомами астмы и ринита. Оказывается, глобально распространяющаяся аллергия – результат действий «надежной» иммунной системы,

эволюционно выработавшей «ненадежный» механизм защиты от паразитарных инфекций. А иммунологи продолжают говорить, что продукцию IgE в ответ на аллергены можно рассматривать всего лишь как «нежелательный побочный эффект» (Там же. С. 418). Учитывая, что существуют еще три вида гиперчувствительности, различные иммунодефициты, включая СПИД и другие иммунопатологии, количество таких «побочных» эффектов превышает все допустимые пределы.

Казалось бы, совершенно ясно, что ответы на эти и многие другие вопросы следует искать в изучении эволюции иммунной системы. Однако эволюционная иммунология только формируется и трудности тут очевидны – слишком мало сравнительного материала: несмотря на то что 95% всех видов животных на Земле составляют беспозвоночные, примерно те же 95% публикаций по исследованиям иммунной системы посвящены изучению ее организации и функционирования у высших позвоночных. Детально изучая малейшие нюансы невероятно сложных и запутанных молекулярных взаимоотношений многочисленных клеток иммунной системы млекопитающих, иммунологи признают, что «филогенез системы приобретенного иммунитета позвоночных остается неясным» (Ройт и др., 2000. С. 275). Несмотря на то что «выводы о происхождении иммунитета у позвоночных, сделанные на основании изучения беспозвоночных, могут быть лишь гипотетическими» (Там же. С. 275), мало у кого вызывает сомнение, что переход от примитивных механизмов иммунитета к совершенным заключался в разделении (или совмещении) функций пептидных молекул, а усложнение белков, предшествующих появлению иммуноглобулинов, шло у позвоночных начиная уже с одноклеточных животных.

Одним из первых, кто обратил внимание на необходимость выяснения того, как мог образоваться иммунитет позвоночных, был Ф. Бернет (Burnet, 1970). Пытаясь логически вывести постулированную им способность распознавать отличие «своего» от «чужого» в иммунной системе из более общего и примитивного свойства организмов, он не только перебрал множество вариантов (Бернет, 1964), но инициировал процесс поиска такого свойства своими последователями.

Для всех живых организмов характерно наличие механизма клеточного распознавания. Хорошо известно, что именно процессы кле-

точного узнавания поверхностных структур определяют механизм развития в эмбриогенезе (Дьюкар, 1978). Механическое взаимодействие клеток друг с другом обеспечивают белки, названные молекулами клеточной адгезии (САМ). В эмбриологии эти молекулы, опосредующие взаимодействие клеток в зародыше и играющие решающую роль в эмбриональном развитии организмов, подразделяют на несколько групп, включая САМ, находящиеся на поверхности клеток, а также молекулы, секретирующиеся клетками в межклеточное пространство и входящие в состав матрикса, к которому приклеиваются другие клетки и адгезивные белки, участвующие в формировании сложных структур при соединении клеток в тканях. В развивающемся зародыше идет постоянная «игра» взаимных влияний (Эдельман, 1989) между молекулами этих типов, имеющих свою меняющуюся во времени картину распределения. Обуславливая миграцию клеток и их пространственную ориентацию относительно ближайшего окружения, именно молекулы адгезии обеспечивают формирование тканей и зародыша в целом, и сам Дж. Эдельман (1984) называл эти молекулы «морфорегуляторными».

В иммунологии, где всё представление об иммунитете построено на концепции антителообразования, молекулы клеточной адгезии названы «маркерными молекулами, распознаваемыми данными антителами» и классифицированы в системе CD. Одним из самых крупных суперсемейств CD-маркеров являются иммуноглобулины, т. е. по представлениям иммунологов некоторые виды САМ и иммуноглобулины – одно и то же (Janeway et al., 2001). Эмбриологи считают, что гены САМ и иммуноглобулинов так сходны, что наверняка эволюционно родственны (Эдельман, 1989), хотя, это не меняющее суть дела разногласие, возможно, обусловлено все той же терминологической несовместимостью в смежных областях науки.

Можно считать выясненным, что клетки иммунной системы несут разнообразные молекулы адгезии, способные связываться со всеми существующими и возможными молекулами, и именно феномен адгезии определяет взаимодействие между молекулами и рецепторами иммунной системы. То, что принято считать формированием иммунного ответа, т. е. синтез узкоспециализированных антител, есть лишь «частный случай проявления общебиологической реакции им-

мунитета, не всегда решающей проблему противoinфекционной «защиты» и не являющейся его конечной целью» (Новиков, 2001).

Именно за счет эффектов адгезии индуцируются и пролиферация клеток, и их апоптоз, и координация иммунного ответа так называемыми «сигнальными системами», одной из которых является цитокиновая сеть.

Цитокины, или как их еще называют «белки связи», – это составляющие основу химической сигнализации белки, действующие как растворимые медиаторы межклеточных взаимодействий. Цитокины редко образуются по отдельности и редко действуют поодиночке. Для них характерен сложный сетевой характер функционирования (отсюда название – цитокиновая сигнальная сеть), при котором продукция одних из них влияет на образование или проявление активности ряда других. Отдельные клетки редко становятся мишенями одного цитокина. Чаще цитокины «служат как бы буквами некоего алфавита, образующими цитокиновое «слово», и реакции клетки возникают в результате воздействия на ее поверхность именно такого слова» (Ройт и др., 2000. С. 169). Важно также, что цитокины продуцируются не только клетками иммунной системы, но и клетками многих других органов, и оказывают разноплановое действие на многие системы органов.

Кроме цитокиновой существуют и другие диффузные сигнальные сети, которые, перекрываясь с системой цитокинов, функционируют на взаимодополняющей основе. Так, составной частью сложного функционального комплекса, содержащего эндокринное, нервное и иммунное звенья, интеграционно взаимодействующие в реагировании, оповещении и защите организма, является диффузная АПУД-система (Pearse, 1968; Кветной, 1987). Кроме того, что большая часть лимфоидных тканей имеет прямую симпатическую иннервацию, связь иммунной системы с нервной и эндокринной обеспечивает гормональную сеть, которая является важнейшим звеном возникновения иммунного ответа. С одной стороны, на иммунокомпетентных клетках обнаружены рецепторы ко многим известным нейропептидам, с другой стороны, лимфоциты и макрофаги способны сами синтезировать ряд веществ с гормональной и нейропептидной активностью. Все это свидетельствует, что корректнее говорить не просто о нейро-иммунном взаимодействии, а о развитии иммунитета как целостной

реакции функциональной системы в понимании П.К. Анохина и его школы.

Важность сигнальных систем состоит в том, именно они обеспечивают эффективность действия «иммунологического надзора», являющегося фундаментом современных представлений об иммунитете (Баранов, 1989; Ройт и др., 2000; Janeway et al., 2001 и др.). Хотя концепция, обосновывающая существование комплекса механизмов распознавания в организме «своего» и «чужого», хорошо укладывается в инфекционную парадигму иммунологии, здесь также стали накапливаться противоречия. Во-первых, по мере бурного развития иммунологии выяснилось, что способность отличать «свое» от «чужого» не всегда приводит к отторжению последнего. Во-вторых, этот феномен присущ биологическим системам самых разных уровней и может считаться общебиологическим механизмом поддержания целостности этих биосистем.

Собственно и сам Ф. Бернет считал иммунологическое распознавание частью регуляторной системы, поддерживающей структурную и функциональную целостность организма (Бернет, 1964). Именно иммунная система рассматривалась им в качестве реального претендента на роль аппарата регуляции формообразования всего организма в целом (Шубинский, 1988). Утверждение П. Берча и Р. Барвелла о том, что защитная функция иммунной системы является вовсе не главной, а основная роль ее состоит в способности контролировать рост и развитие организма, процессы пролиферации и дифференциации (Burch, Burwell, 1965), в дальнейшем было подтверждено результатами многочисленных исследований. Вопреки укоренившимся представлениям многие иммунологи считают не только возможным, но и необходимым говорить о морфогенетической (Бабаева, 1985) и пластической (Petranji, 1983; Козлов, 1988) функциях иммунной системы. Суть, конечно, не в термине, а в том, что даже среди иммунологов в определении функциональной значимости иммунной системы акцент иногда смещается с инфекционной ее составляющей на формообразующую.

Присоединяясь к мнению Г.З. Шубинского, предложившего рассматривать живой организм как «систему, неотъемлемым агрегатом которой является специализированный механизм управления количе-

ственным содержанием составляющих эту биосистему структурных элементов» (Шубинский, 1988. С. 222), еще раз обращаю внимание на структурное сходство таких систем, кратко обозначаемое как «сеть», или «фрактальная сеть». Здесь уместно вспомнить идиотипическую (сетевую) теорию Н. Йерне (Jerne, 1974, 1984), которая, в отличие от предполагающей существование независимых конкурирующих клонов лимфоцитов клонально-селекционной теории, обосновывает наличие жестких связей между клонами, объединяющих их в единую сеть, внутри которой взаимодействие осуществляется путем распознавания не антигенов, а идиотипов. В отличие от традиционных представлений об иммунной системе (ее внешняя направленность), стратегия иммунной сети предполагает внутреннюю стимуляцию иммунитета, активацию системы благодаря аутораспознаванию (Coutinho et al., 1979). Иммунная сеть существует в условиях постоянного отбора в состав сети только определенной части новых клонов. При этом если численность лимфоцитов какого-либо клона становится высока, они сами подвергаются атаке иммунной сети. Важно и то, что сетевая регуляция иммунной системы, управляемая идиотипами, позволяет проводить тонкую настройку (подобно настройке струн музыкального инструмента), в зависимости от состояния ориентируя сеть на определенный структурный компонент (и «свой», и «чужой»), не вписывающийся в ее общую структуру.

Иммунная сеть формируется постепенно, по мере образования и накопления достаточного количества зрелых, функционально компетентных и способных к взаимодействию друг с другом клонов иммуноцитов, происходящего лишь к определенному этапу онтогенеза организма. Замыкание сети, образование жестких связей между ее элементами и формирование антигенно-структурного гомеостаза (Лозовой, Шергин, 1981) обеспечивается только тогда, когда количество клонов достигает величины 10^7 – 10^8 . В этой связи интересно предположение, что любая совокупность из 10^7 – 10^8 различных по структуре элементов какой-либо системы, «способных или предназначенных для взаимного узнавания» (Шубинский, 1988. С. 228) будет формировать равновесную стабильную сеть.

В процессе изучения путей и стадий формирования и стабилизации иммунной сети, а также различных аспектов ее организации

и функционирования ученые не могли не провести напрашивающиеся параллели с другими биосистемами и все чаще стали говорить о «популяционном» (Баранов, 1988) или «экосистемном» (Чайковский, 2017) принципе организации иммунной системы. Однако, помня о различии понятий «иммунная система» и «иммунитет», предлагается говорить об иммунном принципе организации надвидовых биосистем.

Подведем некоторые итоги.

Понятия «иммунитет» как системная реакция организма на нарушение, направленная на поддержание его целостности, и «иммунная система» как существующая у высокоорганизованных животных специализированная система блокировки чужеродного влияния не равнозначны. Иммунитет существует у всех живых организмов, а иммунная система позвоночных является лишь одним из звеньев тесно связанного с большинством систем органов нейрогуморально-иммунного функционального комплекса, ответственным за формирование иммунитета.

В основе существования иммунитета лежит принцип надзора, заключающегося в способности различать «свое» и «чужое», причем инициация иммунного ответа обусловлена в первую очередь реакциями распознавания «своего». Иммунологический надзор, происхождение которого связано с механизмами адгезии, осуществляется не только клетками иммунной системы, но и элементами многих других систем и органов организма.

Формирование иммунитета возможно только при наличии сигнальных сетей (обычно нескольких взаимодополняющих), обеспечивающих надежную коммуникацию как между всеми элементами иммунной системы, так и другими системами, участвующими в осуществлении иммунного надзора. Именно взаимный всеобщий контакт сетевых сигнальных молекул является основой сигнализации, путем которой в организме регулируются и иммунный ответ, и морфогенез. Разнообразие элементов таких сетей и их функциональная значимость совершенствовались по мере усложнения строения многоклеточных. Соответственно тип иммунитета зависит от строения биосистемы.

Любое воздействие на биосистему, включая стресс и даже изменение светового режима, вызывает общую, системную реакцию им-

мунитета, функция которого, таким образом, не только и не столько противоинфекционная, сколько морфорегуляторная. Поддержание структурной целостности организма, его фено- и генотипической индивидуальности осуществляется как путем устранения чужеродных агентов, так и путем регуляции численности (блокировка размножения одних популяций и интенсификации деления других) и пространственного перераспределения различных структурных элементов иммунной сети.

Сказанное выше относится к иммунитету в его начальном, узком смысле, как иммунитету организма. Правомочны ли мы говорить об иммунитете в широком смысле, как реакции на нарушение и поддержание целостности любой биосистемы? Не буду делать глобальных обобщений и ограничусь только тем типом биосистем, которые рассматриваются в данной книге.

Во-первых, и иммунная система, и таксоцен организованы по аналогичному структурному принципу – это диффузная, фрактально растущая флуктуирующая сеть взаимосвязанных элементов.

Во-вторых, в таксоцене существуют различного типа взаимодополняющие сигнальные сети, обеспечивающие надежную коммуникацию всех элементов (причем основой самой древней хемокоммуникации служит все та же адгезивная рецепция).

В-третьих, надежное функционирование и иммунной сети, и таксоцена обеспечивается действием комплекса механизмов распознавания «своего» и «чужого». Именно принцип «иммунного надзора», в той или иной форме характерный для любой целостной биосистемы, обуславливает формирование иммунитета.

В-четвертых, подобно тому как любое воздействие на организм сопровождается системным иммунным ответом, любое нарушение структурной целостности таксоцена запускает в действие комплекс механизмов авторегуляции. И иммунный, и экосистемный ответ начинается пуском разветвленных цепных реакций, а заканчивается возвращением системы в одно из ее инвариантных состояний.

Понятие иммунитета я в дальнейшем буду использовать при рассмотрении вопросов дезинтеграции, распада и формирования таксоценов.

5.1. Конкуренция и разделение экологических ниш

Понятия конкуренции и ниши, возникнув независимо, оказались неразрывно связаны, причем экологическая ниша употребляется преимущественно при обсуждении взаимоотношения видов, для которых хотя бы подозревается возможность конкуренции (Гиляров, 1978).

Термин «ниша» был введен Дж. Гриннелом (Grinnel, 1914) для обозначения самой мелкой единицы распространения вида, хотя чуть позже автор говорит уже об *associational niche* (Grinnell, 1917), относя понятие «ниша» к среде обитания, а не к видам или популяциям, что, скорее, соответствует «лицензии» Старобогатова–Левченко (Старобогатов, 1984; Левченко, 1984; Левченко, Старобогатов, 1990). Позднее в «Экологии животных» специальный раздел теме ниш посвятил Ч. Элтон (Elton, 1927), который, однако, под нишей понимал место, занимаемое определенным видом в сообществе и прежде всего в пищевых цепях. Ни Гриннелл, ни Элтон не давали специального определения понятию «экологическая ниша» и использовали это выражение просто как метафору. Вместо определения Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) для характеристики ниши предложил модель гипербьюма, n -мерного куба, на осях которого отложены экологические факторы. По каждому фактору у вида есть диапазон, в котором он может существовать (экологическая валентность). Если провести проекции от крайних точек диапазонов каждой оси факторов, мы получим n -мерную фигуру, где n – количество значимых для вида экологических факторов (главным из которых являются пищевые ресурсы). В рамках этой концепции ниша Гриннела может трактоваться как пространственная ниша, хотя по смыслу это ближе понятию местообитание, а ниша Элтона – как трофическая ниша. Долгое время ниша принималась в большинстве случаев именно в понимании Дж. Хат-

чинсона, и игнорировался тот факт, что при использовании концепции многомерного пространства для определения ниши последняя становится характеристикой вида в абстрактном пространстве (т. е. видоспецифичной) и поэтому даже постановка вопроса о возможности существования двух разных видов в одной нише становится бессмысленной.

Модель Хатчинсона, по-моему, в какой-то мере повторила историю с моделью Резерфорда, в которой для объяснения стабильности атома было принято, что электроны вращаются вокруг ядра подобно планетам вокруг солнца по таким траекториям и с такой скоростью, что сила притяжения их ядром компенсируется центробежной силой. «Планетарная модель атома, воспитавшая всю современную физику, с одной стороны, служила мощным стимулом для исследований в области теории микромира. С другой стороны, она тормозила все исследования, не вписывающиеся в планетарную парадигму» (Преображенский, 1999. С. 88). Даже после того, как стало ясно, что атома в «планетарном» понимании не существует, модель Резерфорда продолжала активно эксплуатироваться. Сыграв огромную роль для экологии, модель Хатчинсона на определенном этапе начала тормозить ее развитие, так как использование понятия многомерной экологической ниши, скорее, конъюнктурно упрощает задачи исследователей, нежели реально способно объяснить протекающие в биосистемах процессы, а вероятность того, что оно послужит причиной новых недоразумений и ошибочных заключений очень высока. Попытки компромисса, например, определение экологической ниши как места, занимаемого видом в биоценозе, включающего комплекс его биоценологических связей и требований к факторам среды (Pocheville, 2015), ситуацию не меняют. Но было бы непозволительно отказываться от понятия «ниша» полностью. Так, в рамках теории конструирования ниш ТКН (Olding-Smee, 1988; Olding-Smee et al., 2013; Laland et al., 2016; Albuquerque et al., 2019), где ниша рассматривается близко к представлениям Левченко–Старобогатова, концепция ниши вполне имеет право на существование. Кроме того, возвращаясь к истокам, по-прежнему вполне продуктивно использование понятия ниши как трофическую или пространственную составляющие общего пространства ресурсов.

Однако еще до начала эпохи ниши Хатчинсона появилась книга Г.Ф. Гаузе «Борьба за существование» (Gauze, 1934), в которой он сформулировал положение, согласно которому два вида, занимающие одну нишу, не могут устойчиво сосуществовать. Именно с тех пор неопределенное понятие экологической ниши оказалось намертво связано с понятием конкуренции.

В биологии идея конкуренции, заимствованная из ранних теорем математической экологии, на протяжении многих лет развивалась в теоретических рамках. Недаром во всех учебниках и сводках по общей экологии рассмотрение вопроса о конкуренции начинается с математической модели Лотки–Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926), описавших явление конкуренции в виде дифференциальных уравнений, являющихся видоизменением известного логистического уравнения Ферхюльста–Пирла. Работы этих ученых «поставили изучение конкуренции на сравнительно прочную основу..., что сильно повлияло на развитие современной экологической теории... Эти уравнения повлекли за собой разработку других очень полезных понятий (коэффициент конкуренции, матрица сообществ, диффузная конкуренция), которые концептуально от них зависят» (Пианка, 1981. С. 195).

Как это часто случается, нечетко определенный изначально термин «конкуренция» оброс определениями (по подсчетам А. Мильна (Milne, 1962), их только основных насчитывается более 20), но в настоящее время используется без оглядки на эти определения, как будто его значение совершенно понятно. Став в биологии «термином свободного пользования», он послужил источником нескончаемых и часто бесплодных дискуссий.

Нужно признать, что до тех пор, пока конкуренция рассматривалась на индивидуальном уровне, т. е. между организмами (как внутривидовая), особых разногласий не существовало. Большинство исследователей удовлетворяло и положение «конкуренции» в системе типов взаимоотношений, классифицированных не по механизмам, а по результатам (Одум, 1975), где конкуренции отводилось конкретное место и взаимоотношения этого типа оценивались как (–; –).

Путаница началась после перенесения понятия из области индивидуальных процессов в популяционные. Как отмечал М. Уильямсон (1975), конкуренция всегда определялась в терминах индивидуаль-

ных взаимодействий, но группа таких определений не может удовлетворить эколога-популяциониста. В литературе стал закрепляться еще более неопределенный термин «межвидовая конкуренция». Далее началось его закономерное дробление и вскоре в литературе фигурировало уже шесть типов межвидовой конкуренции (Schoener, 1983). Заметим, что все эти типы относятся к парным межпопуляционным взаимодействиям, что удобно для упрощенных теоретических и математических моделей, но зачастую оказывается малоприменимым для анализа особенностей функционирования реальных многовидовых сообществ. Не решила проблему и «диффузная» конкуренция, так как изначально не определялось, что имеется в виду – общая сумма всех возможных парных взаимодействий, общее совместное воздействие или системный эффект их множеств (Шенброт, 1986). Эти термины, однако, прижились, поскольку оказались очень удобными, так как уже как бы сами по себе они раскрывали весь конгломерат процессов и явлений, протекающих в сообществах.

Таким образом, возникнув на основе математической модели Лотки–Вольтерры, при поддержке экспериментальных работ Г.Ф. Гаузе и эмпирических обобщений Д. Лэка и Дж. Хатчинсона, родилась концепция «конкурентного сообщества», которая, в свою очередь, после работ Р. МакАртура и его последователей надолго закрепилась в экологии в качестве парадигмы. Суть ее проста: необходимой предпосылкой для длительного сосуществования близких видов является эффективный раздел экологических ниш, и основным типом взаимодействий в системе этих видов является межвидовая конкуренция. Другими словами, при симпатрическом обитании конкуренция создает давление отбора, благоприятствующее тем изменениям в популяциях, которые направлены на ее устранение, что ведет к взаимному (одностороннему) сдвигу экологических ниш.

Теория межвидовой конкуренции, как это и бывает в рамках господствующих парадигм, часто вела к односторонним объяснениям выявляемых закономерностей и игнорированию «неудобных» фактов, что не могло не привести к кризису. По мере накопления данных, не согласующихся с предсказаниями теории конкуренции, разгорелась полемика, в результате которой «под сомнение были поставлены сами логические предпосылки и методы традиционных исследований»

(Роговин, 1999. С. 396). Наметилась явная тенденция постепенного разочарования в универсальности понятия (Иваницкий, 1986; Азовский, 1990 и др.). Это особенно проявилось при более тщательных исследованиях по экологии близкородственных видов. Напомним (раздел 1.2.), что «сообществом» часто обозначалась любая совокупность видов, без учета статуса этой группировки, тогда как в гильдиях, таксоценах или между видами одного трофического уровня взаимоотношения строятся по-разному. Так вот, гипотеза о том, что совместно обитающие близкородственные виды должны иметь разобщенные экологические ниши в силу большей конкуренции между ними, не нашла подтверждения при изучении самых разных групп животных, например, по фитопланктону (Lewis, 1977), инфузориям (Азовский, 1990), муравьям (Simberloff, 1970), ящерицам (Pianka, 1973), птицам (Terborgh, Weske, 1969), млекопитающим (Шенброт, 1982). Детали дискуссии между теми исследователями, которые отстаивали точку зрения о том, что именно конкуренция служит главным фактором структурирования сообществ, и теми, кто считал роль конкуренции чрезмерно преувеличенной, можно найти в многочисленных обзорах (Lewin, 1983; Шенброт, 1986; Роговин, 1986, 1999 и др.). Но кроме основанных на концепции ниши экологических «доказательств» определяющей роли конкуренции в структурировании сообществ вторым фундаментальным камнем, на котором базировалась эта теория, являлся свод морфологических правил сосуществования.

5.2. Морфологические правила сосуществования

При обсуждении допустимых пределов сходства сосуществующих близкородственных видов экологический и морфологический аспекты очень тесно связаны. Предположение о существовании непосредственной взаимосвязи между морфологическим сходством видов и их экологической близостью позволило Дж. Хатчинсону (Hutchinson, 1959) сформулировать правило, согласно которому совместно обитающие виды, занимающие сходное положение в трофических цепях, должны различаться размерами тела или трофического

аппарата в среднем не менее чем в 1,28 раза. Эмпирическая постоянная Хатчинсона (Santa Rosalia ratio, SR) была почти единодушно принята многими исследователями, поскольку если априорно принимать конкуренцию как фактор структурирования сообществ, то рассуждения выстраиваются чисто метафизически: коль скоро разобшение ниш доказывает конкуренцию, должна существовать упорядоченность распределения по размерам входящих в сообщество видов (Wiens, 1977).

Несмотря на неоднозначность и противоречивость получаемых результатов многочисленных исследований, на разных группах животных неоднократно подтверждался факт расхождения сосуществующих видов по размерам с соотношением, близким к предсказанному Дж. Хатчинсоном. При этом нельзя недооценивать тенденцию, которую подметил К.А. Роговин в своем детальном обзоре рассматриваемой проблемы: «в контексте широко принятой парадигмы о том, что разобщенность экологических ниш является непрямым следствием конкуренции, морфологический материал мог быть легко организован таким образом, что начинает свидетельствовать в пользу господствующей гипотезы» (Роговин, 1986. С. 114). Добавим, что факты, когда структурированность сообществ на морфологическом материале не выявлялась, просто не фигурировали в литературе (Simberloff, Boeklen, 1981).

Рассмотрим применимость правила Хатчинсона на примерах некоторых таксоценов.

Большая часть исследований по проблеме лимитирующего сходства на птицах оценивалось по сравнению длины клювов близкородственных видов. Так, соотношение длины клювов у принадлежащих к одному роду совместно обитающих видов было проверено у представителей 46 семейств умеренных и тропических областей (Джиллер, 1988; Роговин, 1986). И хотя, по утверждению П. Джиллера, правило Хатчинсона «в среднем» выполнялось, его использование в исследованиях многовидовых сообществ им же подвергалось критике (Джиллер, 1988) из-за большого количества исключений: в приводимых самим П. Джиллером примерах по соотношениям длины клювов у тропических птиц они были значительно меньше (от 1 до 1,15) предсказанных Дж. Хатчинсоном.

Популярным объектом изучения феномена «дифференциации экологических ниш» стали совместно гнездящиеся синицы рода *Parus* (Atalato, 1982; Боголюбов, 1986; Lens, Dhondt, 1989; Morse, 1978; Шемякина и др., 2007; Atienzar et al., 2012). Преимущественно исследования касались экологических аспектов, но недавно специальную проверку на соответствие правилу Хатчинсона размерных характеристик пяти видов в таксоцено синиц в лесостепном Зауралье провел А.В. Гилев с коллегами (Гилев и др., 2020).

Хотя авторы утверждают, что изученное ими «сообщество синиц оказывается четко дифференцированным по размерно-весовым характеристикам, и эта дифференциация в принципе соответствует правилу Хатчинсона, несмотря на несколько меньшие значения индексов» (Гилев и др., 2020. С. 239), анализ их данных свидетельствует об обратном. У соседних пар видов соотношение средней длины крыла составляет всего 1,05–1,11, а соотношение массы – 1,15–1,41 (при 2 по правилу Хатчинсона).

Таблица 2

Отношение длины крыла и массы тела у ближайших по размеру видов синиц (по Гилев и др., 2020)

Пары видов	Длина крыла			Масса тела	
	2013 г.	2014 г.	2016 г.	2013 г.	2016 г.
Пухляк/московка	1,05	1,07	1,05	1,15	1,25
Лазоревка/пухляк	1,07	1,06	1,06	1,07	1,02
Князек/лазоревка	1,02	1,03	1,02	1,12	1,16
Князек/пухляк	1,09	1,08	1,08	1,20	1,18
Большая синица/князек	1,10	1,11	1,11	1,40	1,41

Кстати, одновременное рассмотрение массы и длины крыла (табл. 2; рис. 6), да еще без деления разных видов синиц по полу, давшее авторам основание заключить, что «перекрывание размерных характеристик у изученных видов синиц незначительно» (Гилев и др., 2020. С. 238), вряд ли вообще корректно для решения поставленной в статье задачи. На что стоит обратить внимание, так это на обнаруженную авторами закономерность: у синиц расхождение признаков увеличивается по мере увеличения их размеров. Так, различия между московкой и пухляком составляют 1,05–1,07 по длине крыла и 1,15–

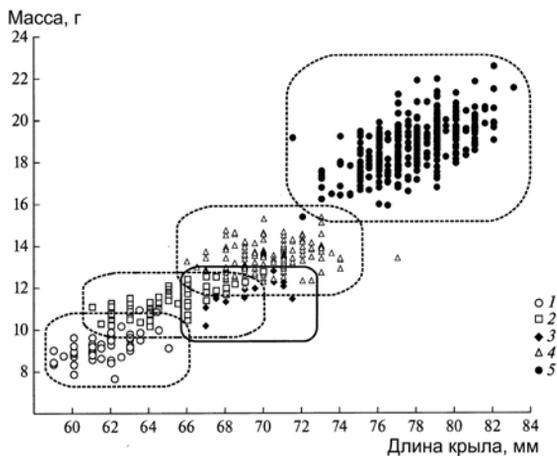


Рис. 6. Размерно-весовая структура сообщества синиц по данным 2013, 2014 и 2016 гг.: 1 – московка, 2 – пухляк, 3 – лазоревка, 4 – князек, 5 – большая синица. Сплошной линией выделена область лазоревки (по Гилев и др., 2020)

1,25 по массе, а между князьком и большой синицей уже 1,10–1,11 по длине крыла и 1,40–1,41 по массе.

Таким образом, если не считать лазоревку, которая словами самих авторов исследования совершенно «не вписывается в обнаруженную закономерность», поскольку «по размерно-весовым характеристикам размещается не между соседними видами (пухляк и князек), а немного сбоку от них» (Гилев и др., 2020. С. 239), то по приведенным в статье данным можно говорить не более чем о существовании некоторого размерного ранжирования видов.

Аналогичная картина наблюдается и при анализе таксоценов землероек.

Целесообразность анализа с этих позиций принципов, лежащих в основе сосуществования землероек, обусловлена морфологическим и экологическим единообразием представителей этой группы, для которых именно в размерах тела заключается наиболее выраженное внешнее отличие между видами. При отсутствии доказательств существования конкуренции между симпатрическими видами землероек в реальных сообществах именно морфологический материал использу-

ется для обоснования существования межвидовой конкуренции между ними в природе.

Что касается абсолютных значений показателя Хатчинсона по длине тела, то они оказываются значительно ниже предсказанных автором индекса. Так, для семи постоянных видов лесных таксоценов Приморья среднее отношение L (длина тела) соседних видов было равно 1,12 и не превышало пороговую величину 1,1 для пар *S. unguiculatus* – *S. isodon* (1,04), *S. caecutiens* – *S. gracillimus* (1,07) и *S. gracillimus* – *S. minutissimus* (1,05). Еще меньшее среднее отношение рассматриваемого показателя выявлено при сравнении видов лесостепных таксоценов. Интересно, что соотношение SR по длине тела оказалось значительно выше при сравнении сеголеток и перезимовавших особей одного вида: 1,24 для *S. caecutiens* и *C. lasiura*, 1,18 для *S. unguiculatus* и 1,14 для *S. isodon*.

Для анализа мною были взяты еще два показателя, отражающих морфометрию ротового аппарата – длина верхнего ряда зубов и рычаг нижней челюсти, поскольку по этим параметрам большинство видов не дает статистически достоверных различий между молодыми и взрослыми особями. Однако и здесь наблюдалась ситуация, аналогичная описанной выше. Величина индекса Хатчинсона для соседних по размерам видов колебалась от 1,0 до 1,19, причем максимальных значений достигала для пар видов, которые не обитают совместно (например, *S. tundrensis* – *S. gracillimus*), тогда как сосуществующие в реальных таксоценах виды стойко демонстрировали сходство (табл. 3).

В результате исследований по возможности применения константы Хатчинсона для оценки предела минимального сходства между сосуществующими видами бурозубок, В.Е. Сергеев показал, что рассматриваемое правило противоречит результатам многолетних исследований в таксоценах Западной Сибири (Сергеев, Ильяшенко, 1991; Сергеев, 2003). Так, для пары *S. araneus* – *S. isodon* SR индекс был равен 1,01 по размерам длины тела и 1,05 по длине зубного ряда верхней челюсти. В.Е. Сергеев пришел к выводу, что «уровень лимитирующего сходства, определяемый «эмпирической постоянной» Хатчинсона не применим для синэкологических ситуаций, складывающихся в сообществах бурозубок» (Сергеев, 2003. С. 22).

Отношения размеров ротового аппарата землероек из таксонов юга Дальнего Востока России

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Зубной ряд верхней челюсти										
1		1,13	1,17	1,17	1,30	1,34	1,31	1,55	1,80	1,08
2	1,08		1,03	1,03	1,15	1,18	1,15	1,36	1,59	1,05
3	1,15	1,07		1,0	1,12	1,15	1,12	1,33	1,55	1,08
4	1,12	1,04	1,02		1,11	1,15	1,12	1,32	1,54	1,08
5	1,25	1,15	1,08	1,11		1,02	1,0	1,19	1,38	1,21
6	1,34	1,24	1,16	1,19	1,07		1,02	1,15	1,34	1,24
7	1,27	1,18	1,1	1,13	1,02	1,05		1,18	1,38	1,21
8	1,51	1,40	1,31	1,35	1,21	1,13	1,19		1,16	1,43
9	1,74	1,62	1,51	1,56	1,40	1,31	1,37	1,16		1,67
10	1,06	1,02	1,09	1,06	1,18	1,26	1,20	1,43	1,65	
Рычаг нижней челюсти										

1 – *S. mirabilis*, 2 – *S. unguiculatus*, 3 – *S. isodon*, 4 – *S. roboratus*, 5 – *S. daphaenodon*, 6 – *S. caecutiens*, 7 – *S. tundrensis*, 8 – *S. gracillimus*, 9 – *S. minutissimus*, 10 – *C. lasiura*

Проанализировав с рассматриваемых позиций морфологические показатели нескольких видов землероек, Е.А. Шварц с соавторами (Шварц, Демин, 1986; Шварц и др., 1992) отметили, что универсального отношения, позволяющего определить возможность сосуществования близкородственных видов, не существует вне зависимости от особенностей потребления пищевых объектов. Этот вывод основывался на логичном заключении, что если и есть расхождение совместно обитающих близких видов по размерам кормодобывающего аппарата, то оно может быть обнаружено только для животных, заглатывающих пищу целиком. Далее предлагалось для крупных видов сравнивать параметры, связанные с жевательной мускулатурой (например, размеры симфиза), а для мелких – абсолютные размеры ротового аппарата. Даже если согласиться с тем, что средняя и крошечная бурозубки целиком заглатывают жертв (что не совсем верно), то не ясна цель такого разделения составляющих единый таксон видов. Принимая во внимание, что на вопрос «Существуют ли реальные «правила» организации сообществ?» Е.А. Шварцем дается одно-

значный ответ: «организация структуры населения мелких млекопитающих... хорошо соответствует «принципу конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе и уточненному нами правилу размерных отношений Хатчинсона» (Шварц и др., 1992. С. 115), создается впечатление, что поиск значений индекса Хатчинсона, близких предсказанным, являлся самоцелью, и здесь, наверное, уместно вспомнить цитированные выше замечания К.А. Роговина.

Гораздо интереснее выявленная исследованиями Е.А.Шварца с коллегами закономерность, что наибольшие значения индекса Хатчинсона выявляются при сравнении видов, относящихся к одной фаунале (Шварц и др., 1992). Наши данные (табл. 3) подтверждают эту закономерность, и, вероятно, индекс Хатчинсона может служить косвенным способом проверки принадлежности вида к той или иной фауногенетической группировке.

Наши исследования по данному вопросу и анализ литературных материалов приводят к выводу о том, что, несмотря на существование определенного размерного ранжирования видов в пределах одного таксоцена землероек, различия в размерах тела, черепных показателей и кормодобывающего аппарата разных видов не могут служить доказательством «смещения признаков» как отражения «факта» разделения трофических ресурсов и не могут являться основой для объяснения причин сосуществования этих видов в конкретных таксоценах. Наиболее соответствуют правилу Хатчинсона группы видов, связанных фауногенетическим родством, т. е. относящихся к одной фаунале, и, напротив, сосуществующие виды из разных фауногенетических комплексов часто демонстрируют «запрещенные» с позиций SR индекса отношения морфологических показателей. Этот факт позволяет высказать предположение, что индекс Хатчинсона косвенно отражает какой-то глобальный закон соотношения частей и целого и может оказаться полезным при сравнительном анализе крупных видовых совокупностей типа фаунул и фаун или, например, при построении комбинативных решеток признаков (Мейен, 1978, 1988; Чайковский, 1990). Экологическая же трактовка этого принципа сомнительна, и для анализа особенностей использования ресурсов среды разными видами животных в таксоценах применять ее некорректно. При этом факт размерного ранжирования близкородственных видов

в сообществе отрицать нельзя, и пока он не будет объяснен, попытки «привязать» его к правилу Хатчинсона будут продолжаться. Именно поэтому позволю продолжить начатую тему и немного задержусь на цифре 1,28.

Индекс с этим значением фигурировал и в других исследованиях. Широко известен коэффициент различия CD, представляющий собой отношение разности средних к сумме средних квадратичных отклонений выборки, предложенный Э. Майром для диагностики подвидовых различий. Популяция признается самостоятельным подвидом, если 75% составляющих ее особей отличаются от всех (97%) особей ранее выделенного подвида. При этом CD приблизительно равен 1,28 (Майр, 1971).

На основе изучения соотношения размеров особи между линьками у членистоногих также было выведено несколько «эмпирических законов», наиболее известным из которых является закон Пржибрама–Мегасара, гласящий, что масса от линьки к линьке удваивается, а линейные размеры увеличиваются в течение линьки в геометрической прогрессии со значением, приблизительно равным 1,26 (Przibram, Megusar, 1912).

Согласно правилу Дайара (Dyar, 1890), разные возрастные стадии личинок насекомых отличаются друг от друга по величине в 1,3 раза. Этому же соотношению подчиняются последовательности возрастных групп хвостатых амфибий (Ердаков, Чернышева, 2013) и других групп животных.

При проверке приведенных выше и ряда аналогичных закономерностей более детальные исследования свидетельствовали, что: а) количество отклонений от правила превышает ту допустимую норму, когда исключения еще его подтверждают; б) для ряда групп эти правила оказываются неприемлемы; в) нельзя полностью отрицать реальность существования ранжирования с каким-то, хотя и изменчивым, коэффициентом.

Признание системного единства мира с необходимостью приводит к выводу о наличии единых законов, управляющих процессами возникновения и сохранения упорядоченных структур в пространстве и времени, и о существовании пропорциональных взаимоотношений между элементами, подчиняющихся единым числовым инвариантам

(Жирмунский, Кузьмин, 1990). Это утверждение восходит к интуитивному пифагорейскому тезису о том, что объединяющим началом всех вещей служат числовые отношения, которые выражают гармонию и порядок природы (Клайн, 1984). Вряд ли кто-то сомневается, что мировые константы действительно существуют и одни явления связаны с другими определенными количественными пропорциями. Наличие таких пропорций, связанных, вероятно, с еще недостаточно изученными законами синхронизации (Путилов, 1987), оформлено в современной науке в виде общей теории симметрии, основной постулат которой гласит, что все в мире соизмеримо и соразмеримо (Преображенский, 2010).

Многочисленные эксперименты и измерения снабдили человечество огромными наборами числовых коэффициентов и зависимостей эмпирического характера. На основании этих зависимостей строились самые разнообразные теории. В биологии неоднократно предпринимались попытки выявления неэмпирических инвариантов, т. е. неких аксиоматически введенных величин, совпадающих с эмпирическими значениями. Нетрудно догадаться, что это должно было быть связано с упомянутыми выше всеобщими константами, отражающими отношения части и целого, например знаменитым «золотым сечением».

В общем виде суть золотой пропорции определяется так: меньшая часть относится к большей, как большая ко всему целому или целое относится к своей части также, как последняя к наименьшей части. Геометрическая интерпретация золотого сечения такова: единичный отрезок делится на две части таким образом, что его большая часть является средней пропорциональной между всем отрезком и меньшей его частью: $1/x = x/(1-x)$, откуда $x = (\sqrt{5}-1)/2 \approx 0,62$. Значение x можно выразить дробями $2/3$, $3/5$, $5/8$, $8/13$ и т. д., где 2, 3, 5, 8, 13 и т. д. – числа Фибоначчи. В процентном округлённом значении золотое сечение – это деление какой-либо величины в отношении 62% и 38%. Данная интерпретация отражает наиболее распространенное математическое определение гармонии. Считается, что пропорция между элементами системы, соответствующая золотому сечению, позволяет обеспечивать структурную устойчивость системы при минимуме затрат на их поддержание (Прангишвили, Иванус, 2004).

В биологии золотая пропорция выявляется повсюду, начиная с вирусов и кончая организмом человека, а ряд Фибоначчи характеризует структурную организацию многих живых систем от винтового листорасположения на ветке до двойной спирали ДНК. Согласно Р. Джину морфометрия более 80% видов высших растений точно соответствует эмпирическому инварианту $u_i + 1/u_i$, где u_i – число Фибоначчи, генерируемое формулой $u_i = u_{i-2} + u_{i-1}$; $u_1 = 1$; $u_2 = 1$ (Jean, 1994). К сходным выводам и результатам пришел Э.А. Петров (1997), сравнивавший морфометрические инварианты растений, насекомых и позвоночных животных. Любой биолог легко найдет публикации о применимости золотого сечения в его области исследований. И очень часто в этих работах появляется все то же число 1,3. С.В. Петухов (1981), например, указывает, что в морфометрии многих видов позвоночных известен эмпирический инвариант, представляющий двойное отношение трех длин скелетных костей ($x+y/y : x+y+z/y+z = b$, где x – длина бедра, y – длина голени, z – длина ступни, b – постоянная, равная $a^2/2$, где a – золотое сечение $(1+\sqrt{5}/2)$). Легко посчитать, что эта постоянная равна 1,3.

Универсальность этого числа подтверждается и тем, что примерно с таким же коэффициентом ранжированы составляющие функциональные группы небиологических объектов. Я далек от мысли использовать аналогии в качестве аргумента или тем более доказательства, но уместная аналогия часто заставляет по-новому взглянуть на явление, и я не могу отказать себе в удовольствии в контексте обсуждаемого вопроса вспомнить пример с гитарными струнами.

Одним из элементов системы «шестиструнная гитара» является подсистема ее струн, основная функция которых – служить источником звуковых колебаний. Частота колебаний каждой струны обратно пропорциональна ее длине, диаметру и квадратному корню из плотности материала. Длина всех струн равна и зависит от других элементов системы (например, длины грифа). Среднее отношение диаметров первых трех струн примерно равно 1,28, трех последних – 1,29, а третья и четвертая струны из-за разницы в материале изготовления имеют примерно равный диаметр. Из-за «морфологических» различий каждая струна имеет неперекрывающуюся с другими область в 0,8 (0,4 + 0,4) октавы. Звуковые колебания каждой струны, накладываясь,

дают цельное звучание аккордов, что предполагает синхронизацию частот их колебаний. Поскольку эта частота прямо пропорциональна квадратному корню из силы натяжения, синхронизация достигается усилением/ослаблением этого натяжения. Легко просчитать все необходимые параметры соответствия с помощью так называемого дифференциального уравнения струны (кстати, первого уравнения математической физики), учитывающего не только основные морфологические характеристики, но и действующие на струну внешние силы (Струны..., 1956). При исполнении музыкального произведения требуются все струны, хотя в разные периоды задействованы они по-разному. Удаление/добавление одной струны требует нового варианта синхронизации звучания, осуществляемой путем сопряженной перестройки всех струн. В этом примере задействовано большинство принципов организации и функционирования систем, состоящих из эквивалентных элементов. Понятно, что внешнее подобие не означает внутреннего сходства, но никто не запрещает задать простой вопрос: можно ли говорить здесь о «смещении» признаков и существовании между струнами конкуренции?

В большинстве случаев обсуждение фактов соответствия законам золотого сечения касается морфологических особенностей сравниваемых объектов. А имеет ли это экологическое применение?

Вспомним видовые соотношения, выявленные при изучении лесных таксоценов землероек Приморья. В местообитаниях широколиственно-кедровых лесов пропорция доминанта и остальных видов составила 66,7:33,3, а в целом (5:2:1) по рассматриваемому таксоценозу землероек доля доминанта оказалась равной 0,62! В других местообитаниях и в разные годы доля доминанта была выше, но ведь сама пропорция является неким эталонным значением, матрицей, отклонения от которой у биологических объектов могут быть значимыми, особенно при использовании для анализа выборок, полученных с помощью кратковременных отловов.

5.3. Принцип кооперации

Термин «конкуренция» пришел к нам из латыни и, хотя переводится как «столкновение, сбегание», этимологически означает «движение вперед вместе». Истоки использования слова «конкуренция» в биологии следует искать в неадекватном толковании тезиса о единстве и борьбе противоположностей и, по мне, так и стоит оставить это понятие в сфере общественнознания. Я не призываю отказаться от понятия конкуренции в биологии вообще, но, на мой взгляд, следует ограничить его смысловую нагрузку либо взаимоотношениями между особями (вне зависимости от того, относятся они к одному или разным видам), последствия которых негативны для обоих соперников, либо рассматривать конкуренцию как составную часть антибиоза. Уверен, что «межвидовая конкуренция», являясь мнемонической конструкцией, существует только в нашей голове и структурирование таксоценов животных можно объяснить без привлечения ее в качестве организующего фактора.

Вопрос о замене идеи о межвидовой конкуренции в сообществах возникал неоднократно. Гипотеза Дж. Коннелла (Connell, 1975), предложившего рассматривать сообщество как случайное объединение популяций разных видов, не получила поддержки из-за слишком большого числа не разрешенных ею противоречий (Роговин, 1986). Следующим знаковым этапом можно считать появление работ П. Де Бура, показавшего, что 3/4 обсуждаемых в литературе случаев межвидовой конкуренции относятся к взаимодействиям симпатрических видов, принадлежащих одному роду, и именно такие виды обнаруживают повышенную совместную встречаемость. Он предложил применительно к близкородственным видам, которые обычно близки и экологически, говорить о «принципе сосуществования» (Voer, 1980, 1986). Смысл этого принципа относительно животных сформулирован В.В. Черных (1986) следующим образом: конкурентные отношения между родственными видами не несут антагонистического характера, служат выработке родоспецифичных адаптаций и, таким образом, в конечном счете, оборачиваются взаимопомощью, обеспечивая целостную реакцию.

Создание принципа кроме признания его необходимости подразумевает наполнение его содержанием. В этом смысле принцип сосуществования П. Де Бура так и остался декларативным заявлением, просто своего рода отрицанием принципа конкуренции. Отсутствие должного обоснования и некорректность использования в его названии термина «сосуществование» (которое свидетельствует лишь о факте совместной встречаемости) дало возможность ученым трактовать его очень вольно. Например, Е.А. Шварц сделал вывод, что «противоречие между «принципом конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе и «принципом сосуществования» П. Де Бура мнимое и существует лишь в воображении исследователей» (Шварц, 2004. С. 32). Вывод этот опирается на утверждение, что совместная встречаемость родственных видов – это зависящий от масштаба феномен, соответственно, и рассматриваемое противоречие основано на разных масштабах рассмотрения организации сообществ в экологическом пространстве (Шварц, Шефтель, 1990). «Близкородственные виды, расходясь по разным местообитаниям в рамках «ценотического ареала» данного биологического типа, одновременно сосуществуют в пространстве этого же ареала, все растительные сообщества которого могут рассматриваться в качестве одного местообитания» (Шварц и др., 1992. С. 115). Без сомнения, это справедливо, во-первых, при рассмотрении симпатрически обитающих видов, во-вторых, для искусственно выделяемых совокупностей типа «сообщества грызунов». Понятно, что зеленоядные представители рода *Microtus* и семяноядные полевки рода *Myodes*, совместно обитающие на территории, например какого-нибудь заповедника, придерживаются разных типов местообитаний. Но что, если мы рассматриваем группы синтопически обитающих близкородственных видов? В этом и состоит главное противоречие между сторонниками конкурентной и бесконкурентной концепции: одни рассматривали территориально привязанные многовидовые сообщества в произвольном их толковании, а другие – конкретные таксоцены. И вот тут никакого примирения между «принципами» Г.Ф. Гаузе и П. Де Бура быть не может.

Если понимать «принцип» Де Бура как вектор, показывающий направление дальнейших способов решения проблемы, то я не имею ничего против его предложения. Но мне представляется, что

все, связанное с конкуренцией, являлось долгое время учением столь значительного охвата, что она утвердилась в качестве объясняющей все причины, а сообщество в рамках этой парадигмы превратилось в склад, где виды аккуратно разместились на стеллажах по ячейкам (экологическим нишам). Концепция по этимологическому смыслу ближе к «зачатию» идеи, формированию изначального смыслового содержания главных идей (Преображенский, 2010). Это комплекс связанных между собой взглядов на что-либо, способ понимания и трактовки явлений. Соответственно, концепция межвидовой конкуренции должна быть заменена сопоставимой по значимости концепцией, своего рода «кодексом, направляющим весь ход исследований и толкования результатов» (Гурвич, 1991. С. 23), который может эволюционировать и может быть в дальнейшем даже изменен.

Не смогла заменить концепцию конкуренции выдвинутая С. Хаббеллом (Hubbell, 2001) теория нейтральности, явившаяся, по сути, экологической адаптацией нейтральной теории молекулярной эволюции М. Кимуры (Kimura, 1968). Основной принцип нейтрализма состоит в том, что виды могут сосуществовать, если в расчете на одну особь имеют примерно равные вероятности рождения, гибели, миграции и видообразования (Hubbell, 2001). Благодаря сходству удельных характеристик входящие в одно сообщество виды являются экологически идентичными, т. е. особи имеют близкие физиологические и демографические показатели (вероятности заселить свободные местообитания, размножиться, погибнуть и др.), а следовательно, нет необходимости в расхождении видов по разным экологическим нишам и потенциальные конкуренты могут обитать совместно. Другими словами, виды могут занимать доступную нишу, а итоговый выбор ниши – вопрос случая, причем ниши исчезнувших видов занимают схожими существующими, иммигрирующими или новыми видами.

Несмотря на активную поддержку теории нейтрализма рядом исследователей (Volkov et al., 2003, 2007; Alonso et al., 2006; Rosindell et al., 2010, 2011), она сразу послужила и объектом новых споров (McGill, 2003; Ricklefs, 2003; Dornelas et al., 2006; Clark, 2009 и др.). Не вдаваясь в детали полемики, подробности которой разобраны рядом авторов (Гиляров, 2007, 2010; Гелашвили и др., 2013), хочу только отметить, что в связи с лежащим в основе теории нейтрализ-

ма предположением о том, что многие экологически близкие виды, конкурирующие за общие ресурсы, могут долго сосуществовать благодаря тому, что занимают фактически одну, а не разные ниши, вновь обострилась дискуссия по проблемам нишевой организации. Но попытки примирения «нишевой» и «нейтралистской» концепций, как и следовало ожидать, успехом не увенчались (Gewin, 2006; Gravel et al., 2006; Adler et al., 2007). При всей увлекательности развернувшейся дискуссии между сторонниками двух принципиально разных подходов к пониманию механизмов сосуществования видов создается впечатление, что это все тот же старый спор о конкуренции, только сражение идет под другими флагами. В этом отношении нельзя не согласиться с А.И. Гиляровым (2010), подчеркнувшим, что сторонники «нейтралистской» концепции, не отрицая «нишевой» механизм, пытаются фактически опровергнуть принцип конкурентного исключения Г.Ф. Гаузе, запрещающий неопределенно долго сосуществовать конкурирующим видам.

К сожалению, мы не очень-то задумываемся о корректности использования определений. Так, принцип конкурентного исключения называют и правилом Гаузе и даже законом Гаузе, хотя на самом деле это постулат, т. е. положение (суждение), принимаемое за истину в силу очевидности и поэтому играющее в какой-либо научной теории роль аксиомы. Именно на утверждение Г.Ф. Гаузе опиралась в своей основе теория конкуренции, но когда стало понятно, что выведенное на основе установленных в крайне ограниченных экспериментальных условиях опытов, оно непригодно для объяснения протекающих в надорганизменных биосистемах процессов, встал вопрос и о его замене. Мне кажется, здесь не надо придумывать ничего нового. Природа оперирует минимальным количеством приемов, и нужно просто во всем многообразии уже выявленных наукой закономерностей попытаться выявить общее и существенное.

В самых разных областях не только науки (особенно холистически ориентированных исследованиях), но и знаний вообще так или иначе проявляется феномен дополнения. В биологии наиболее известно понятие комплементарности, под которой понимается пространственная взаимодополняемость взаимодействующих молекул, приводящая к образованию между ними определенных связей. Одна-

ко в молекулярной биологии это явление сводится к пространственному «совпадению» поверхностей молекул, когда выступающая группа одной поверхности соответствует полости на другой. В широком смысле под комплементарностью можно, вероятно, понимать любую пространственную (чтобы не уходить от начального смысла термина) взаимодополняемость. Однако пространственная взаимодополняемость более сложных, чем молекулы, биосистем не может быть реализована, если у взаимодействующих элементов отсутствует совместимость.

Именно совместимость является важнейшим интегрирующим фактором для установления такой взаимосвязи между элементами, при котором их совокупность становится системой. В общем виде определение совместимости дано М.И. Сетровым (1971): это такое отношение элементов, при котором обнаруживается общность этих элементов по параметрам, обеспечивающим возможность их взаимодействия.

Поскольку вероятен такой вариант, когда может существовать определенная совместимость элементов, обеспечивающая их взаимодействие, но само это взаимодействие способно привести к распаду системы, необходимо учитывать и второй тип совместимости: соответствие свойств отдельных элементов свойствам системы в целом как условие сохранения именно данных свойств системы.

Взаимодополняемость элементов подразумевает: во-первых, их эквивалентность, но не тождественность; во-вторых, существование структурного или морфологического соответствия; в-третьих, наличие у элементов свойств, которые могут проявляться как функции сохранения их совокупности. В результате взаимодействия элементов, удовлетворяющих данным требованиям, должна быть реализована их комплементарность, на основе которой возможны структурное взаимопроникновение элементов и выработка механизмов регуляции, обеспечивающих надежное самосохранение всей системы.

Для любой надорганизменной системы всегда характерны эти три требования. Таксоцены, например, образованы различными видами популяциями, которые вполне сопоставимы (эквивалентны) по своей структурной сложности и обладают набором видовых различий. Подчеркну еще раз, что наличие комплекса видоспецифич-

ных различий является не результатом взаимодействия элементов в биосистеме, а предпосылкой для образования последней. Широкое перекрытие биологических потребностей землероек обусловлено идентичным для всех видов образом жизни в относительно сnivelированных условиях обитания (узкий слой листовой подстилки и верхних почвенных горизонтов) и единой функцией во всех типах биогеоценозов (изъятие определенной части почвенных беспозвоночных, малодоступных для других членов данного биогеоценоза).

Правило взаимодополняемости, которое нельзя путать с применяемым при описании сложных объектов принципом дополнительности Бора, можно сформулировать следующим образом: *элементы способны образовывать биосистему только тогда, когда являются эквивалентно структурированными, нетождественными системами, обладающими свойствами функциональной и комплементарной совместимости*. В соответствии с этим определением появляется основное правило таксоценов: *таксоцены образуются только из обладающих свойствами функциональной и комплементарной совместимости популяций близкородственных видов на основе их взаимодополняемости*.

Подчеркну еще раз, что правило взаимодополняемости является **условием** образования любой биосистемы из совокупности элементов, при котором между ними возникает взаимосвязь, более значительная по сравнению с внешними связями образующейся совокупности.

Начиная с древних философов неоднократно высказывалось мнение, что живые организмы характеризуются «влечением к единению» (это лишь одно из многочисленных названий явления, принадлежащее П. Тейяру де Шардену). В последнее время суть рассматриваемого феномена была отражена в концепции биосоциальности, под которой понималось фундаментальное свойство живых организмов, проявляющееся в их «активном стремлении» устанавливать и поддерживать разнообразные контакты друг с другом (Плюснин, 1990), причем термин начал быстро расширять сферу своего влияния. Очень скоро биосоциальность стала трактоваться как «имманентное свойство живой материи». Последовавший вскоре тезис В.В. Иваницкого (1984) о том, что биосоциальность не является исключительной осо-

бенностью живых систем, подчеркивавший, что в основе возникновения всех систем лежат силы взаимного притяжения, практически совпал с представлениями П. Тейяра де Шардена, считавшего, что влечение к единению присуще «в разной форме и степени всем формам, последовательно принимаемым организованной материей» (Тейяр де Шарден, 1987. С. 208).

Делая обзор представлений на эту тему, Ю.В. Чайковский убедительно свел все многообразие проявлений рассматриваемого феномена к понятию «сродство», используемому еще в середине XVIII века П.Л. де Мопертюи для объяснения самосборки частиц наследственности (Чайковский, 1990). Сам термин «сродство» (*affinity*) был заимствован из химии и означал то свойство системы, которое заставляет ее компоненты объединяться друг с другом для совместного существования.

Почти аксиомой системного мировоззрения стал тезис о том, что способность природных объектов вступать во взаимодействие и образовывать устойчивые системы, характеризующиеся возникающими в результате их взаимодействия в определенной системе связей эмерджентными свойствами, является фундаментальной особенностью любой материи. Но я хочу еще раз обратить внимание на то, что сродство для разных классов систем проявляется специфическим образом. Ю.В. Чайковский (1990) писал, что переход на новый уровень организованности знаменуется новой формой сродства частей к целому, и был, конечно, прав: как бы не старались доказать обратное, биологическое сродство не выводится из химического, да и в различных биосистемах формы сродства элементов вовсе не тождественны.

Биологическое поле надорганизменных систем мы рассматривали выше (глава 3). Но если говорить о системах вообще (любая техническая система или, например, уже упоминаемые гитарные струны), можно предположить, что для всех них характерно появление общего поля, имеющего различную физическую природу, но формирующегося в целостных системах по законам синхронизации колебательных процессов. В этом смысле под «сродством» следует понимать свойство материальных объектов вступать во взаимодействие с объектами, обладающими полем аналогичной природы, а «степень сродства» – это мера сходства полей.

Таким образом, феномен сродства не может быть оформлен в виде искомого принципа, подразумевающего выделение общего для всех унифицируемых явлений. На мой взгляд, для формулирования такого принципа наиболее подходит понятие «кооперация».

Понятие кооперации (от лат. *cooperatio* – сотрудничество) возникло в сфере социальных наук, но с легкой руки П.А. Кропоткина (1918), посчитавшего кооперацию фактором эволюции более могучим, чем борьба за существование (А-н, 1931), довольно быстро проникло в биологию. Наибольший вклад в развитие понимания кооперативных отношений в природе внес У. Гамильтон (Hamilton, 1964). Однако его предположение, известное также как концепция отбора сородичей (*kinselection*), сместило акцент в понимании кооперации, с одной стороны, в сторону индивидуальных отношений, с другой стороны, в область обсуждения проблемы альтруизма. При этом даже в рамках парадигмы Гамильтона, особенно в ее расширенной версии (Kennedy et al., 2018), объединившей теорию родственного отбора с концепцией биологического «хеджирования ставок» (Childs et al., 2010), можно предполагать, что и в случае межвидовых отношений для формирования устойчивых взаимодействий нужны весомые «инвестиции» партнеров (Резникова, 2003).

В широком смысле кооперация означает объединение индивидов и групп, действующих согласованно для достижения общих целей (Лопухов, 2013). Но это определение слишком «широко» и, даже если не обращать внимания на антропоморфное по сути целеполагание, для биолога оно перекрывается с понятиями «симбиоз» и «мутуализм». Понимание кооперации не может быть сведено к мутуализму, так как, во-первых, мутуализм – это тип парных межвидовых отношений между неравнозначными элементами, тогда как кооперация подразумевает систему взаимоотношений между несколькими тождественными элементами; во-вторых, мутуализм есть частный случай симбиоза, при котором присутствие вида-партнера становится обязательным условием существования, тогда как при кооперации объекты могут существовать как самостоятельно, так и в составе других коопераций. Кроме того, кооперация не только не отрицает, но, напротив, предполагает наличие противоречий между элементами, причем противоречия эти являются источником становления и развития био-

системы. Именно внутренние противоречия между качественно тождественными элементами приводят к их тесной взаимосвязи (Аверьянов, 1985). С одной стороны, противоречия между эквивалентно структурированными элементами обуславливают тенденцию к их пространственному расхождению. С другой стороны, под давлением влияния среды и условий существования как системообразующих факторов элементы оказываются во взаимодействии, обеспечивающем единство (Онопrienко, 2005). Таким образом, становление биосистемы есть противоречивое единство процессов дифференциации и интеграции, причем углубляющаяся дифференциация элементов соответственно усиливает и их интеграцию. Здесь правомерен вопрос: почему противоречия, о которых идет речь, нельзя считать конкуренцией? Потому что конкуренция как форма антибиоза, либо ведет к негативным последствиям для обоих конкурирующих элементов (прямая, или интерференционная), либо ухудшает условия существования одного из конкурентов (косвенная, или эксплуатационная), тогда как при кооперации правильнее говорить о модуле, когда не важно, какие отношения («+» или «-») при их многократных изменениях складываются между элементами в тот или иной момент функционирования, на выходе все равно получается «+».

Попытки «примирить» конкуренцию и кооперацию предпринимались неоднократно. Ж.И. Резникова, например, в рамках предложенной ею теории социального контроля писала, что «при условии перекрывания сигнальных полей разных видов, интерференция на индивидуальном уровне может создавать предпосылки для «сложения векторов» конкуренции и кооперации» (Резникова, 2003. С. 816). При ответе на ею же поставленный вопрос: «каким образом муравьи избегают конкурентных столкновений в условиях сосуществования видов с перекрывающимися экологическими нишами?» (Там же. С. 819) она и посчитала возможным использовать понятие «межвидовая кооперация». Однако при внимательном рассмотрении кооперация в многовидовых ассоциациях муравьев «является, по сути, результирующей реципрокного клептопаразитизма, при котором доминант поддерживает численность субдоминантов на уровне, позволяющем избежать истощения ресурсов» (Там же. С. 816). Признаем, что вряд ли такие отношения можно считать кооперацией. Я так

подробно цитирую эту работу, потому что в ней очень важен вывод о том, что любые формы кооперации в многовидовых комплексах животных возможны только при наличии механизмов, обеспечивающих способность к межвидовой идентификации, распознаванию сигналов и оценке численности экологически близких видов на основании частоты встреч с ними. А это не что иное, как условие формирования биологического поля многовидовой биосистемы, причем с учетом принципа сопряженности полей, о котором я писал выше.

О кооперации написано довольно много, но наиболее обоснованное и последовательное применение рассматриваемого термина было осуществлено Ю.И. Оноприенко (1990, 1998, 2005). Согласно его представлениям, «кооперация – это целостная совокупность природных объектов (систем), связанных определенными отношениями, обусловленными взаимодействием их структурных свойств со структурными свойствами внешней системы» (Оноприенко, 2005. С. 170), причем кооперация есть «сотрудничество равноправных членов» (Оноприенко, 1990. С. 88), т. е. в кооперацию вступают объекты, сопоставимые по уровню структурной сложности. Автор неоднократно делал акцент на том, что целостные природные системы могут рассматриваться как примеры коопераций: от атома химического элемента до общества. Заметим, что хотя Ю.И. Оноприенко писал о кооперации как о явлении, согласно которому «подавляющее большинство систем действительного мира обладает изначальной способностью вступать во взаимодействие друг с другом, формируя коллективные общности» (Оноприенко, 2005. С. 169), сам автор подчеркивал, что ввел термин «кооперация» для обозначения систем, о чем говорит и приведенное выше определение.

Мы же говорим о кооперации как факторе структурирования биосистем надорганизменного уровня (Nesterenko, Tiunov, 1997). Понимая, что принцип должен формулироваться таким образом, чтобы сохранялась возможность его модификации, *принципу кооперации* было дано (Нестеренко, 1999б) следующее определение: *любая биосистема для поддержания своей устойчивости в условиях изменения определенных параметров внешней среды предполагает процесс кооперирования с эквивалентными (обладающими одной формой средства) биосистемами и образывание на основе взаимодополняемо-*

сти целостной совокупности с едиными механизмами саморегуляции (самосохранения).

Следует подчеркнуть, что принцип кооперации, предполагающий отказ от идеи межвидовой конкуренции как фактора структурирования сообществ путем разделения ниш, не противоречит положениям нейтральной теории, касающимся сборки и формирования таксоценов. Экологически близкие в силу таксономической близкородственности виды, участвующие в формировании таксоцена и его дальнейшем функционировании, уже изначально обладают определенным набором различий (в терминах теории конкурентного сообщества имеют разные ниши). И хотя речь сейчас о таксоценах, а не сложных сообществах, следующий шаг – отказ от неразрывно связанной с конкуренцией идеи ниш, по-моему, только положительно скажется на дальнейшем развитии теории нейтральности.

Любое отрицание провоцирует вероятность «выплескивание ребенка из купели с грязной водой». Я имею в виду, что в эпоху господства идеи «конкурентного сообщества» доказательства существования конкуренции часто пытались получить косвенным путем, через выявление фактов разобщенности ниш сосуществующими видами. В ходе разработки концепции лимитирующего сходства появилось огромное количество исследований, направленных на поиск тех «осей», по которым близкородственные виды расходятся в общем пространстве ресурсов, причем в качестве его осей выбирались такие интегральные характеристики, как время, пространство и пища. В результате по многим группам животных мы имеем уникальный массив данных, позволяющих нам сравнить и оценить значимость тех различий, которые дают возможность комплементарно совместимым видам образовывать таксоцены. Рассмотрим этот вопрос на примере таксоценов нескольких групп животных.

5.4. Межвидовые различия в таксоценах разных групп животных

При изучении проблемы совместного обитания нескольких видов бурозубок в качестве компонентов, характеризующих их простран-

ственное расхождение, выбирались, во-первых, «вертикальное» распределение в толще верхней части почвы и, во-вторых, биотопическая приуроченность разных видов.

Опираясь на предположение Н. Михельсен (Michelsen, 1966) о том, что различные виды землероек при розыске кормов придерживаются определенных почвенных горизонтов, М.В. Охотина (1974) для лесных видов бурозубок Приморья предложила следующую схему. Два вида (*S. mirabilis* и *S. unguiculatus*) связаны с гумусовым слоем и горизонтом вымывания, пара видов (*S. gracillimus* и *S. minutissimus*) – с лесной подстилкой, а еще два вида (*S. caecutiens* и *S. isodon*) при поиске пищи придерживаются экотона лесной подстилки и гумусового горизонта. Эта достаточно красивая схема не получила, однако, серьезной поддержки. Во-первых, землеройки, являясь неспециализированными хищниками, в отличие от настоящих хищников не преследуют жертву, а схватывают ту, на которую натываются при передвижении. Во-вторых, все виды активно используют подземные коммуникации других животных (в Приморье, например, это обширная сеть ходов могов). В-третьих, гипотеза «вертикальной» дифференциации неприменима для большей части сообществ тех природных зон, где почвенные горизонты ниже слоя листовой подстилки малодоступны для бурозубок.

Однако исследования в этом направлении помогли выявить некоторые интересные закономерности. Опираясь на выводы своих коллег (Yoshino, Abe, 1984), С. Одачи поставил ряд хорошо продуманных экспериментов (Ohdachi, 1994, 1995, 1997), которые показали, что средняя и тонконосая бурозубки преимущественно активны на поверхности почвы, а когтистая бурозубка минирует более глубокие почвенные горизонты. В ходе моих совместных с С. Одачи опытов в Институте низких температур на Хоккайдо в 2000 г. (результаты которых, к сожалению, еще только готовятся к печати) мы установили, что когтистая бурозубка прорывает сложно устроенные ходы на глубину до 30 см. Особи этого вида подолгу остаются под землей, где и добывают дождевых червей, хотя съедают их преимущественно после вытаскивания на поверхность. Особи средней бурозубки иногда используют ходы, сделанные когтистой, но никогда не роют сами. Это согласуется с предположением о существовании у земле-

роек экоморфологических типов, или жизненных форм (Алеев, 1986; Сергеев, Ильяшенко, 1991; Сергеев, 2003), выделенных на основании комплекса признаков черепа, посткраниального скелета, экстерьерных показателей и экологических особенностей. Так, равнозубая и крупнозубая бурозубки отнесены к роющему типу, характеризующемуся темной окраской шерсти, клиновидной формой черепа с широким межглазничным промежутком и укороченной нижней челюстью. К этому же типу относится и когтистая бурозубка с ее огромными когтями. Выделены также пространственно-наземный тип (плоскочерепная и тундровая бурозубки), «щелевой» тип (малая и крошечная бурозубки) и универсальный тип (средняя и обыкновенная бурозубки). Можно поспорить о корректности отнесения вида к тому или иному типу, но вряд ли стоит отрицать саму идею существования связанных с происхождением морфоэкологических типов землероек. Именно принадлежность к определенному типу, вероятно, очень важна при формировании таксоценов и их становлении, о чем пойдет речь ниже.

Что касается биотопического распределения, то большинством исследователей также признается, что разные виды бурозубок в этом отношении различаются мало (Долгов, 1985). Такие понятия, как «предпочитаемые биотопы» и «верность местообитаниям» применительно к землеройкам очень условны и часто субъективны. Однако ряд специалистов все-таки считает, что «при количественном подходе выявляется тяготение отдельных видов к разным биотопам» (Шварц и др., 1992. С. 105). Это следует и из работы Б.И. Шефтеля (1990), проводившего исследование пространственного распределения землероек с использованием экологических шкал Раменского. Делается вывод, что все дело в разных масштабах рассмотрения организации сообществ в экологическом пространстве (Шварц, Шефтель, 1990) и в «локальных выборках (микроместообитаниях) совместная встречаемость родственных видов ниже, чем на уровне регионов и биотопов» (Шварц, 2004. С. 33). Результаты этих интересных исследований наглядно демонстрируют лишь существование (выявляемое статистически) биотопического предпочтения у разных по происхождению видов, исторически связанных с разными фауногенетическими группировками. С этим трудно не согласиться, и изучение особенностей пространственного распределения бурозубок в широколиственных

лесах Приморья по большей части подтверждает выводы Шефтеле–Шварца. Однако результаты вышеназванных исследований вовсе не доказывают тезис о биотопическом разобщении разных видов в результате конкуренции, что принимается априорно. Е.А. Шварц пишет: «Вопрос о том, в результате чего сформировалось несовпадение предпочитаемых экологически сходными видами стаций – в результате аутэкологических особенностей видов или как следствие конкуренции, не имеет принципиальной важности. Он сходен с проблемой первичности яйца или курицы, так как и собственно аутэкологические особенности видов могли сформироваться под влиянием конкуренции в прошлом» (Шварц и др., 1992. С. 114). Согласиться с этим трудно. Во-первых, необходимо отталкиваться от того, что составляющие таксоцен элементы – различные виды и, соответственно, определенные различия у них должны существовать изначально, а не являться следствием конкуренции. Наличие длинных когтей у *S. unguiculatus*, позволяющих ей минировать более глубокие почвенные слои, уже само собой говорит об экологическом отличии особей этого вида от других сочленов таксоцены, но предположение, что когти «удлинились» в результате конкуренции с *S. isodon*, просто абсурдно. Во-вторых, объяснение факта отсутствия конкуренции в настоящем ее обостренностью в прошлом (неконфликтность сосуществования как результат прошлого вытеснения) – это не аргумент, а уловка, суть которой выражена Гегелем как помещение причин в темную глубину веков для их большей наглядности.

При характеристике временной «ниши» у землероек обычно рассматривают активность особей разных видов, подразумевая, что эти данные можно экстраполировать на популяции и таким образом выявить десинхронизацию кормодобывающей активности разных видов. Долго считалось общепринятым, что землеройки по большей части являются ночными животными или, по крайней мере, более активны ночью, чем днем (Shillito, 1963; Buckner, 1964; Buchalczyk, 1972). Кроме того, сообщалось, что особи некоторых видов имеют два пика активности, совпадающих с сумеречным временем восхода и заката (Crowcroft, 1957; Jansky, Hanak, 1960). Более детальная проработка вопроса, основанная на результатах экспериментальных исследований (Охотина, 1974; Ohdachi, 1994), свидетельствовала о полимо-

дальном режиме активности особей большинства участвовавших в опытах видов землероек.

Начнем с того, что исключительно высокий уровень метаболизма землероек обуславливает их полифазную активность, выражающуюся в круглосуточном чередовании относительно коротких периодов бодрствования и сна. В связи с этим сколько-нибудь обоснованно говорить о расхождении видов данной группы млекопитающих по кормодобывающей активности проблематично изначально.

Тем не менее изучение лесных бурозубок Приморья привело М.В. Охотину (1974) к выводу о существовании различий ритмики активности у разных видов. Однако анализ приведенных в статье авторских материалов показывает, что отмеченные различия касаются преимущественно двух крайних по размерам видов – гигантской и крошечной бурозубок. При общей повышенной активности *S. minutissimus* (50,6% от времени суток) период их максимальной активности смещен на дневное время (60,1% суточной), в то время как у *S. mirabilis*, напротив, выявляется повышенная ночная активность (61,4%). Активность остальных видов достаточно сходна и колеблется при значительной индивидуальной изменчивости от 32,8% до 42,9% от времени суток, причем длительность ночной и дневной активности примерно равны (разброс от 49,4% до 55,3%). Несколько отличные от приведенных выше данные получены С. Одачи (Ohdachi, 1994). Его лабораторные эксперименты показывают, что бурозубки исследованных четырех видов являются преимущественно сумеречно-ночными животными, но значимых различий между особями разных видов исследователем также не найдено. В условиях экспериментов, проведенных сибирскими учеными (Сергеев, Лучникова, 2002; Сергеев, 2003; Лучникова, 2004), у большинства землероек девяти участвовавших в опытах видов наблюдались полифазность ритма суточной активности и частая смена сна и бодрствования, но при этом для равнозубой и обыкновенной бурозубок, а также для средней, малой и крошечной бурозубок декларировалось наличие инверсии суточного ритма активности. При этом отмечено, что увеличение степени полифазности и среднесуточной активности прослеживается в ряду от крупноразмерных к мелкоразмерным видам. Если равнозубая бурозубка может быть отнесена к преиму-

щественно ночным животным, то крошечная бурозубка – к кругло-суточно активным, что согласуется с результатами исследований М.В. Охотиной (1974) и выводом С. Одачи о том, что различия в активности «зависят от размеров тела видов в роде *Sorex*» (Ohdachi, 1994. Р. 89).

Мне кажется очевидным, что каждый вид бурозубок, при характерной для этой группы животных общей полифазной схеме ритма активности, изначально имеет некоторые особенности, обусловленные размерами тела и экоморфологическим типом. То, что уровень метаболизма у мелких землероек выше по сравнению с крупными, общеизвестно (Buckner, 1964; Hanski, 1984; Aitchison, 1987; Churchfield, 1990; McNab, 1991), и нет ничего удивительного в том, что кормодобывающая активность у когтистой и равнозубой бурозубок будет выше таковой по сравнению с тонконосой и крошечной. Эти особенности видоспецифичны, что подтверждается сходством активности когтистой бурозубки на Хоккайдо и в Приморье и, например, крошечной бурозубки в Японии, на Дальнем Востоке и в Сибири. Признаем, что любая теория вынуждена развиваться в рамках своей парадигмы, которая является фундаментом, наиболее незыблемой частью теории, и «с этим прокрустовым ложем постоянно сверяются все последующие рассуждения» (Преображенский, 2010. С. 28). В рамках теории конкуренции исследователи не могли интерпретировать результаты своих экспериментов иначе, чем так: «разновременность проявления ритма активности можно рассматривать как одну из форм приспособления землероек к ослаблению межвидовой конкуренции, что способствует видовой изоляции» (Лучникова, 2004. С. 10).

При рассмотрении в общем пространстве ресурсов фактора времени нельзя ограничиваться только активностью особей. Одним из важных аспектов является, например, разделение во времени некоторых других процессов, и в первую очередь репродукции. Значимость этого момента состоит в том, что он должен быть прямо связан с получением определенных трофических и территориальных предпочтений теми видами таксоцена, которые начинают размножаться раньше остальных. Так, в таксоцене синиц парка Сьерра Мариола различия в сроках размножения могут способствовать предотвращению совпадения периодов максимальной потребности в пище среди разных видов,

и степень перекрыwania репродуктивных циклов экологически близких видов по этому показателю составляет 0,50 и менее (Atienzar et al., 2013).

У разных видов землероек существование различий в сроках начала размножения подтверждается большинством специалистов. Однако в контексте рассматриваемой проблемы возникает вопрос – является ли десинхронизация сроков размножения близкородственных видов адаптивной реакцией на совместное существование в результате конкуренции?

На совпадение сроков начала размножения у бурозубок одного вида из разных частей ареала впервые обратил внимание Н.Е. Докучаев (1990). Сравнение литературных материалов по землеройкам нескольких регионов России (Карелия, Колыма, Приохотье и Приморье), различающихся как по погодно-климатическим условиям, так и по видовому составу землероек, показало, что сроки начала размножения общего для всех таксонов вида – средней бурозубки – очень сходны. Появление первых сеголеток (а соответственно и сроки спаривания) совпадают с точностью до нескольких дней, причем в отличие от теплого Приморья, в бассейне Омолона первая беременность и часть периода кормления молодняка проходит под снегом (Докучаев, 1998). По-видимому, сроки начала размножения обусловлены физиологическим ритмом особей разных видов и являются видоспецифичной характеристикой (Nesterenko, Tiunov, 1997). Было высказано предположение, что начало интенсивного роста после зимнего спада (комплекс морфо-физиологических изменений, известный под названием «явление Денеля») и сопряженное с ним начало полового созревания обусловлены внутренним физиологическим процессом, требующим определенного времени, которое различно у разных видов (Нестеренко, 2000).

Самым важным аспектом рассматриваемого вопроса являются трофические отношения. Здесь следует выделять минимум три аспекта, характеризующих разные параметры используемого землеройками пространства пищевых ресурсов: таксономический состав жертв, размер жертв и распределение жертв в почве (их доступность).

Наибольшее число работ относится к изучению таксономического состава жертв по материалам вскрытия желудков и данным

лабораторных опытов с экспериментальным кормлением. Вполне естественно, что мнений очень много, но суммировать их можно следующим образом: в большинстве случаев отсутствует специализация землероек к добыче разных таксонов беспозвоночных (Межжерин, 1962; Шварц и др., 1992 и мн. др.), а биотопические различия в частоте поедания разных групп кормов каким-либо видом определяются в основном обилием или наличием их в разных биотопах (Докучаев, 1990 и др.).

Анализ материалов по изучению лесных бурозубок Приморья этот вывод полностью подтверждает (Churchfield et al., 1999). Значения ширины трофической ниши по рассматриваемому параметру довольно близки у всех видов (табл. 4). Большинство жертв использовалось всеми видами, и наиболее значимые различия характерны для пар крайних по размерам видов (табл. 5). При этом не существует корреляции между количеством используемых в пищу жертв и отношением размеров тела ($r = 0,333$, $p < 0,1$).

Таблица 4

Ширина трофической ниши у видов лесных таксоценов землероек Приморья (по: Churchfield, Nesterenko, Shvarts, 1999)

<i>S. minutissimus</i> – 1,65	<i>S. caecutiens</i> – 2,04	<i>S. unguiculatus</i> – 1,72
<i>S. gracillimus</i> – 1,81	<i>S. isodon</i> – 1,96	<i>C. lasiura</i> – 2,32

Наиболее спорным и часто обсуждаемым в литературе вопросом остается то, существует ли корреляция между размерами землеройки и ее добычи (Ивантер и др., 1973; Pernetta, 1976; Whitaker, French, 1984; Churchfield, 1990; Шварц и др., 1992; Макаров, Ивантер, 2016). В дискуссии о принципах организации таксоценов землероек важность решения проблемы *size ratio* состояла в возможности доказать ряд положений, например, что «если разноразмерные животные поедают жертвы разных размеров, то это снижает потенциальную конкуренцию за пищу» (Wilson, 1975) или что «усиление конкуренции между крупными хищниками из-за расширения ими диапазона потребляемых жертв должно приводить к возрастающей сегрегации ниш» (MacArthur, 1972).

Большинство теоретических объяснений отношения размер тела – размер жертвы сводится к тому, что хищники специализиру-

Таблица 5

Перекрывание трофических ниш между видами землероек лесных таксоценов Приморья по разным параметрам пространства пищевых ресурсов (*индекс Сьеренсена, все остальные по: Pianka, 1973)

	Таксономический состав жертв*	Состав жертв	Размер жертв	Распределение жертв	Общее перекрывание
<i>S. minutissimus</i> – <i>S. gracillimus</i>	90,0	94,6	95,1	99,2	94,7
<i>S. minutissimus</i> – <i>S. caecutiens</i>	64,3	95,4	97,1	99,3	89,0
<i>S. minutissimus</i> – <i>S. isodon</i>	57,1	59,1	82,7	74,4	68,3
<i>S. minutissimus</i> – <i>S. unguiculatus</i>	66,7	37,9	59,2	54,5	54,6
<i>S. gracillimus</i> – <i>S. caecutiens</i>	71,4	93,3	93,8	99,9	89,6
<i>S. gracillimus</i> – <i>S. isodon</i>	64,3	60,6	77,2	79,0	70,3
<i>S. gracillimus</i> – <i>S. unguiculatus</i>	75,0	39,0	57,6	60,6	58,1
<i>S. caecutiens</i> – <i>S. isodon</i>	88,9	62,1	87,8	76,9	76,9
<i>S. caecutiens</i> – <i>S. unguiculatus</i>	75,0	38,8	63,8	58,0	58,9
<i>S. isodon</i> – <i>S. unguiculatus</i>	72,2	93,9	91,6	96,6	88,6

ются на поедании добычи, которая соответствует их необходимости в энергии (Shoener, 1969). Землеройки, как уже упоминалось выше, хищники неспециализированные и схватывают ту жертву, которая попадает на их пути. Благодаря особенностям способа жевания (Зайцев, 2005) землеройки легко используют в пищу крупную по отношению к их собственным размерам добычу, и размер кормодобывательного аппарата не является ограничением размера жертв (Макаров, Ивантер, 2016). Многочисленными исследованиями доказано, что бурозубки не специализированы на поедании разноразмерных жертв. Пища разрывается на части и пережевывается, поэтому начальная величина жертвы не так значима, как у видов, заглатывающих объект питания целиком, выбор же кормов у землероек лимитирован только возможностью справиться с добычей. Выявляемые иногда количественные различия в избирательности питания бурозубок разных видов часто объясняются тем, что больший по размеру хищник пое-

дает более крупных жертва, а более мелкий хищник из-за отсутствия избирательности поедает как крупные, так и мелкие объекты (Макаров, Ивантер, 2016). Анализ наших материалов также показал, что, с одной стороны, с увеличением размеров бурозубок увеличивается и размерный диапазон жертв (но не их таксономическое разнообразие), но отмеченные различия недостоверны и, с другой стороны, трофические ниши крупных видов перекрываются между собой также, как у мелких, и не связаны с обострением конкуренции за пищу (Нестеренко, 1999; Churchfield et al., 1999).

Другая сторона вопроса состоит в том, что одной из причин выбора разноразмерных жертв является то, что более крупные виды землероек чаще используют микроместообитания, где более крупные жертвы обильнее, и наоборот. Крошечная бурозубка именно в силу своих мелких размеров (а не из-за конкуренции с другими видами) имеет исключительный доступ к небольшим трещинкам в почве, где большая часть встречаемых ею насекомых относительно мелка. При встрече же с крупным насекомым, с которым животное способно справиться, оно поедает и его. В результате увеличение процента крупных кормовых объектов плавно нарастает по всему видовому ряду таксоцена от самых мелких до самых крупных его членов.

Среди птиц вопросы совместного обитания близкородственных видов относительно неплохо изучены для синиц, относящихся к группе собирателей–извлекателей, добывающих корм путем подвешивания к ветвям деревьев и кустарников (Преображенская, 1998), которое возможно благодаря цепкости лап, обусловленной их морфологическим строением (Промптов, 1956).

Известно, что таксономический состав беспозвоночных, используемых в пищу синицами, изменяется в зависимости от сезона, биотопа и обилия корма (Betts, 1955; Лэк, 1957; Воропанова, 1957; Royama, 1970 и др.), но различия в питании совместно охотящихся видов слишком незначительны, чтобы можно было говорить о какой-либо специализации (Шемякина и др., 2007). Так, детальные исследования испанских исследователей в природном парке Сьерра Мариола таксоцена синиц, состоящего из большой синицы, хохлатой синицы и москочки, наглядно показали, что спектр кормов всех трех видов был сходен (Atienzar et al., 2013). Из 15 идентифицированных в качестве

трофических объектов групп беспозвоночных более 55% составляли гусеницы, а суммарная доля гусениц и Diptera в питании всех видов синиц превышала 72%. При этом степень перекрывания трофических ниш по составу жертв колебалась в диапазоне 0,82–0,85. Размер добычи также был очень сходен для всех рассмотренных видов, и перекрывание трофической ниши по этому параметру изменялось от 0,78 до 0,93 (Atienzar et al., 2013). Таким образом, декларируемая важность для трофической сегрегации совместно охотящихся птиц размерных групп добываемых ими пищевых объектов (Gibb, Bets, 1963; Royama, 1970; Коренберг и др., 1972; Hespeneheide, 1975; Török, Toth, 1999 и др.), основанная на предположении о необходимости корреляции размера жертв с массой тела и размером клюва птиц, по крайней мере для синиц, не подтверждается, а избирательность птиц по отношению к определенным размерным градациям используемых в пищу беспозвоночных, скорее, зависит от особенностей их кормового поведения, чем от величины тела птиц (Анохина, 1987).

Аналогично ситуации с землеройками, у которых также отсутствует избирательность в таксономическом составе объектов питания, для объяснения механизмов разделения ресурсов у сосуществующих видов синиц кроме биотопической приуроченности и вертикального распределения акцент сделан на кормовом поведении и характере использования кормового субстрата (Шемякина и др., 2007; Зацаринный и др., 2012 и др.).

В расположенном в Псковской области Окском заповеднике симпатрически обитают пять видов настоящих синиц: *Parus major* (большая), *P. cristatus* (хохлатая), *P. montanus* (пухляк), *P. caeruleus* (лазорева) и *P. ater* (московка), из которых данных по последнему виду недостаточно из-за его малочисленности. Специфика кормового поведения этих видов описана в ряде публикаций (Шемякина и др., 2007; Зацаринный, Константинов, 2008; Зацаринный и др., 2012 и др.). Суммарно результаты исследований по объяснению расхождения близкородственных видов в таксоцене синиц выглядят следующим образом.

Большая синица кормится в самых различных биотопах, избегая лишь участков чисто хвойного леса. Охотится по всей кроне, предпочитая толстые ветки, причем во время охоты обследует участки крон с далеко расположенными друг от друга ветвями, поэтому использует

сравнительно длинные прыжки и перелёты. Лазоревка тяготеет к разреженным листовным лесам с негустым подростом. Чаще охотится в периферийных участках крон, передвигаясь по более тонким ветвям. Во время поиска и схватывания кормовых объектов совершает короткие броски с подвешиванием на листьях и тонких веточках. Хохлатая синица предпочитает хвойные деревья, на которых охотится в верхней и средней частях крон. Во время охоты использует «горизонтальный» ярус ветвей, передвигаясь от ствола к краю или наоборот и склевывая обнаруженную добычу с хвои и тонких веточек с помощью подвешивания. Пухляк характеризуется наименее специализированным кормовым поведением. Охотясь в самых разных биотопах, в поисках беспозвоночных передвигается по всем частям кроны как листовных, так и хвойных деревьев, перемещаясь в разных направлениях и склевывая добычу во время подвешивания.

Как и в случае с землеройками, достаточно красивая схема «сегрегации» разных видов совместно охотящихся синиц при более внимательном анализе фактических данных показывает, что степень перекрывания практически по всем параметрам, используемым для анализа пространственного распределения и кормового поведения птиц, очень велика. Все доводы, приведенные выше для землероек, применимы и для таксоценов синиц, а выявленные расхождения также проще объясняются изначальными видовыми различиями входящих в таксоцен видов. Например, *P. major* – самая тяжелая и наименее цепкая из синиц (Шемякина и др., 2007), и именно поэтому, а не из-за конкуренции с другими видами добывание корма у неё, во-первых, связано с прочными ветвями деревьев и кустарников, во-вторых, такой охотничий маневр, как «подвешивание», используется в полтора раза реже, чем у других членов таксоцена. Напротив, характеризующийся наименьшей избирательностью в выборе биотопов и кормового субстрата пухляк является самой легкой синицей с маленькой длиной крыла (Гилев и др., 2020), добывает пищу в участках, зачастую малодоступных для более крупных видов.

В качестве других осей, по которым предполагается расхождение в пространстве ресурсов совместно обитающих видов синиц, рассматриваются, например, такие, как перекрывание гнездовых местообитаний и сроков размножения. Из шести видов, составляющих таксо-

цен синиц в бассейне р. Селенга (Елаев, 1997), наиболее эвритопными оказались большая синица (показатель внутривидового разнообразия 8,5) и буроголовая гаичка (5,8), а самым стенотопным – лазоревка (1,0). Однако перекрытие показателей сходства гнездовых биотопов у большинства видов было очень высоким (0,68–0,93), хотя лазоревка почти не контактировала по этому показателю с московкой и буроголовой гаичкой (0,18).

К гнездованию синицы в Прибайкалье приступают почти одновременно, и сроки их размножения широко перекрываются (степень сходства у разных пар видов колебалась в пределах 0,7–0,95). Откладка яиц начинается в третьей декаде апреля. Самой первой начинает откладку яиц буроголовая гаичка, затем белая лазоревка, черноголовая гаичка, большая синица и последней – московка. «Разница между сроками массового проявления этого процесса в данном ряду у разных видов составляет 5–7 дней. А разница в сроках массовой откладки яиц у самой раногнездящейся буроголовой гаички и самой позднегнездящейся московки достигает 12–15 дней» (Елаев, 1997. С. 104). Хотя сроки массовой откладки яиц синиц в Прибайкалье и европейских популяциях этих видов различаются, автор обращает внимание на существование связи между сроками гнездования и областью происхождения разных видов (см. выше аналогичные выводы по землеройкам). Самой первой приступает к гнездованию представитель сибирской фауны (Штегман, 1938) – буроголовая гаичка, для которой в Европе характерно гораздо более позднее начало репродукции. Оба европейских вида (московка и большая синица) «в бассейне оз. Байкал начинают откладывать яйца самыми последними, нежели в центральных областях своего распространения. Два представителя китайской фауны по срокам гнездования занимают промежуточное положение между сибирским и двумя европейскими видами» (Елаев, 1997. С. 105).

В качестве примера связи морфологических особенностей совместно охотящихся близкородственных видов и особенностей их кормового поведения приведу еще таксоцен ночниц. В силу специфики образа жизни летучих мышей, в теплое время года большую часть времени проводящих в убежищах в неактивном состоянии и только дважды в сутки вылетающих на кормежку, именно в местах охоты

наглядно выявляются присущие таксоценом черты.

На р. Филатовка (о-в Кунашир) на участке протяженностью около 300 м одновременно охотились 4 вида ночниц: *Myotis macrodactylus*, *M. petax*, *M. gracilis* и *M. ikonnikovi* (латинские названия приведены по: Тиунов и др., 2021). Следующий подобный кормовой участок находился на расстоянии около 3 км вверх по течению. *M. macrodactylus* и *M. petax* охотились вблизи водной поверхности над плесом. *M. gracilis* летали на высоте 3–4 м, периодически пересекая реку и большую часть времени проводя над берегом. *M. ikonnikovi* охотились над поверхностью воды и намывными косами на высоте 3–5 м, летая вдоль реки. В результате изучения особенностей взаимоотношений этих видов на кормовом участке предложена (Nesterenko, Tiunov, 1997) следующая схема. Основным видом, определяющим контур кормового участка, является вид, охотящийся в приводном слое воздуха. Наиболее приспособлены для подобной охоты именно *M. macrodactylus* и *M. petax*. Отметим, что никаких антогонистических отношений между особями этих видов не отмечалось. Водные насекомые, численность которых обычно наиболее велика в приводном слое воздуха, пытаются уйти от преследования, поднимаются в более верхние слои. Благодаря этому создаются благоприятные условия для охоты остальных видов, что связано с предпочтением рукокрылыми охоты в разреженных агрегациях насекомых из-за сложностей, испытываемых при отслеживании одного насекомого в плотных скоплениях (Barak, Yom-Tov, 1989). Таким образом, видоспецифичные различия полетных характеристик и кормовой активности разных видов рукокрылых позволяют создавать устойчивые группировки, в которых непротиворечиво дополняющие друг друга совместно охотящиеся виды обуславливают более эффективное использование трофических ресурсов.

Таким образом, при невозможности обнаружить прямыми методами конкуренцию между сосуществующими видами самых разных групп животных не удается найти доказательств ее существования и косвенными методами, через анализ различий в использовании общего пространства ресурсов. Выявляемые экологические расхождения легко объясняются не конкуренцией, а изначальными видовыми различиями составляющих таксоцен видов, зачастую имеющих разное происхождение.

Начнем, как обычно, с терминологии. Ключевым понятием при рассмотрении проблемы регуляции в любых системах является «отклонение». Отношение ученых к значимости отклонений в биосистемах в последние десятилетия существенно изменилось. «Если для классической экологии экологический мир был в целом стабильным, а нарушения равновесия воспринимались скорее как исключения, то теперь «нарушение» – одно из ключевых понятий. Никаких стабильных систем нет. Все они в каждый данный момент времени – мозаика пятен, в разной степени нарушенных и восстановленных (Гелашвили и др., 2013. С. 21). Применительно к биосистемам «отклонение» часто заменяется термином «нарушение», изначально использовавшимся как часть словосочетания «нарушение равновесия», потом редуцированным до одного слова. При понятном перекрывании смыслового значения обоих терминов «нарушения» в биосистеме возникают при воздействии на нее резко изменяющихся факторов среды, ведущих к дезинтеграции системы, что вызывает такую активность системы, которая направлена на ее самосохранение. Отклонение же подразумевает любое (вызванное как внешними, так и внутренними причинами) изменение структурной симметрии биосистемы. Р.Ф. Абдеев (1994) справедливо считал, что понятие «отклонение» заслуживает быть включенным в разряд общенаучных, так как является универсальным элементом взаимодействия, присущим любым системам.

Детерминированный процесс, при котором на каждое отклонение вырабатывается соответствующее ему воздействие, направленное на устранение этого отклонения, и можно считать регуляцией. Действие механизмов регуляции отражает известный принцип Ле-Шателье: при выведении системы из состояния устойчивого равновесия она перестраивается так, что уменьшается степень воздействия возмущающего фактора.

Применительно к регуляции в биосистемах можно говорить как о саморегуляции, так и о внешнем регулировании, которое часто назы-

вают «управлением». Сразу «разведем» эти понятия. Регуляция – это комплекс действий для удержания состояния объекта или процесса в заданных рамках вопреки действию возмущающих факторов, тогда как управление – это комплекс действий по переводу объекта из существующего состояния в намеченный. Другими словами, регуляция направлена на сохранение, управление – на изменение. Важно, что механизмы и регуляции, и управления могут быть эффективными только тогда, когда их действие согласовано с внутренними свойствами биосистемы. В каждом нелинейном процессе есть «определенная область параметров или стадия, где нелинейная система особенно чувствительна к воздействиям, согласованным с ее внутренними свойствами» (Курдюмов, Малинецкий, 1983. С. 43). Эта сопряженность воздействия и реакции на него называется резонансом. При этом важна не величина, не сила резонансного воздействия на систему, а его правильная пространственная организация. Если внутренняя среда будет возбуждаться в «нужное время и в нужном месте, топологически согласованно с ее собственными структурами» (Князева, 1991. С. 25), то тогда и только тогда внутренняя регуляция системы будет эффективной и можно говорить о самоорганизации системы. Таким образом, механизмы саморегуляции включаются в ответ как на внешний раздражитель, так и на отклонения внутри самой биосистемы.

В биосистемах наиболее широко распространена саморегуляция (или авторегуляция), когда путем изменения внутрисистемных связей устраняются отклонения, в той или иной мере неизбежно возникающие в ходе функционирования системы. Авторегуляция предполагает наличие вариантности действия тех компонентов системы, которые наиболее тесно связаны с сохранением ее основной сущности, и требует, чтобы сила их воздействия на другие компоненты системы превышала силу воздействия причин, вызвавших данное отклонение. Биосистемы, не обладающие достаточно эффективной саморегуляцией, либо не возникают вовсе, либо в конечном итоге распадаются. Но эти же системы могут сохраниться, если станут элементами метасистем, которые как бы примут на себя функцию внешней регуляции применительно к составным частям. Если такие комплексы рассматривать как самостоятельные цельные биосистемы, то проходящие

в них процессы регуляции мы оцениваем как внутренние, т. е. авторегуляцию. Собственно, это и есть основная причина возникновения таксоценов.

Регуляция в популяциях отличается от регуляции в таксоценах. Дж. Холдейн писал, что популяция может меняться только за счет рождаемости, смертности и миграции (Haldane, 1953). В самом деле, говоря про популяцию, мы всегда, прямо или опосредованно, имеем в виду численность. «Регулирование означает наличие у популяции тенденции снижать численность при превышении определенного уровня и увеличивать, когда этот уровень не достигнут» (Бигон и др., 1989. С. 65), причем регулирование является «результатом одного или более зависящих от плотности процессов, влияющих на рождаемость и/или смертность» (Там же). В таксоценах поддержание симметрии и самосохранения в целом достигается их структурной перестройкой, т. е. «упорядоченность сохраняется с помощью изменения самой упорядоченности» (Онопrienко, 2005. С. 134). Строго говоря, с позиций рассмотрения особенностей регуляции в таксоцене не столь важно, уровень численности какой популяции уменьшается или увеличивается. Падение численности какой-либо популяции ведет к снижению в том или ином местообитании ее плотности, и это разрежение заполняется особями другого вида, в результате чего просто меняется характер сращивания популяционных фракталов, что мы оцениваем как изменение видовых соотношений.

В связи со сказанным нельзя не остановиться на принципе внешнего дополнения. При этом не важно, рассматривать его или как кибернетический закон, гласящий, что любая система нуждается в определенных резервах, с помощью которых компенсируются неучтенные воздействия внешней и внутренней среды, или как следствие теоремы Геделя о том, что противоречие в системе может устранить другая система, стоящая над этой системой. Важна суть: когда система внутри себя исчерпывает резервы самоорганизации, изменение ее организации возможно путем выхода к внешним системам более высокого уровня ее иерархического ряда. Следовательно, чтобы понять специфику регуляции конкретной биосистемы, необходимо знать механизмы регуляции, действующие в смежных биосистемах данного иерархического ряда.

Общая схема регуляции количественного уровня таксоцена выглядит следующим образом. По мере роста численности особей в составляющих таксоцен популяциях происходит заполнение доступного пространства в соответствии с характерным для этого таксоцена типом фрактальных сращиваний. На первой стадии это осуществляется исключительно миграционным перераспределением особей разных видов, определяемым градиентом биологического поля. На следующей стадии повышение уровня напряженности биологического поля в переполненных местообитаниях обуславливает включение внутрипопуляционных механизмов блокировки роста численности того или иного вида. В том случае, если численность всего таксоцена все-таки достигает пороговых величин, согласно принципам сопряженности биологических полей и внешнего дополнения в действие вступают механизмы внешнего регулирования (хищники, эпизоотии и проч.), которые «купирую» пик и доводят таксоцен до количественного уровня, при котором вновь могут адекватно действовать механизмы автоконтроля.

6.1. Регуляция численности в таксоценах

Землеройки при небольшом размере тела и крайне высоком уровне метаболизма (Morrison et al., 1959; Buckner, 1964; Vogel, 1976; Newman, Rudd, 1978; Churchfield, 1990; Taylor, 1998) находятся в значительной зависимости от факторов окружающей среды. Выживаемость землероек резко снижается зимой, когда они подвергаются воздействию низких температур (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975, 1978; Панов, Николаев, 1987; Zub et al., 2012; Ивантер и др., 2014). Кроме проблем с терморегуляцией предполагалось, что в малоснежные и холодные зимы именно промерзание почвы затрудняет добычу корма для землероек (Shillito, 1963; Aitchison, 1987). В то же время теплая осень и раннее становление снежного покрова благоприятно сказываются на выживаемости сеголеток (Churchfield et al., 1995; Панов, 2001; Калинин, 2008; Калинин и др., 2008; Маркина 2010). Есть много исследований, показывающих, что смертность жи-

вотных этой примитивной группы млекопитающих наиболее высока в переходные периоды холодного времени года. Из весенних погодно-климатических факторов особенно значимыми являются наступающие после разрушения снежного покрова заморозки (Ивантер, 1975, 1978; Sheftel, 1989; Панов, 2001; Zub et al., 2012), а также препятствующие передвижениям ледяные корки (Формозов, 1976; Solonen, 2006; Виноградов, 2012) и весенние паводки (Формозов, 1948; Бородин, 1974; Маркина, 2010). Снижение численности землероек, вызванное повышенной смертностью перезимовавших особей и животных первого выводка, начинается уже осенью (Межжерин, 1960; Виктор, 1964; Бородин, 1974; Ивантер, 1975, 1978; Pernetta, 1977; Sheftel, 1989; Churchfield et al., 1995; Панов, 2001; Калинин, 2008; Калинин и др., 2008). Осенняя гибель животных может усугубляться различными факторами, например, поздним установлением снежного покрова, когда снег ложится на уже глубоко промерзшую почву (Поддубная, 1991; Панов, 2001).

Долгое время считалось, что у землероек, очень чувствительных к прямому воздействию погодно-климатических условий и отличающихся средним темпом нарастания численности, способность к популяционному автоконтролю весьма ограничена, и он реализуется в основном через обусловленное действием внешних факторов изменение уровня смертности (Русек, 1960; Ивантер, Ивантер, 1984; Долгов, 1985 и многие другие). Признаем, что этот вывод плохо согласовывался с реальностью. Как эти древние и самые мелкие представители млекопитающих, существующие на пределе своих физиологических возможностей, достигли такого видового богатства, повсеместно заселили всю Палеарктику и даже в эпоху плейстоценовых климатических катаклизмов могли поддерживать высокую численность популяций, если они так зависимы от внешних условий и у них нет надежных внутренних механизмов поддержания своего существования? Мне кажется, что ошибочность вывода о реализации автоконтроля в основном через изменение уровня смертности обусловлена тем, что под внутрипопуляционным процессом регуляции подразумевался весь комплекс контроля, включая механизмы, действующие в системах других уровней иерархического ряда от особи до биогеоценоза.

Мало кто сомневается в том, что так называемые «не зависящие от плотности факторы», которые в своем воздействии на животных реализуются через составляющие климата и погоды, не могут считаться механизмами регуляции: они односторонни (Milne, 1962), ненадежны (Wynne-Edwards, 1962), действуют на уровне организма (Шилов, 1991) и, следовательно, не способны реагировать на изменение плотности населения. Это так, если рассматривать эти факторы в качестве механизмов внутривоупуляционной регуляции, тогда как они относятся к внешнему (биосферному) звену регулирования, определяя условия функционирования всех подсистем нижестоящих иерархических уровней. При всей кажущейся внутренней сложности и непредсказуемости климата, погодно-климатические факторы, действуя циклично, обуславливают опосредованную цикличность трансформации структур биомов и биогеоценозов, которые преадаптированы к этой циклике своими собственными циклами.

В Палеарктике в холодное время года погибает до 80% популяции всех видов землероек, и перезимовывают фактически только особи последних осенних выводков. По-видимому, для эфемеров с продолжительностью жизни два года именно это явилось эволюционной причиной возникновения таксоценов, в которых необходимый для осуществления популяционной авторегуляции уровень напряженности биологического поля поддерживается за счет всех составляющих эту биосистему элементов. В пользу этого свидетельствует тот факт, что, хотя погодно-климатические факторы ежегодно обуславливают предельно высокий уровень смертности землероек и определяют низкий весенний уровень численности их популяций (Киселев, Ямборко, 2014), они мало отражаются на численности и плотности видовых популяций в осенний период года. Для доказательства этого был проведен корреляционный анализ погодно-климатических показателей с данными по численности популяции землероек в таксоценах севера и юга Сахалина в конце периода размножения (Масловская, 2022). Данные по погоде (24 показателя) были предоставлены ФГБУ «Сахалинское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» на основе наблюдений метеорологических станций гг. Корсаков и Ноглики.

На севере Сахалина средняя температура самого холодного месяца (январь) составляла $-9,5^{\circ}\text{C}$, а количество осадков за год – 680 мм. За период исследований (2008–2016 гг.) наиболее высокие температуры января ($-14,4^{\circ}\text{C}$ и -14°C) отмечены в 2009 г. и 2011 г., годы, которые в динамике численности землероек отмечены соответственно как фаза подъема и депрессии численности. Максимальная высота снежного покрова (129 см) зафиксирована в 2011 г. и 2013 г., которые соответствовали фазам депрессии и пика численности землероек. В 2010 г. снег на поверхности земли сохранялся в течение 198 дней. Численность таксоцена землероек за период август – начало сентября в этот год составила 22,2 ос./100 к.-с. Минимальное количество дней со снегом отмечено в 2012 г. (фаза подъема) – 163 дня. В год с самыми низкими показателями численности землероек – 7,7 ос./100 к.-с. – снежный покров сохранялся 184 дня. Важный показатель, влияющий на выживаемость землероек – количество осадков (Ивантер, 2019), так как причиной гибели животных могут стать приводящие к наводнениям дожди (Максимов, 1974; Сергеев, 1974). С другой стороны, частые осадки в холодное время года способствуют увеличению снежного покрова, что, в свою очередь, благоприятно сказывается на выживаемости землероек (Ивантер, 1975; Пузаченко и др., 1997; Курхинен и др., 2006). Так, на севере Сахалина минимальное значение показателя годового количества осадков (595,1 мм) отмечено в 2012 г. при численности землероек 19,8 ос./100 к.-с. На следующий год численность возросла до 21,2 ос./100 к.-с., а показатель годового количества осадков достиг максимальной отметки за период исследования – 1030 мм. На фазе спада и в период депрессии численности (2014 г. и 2011 г.) годовое количество осадков составило более 810 мм. Значения других показателей, включая количество дней со дня схода снега до начала отлова и количество осадков по месяцам, также возрастали в периоды как спада, так и подъема численности землероек.

На юге Сахалина максимальные значения всех погодно-климатических показателей также выпадали как на годы подъема, так и годы спада численности бурозубок. На фазе пика численности таксоцена землероек (2012 г.) отмечена наибольшая высота снежного покрова – 79 см, что могло повлиять на высокую выживаемость землероек в

зимний период. При этом в 2014 г., когда численность после депрессии 2013 г. возросла больше чем в 7 раз, этот показатель достиг минимального значения за период исследования – 41 см. Среднее годовое количество осадков на юге Сахалина составляет около 800 мм. За период исследований значения этого показателя варьировали в пределах 697–1141,2 мм, и максимальные значения отмечены в годы, когда численность землероек была на подъеме и достигала самых высоких показателей – 13,6 ос./100 к.-с. и 120,4 ос./100 к.-с. (2010 г. и 2012 г., соответственно). При депрессии численности землероек в 2013 г. годовое количество осадков составило 908 мм, что является не менее высоким показателем. Количество осадков за июнь в 2012 г., наоборот, составило всего 22,9 мм. В период депрессии численности 2010 г. (6 ос./100 к.-с.) значение показателя достигло 90,9 мм, а при численности 7,6 ос./100 к.-с. (2009 г.) – 178,9 мм.

Таким образом, нашими исследованиями не установлено существования статистически значимой связи погодно-климатических показателей ни с популяционной численностью фоновых видов землероек, ни с численностью таксоцена в целом. Среди второстепенных видов только для численности крошечной бурозубки выявлена корреляция с такими показателями, как наибольшая высота снежного покрова ($r_s = -0,78$, при $p < 0,05$) на севере Сахалина и количество дней со снежным покровом ($r_s = -0,75$) на юге острова. Наши данные согласуются с утверждением, что периодичность изменения численности землероек часто не совпадает с периодичностью изменений погодных условий (Ивантер, 2019). Погодно-климатические факторы оказывают влияние лишь на весеннюю численность землероек, тогда как к концу лета количественные показатели после нескольких циклов размножения резко увеличиваются, полностью компенсируя потери зимне-весеннего снижения.

На следующем иерархическом уровне (биогеоценоз) регуляция связана с действием «зависимых от плотности факторов», которые условно можно объединить в две группы: 1) ведущие к снижению численности (общего числа особей) и 2) непосредственно не ведущие к сокращению числа особей, но либо обуславливающие уменьшение плотности на отдельных участках, либо способствующие «предотвращению переуплотнения в будущем».

К первой группе традиционно относили такой фактор, как пресс хищников (Hansson, 1984; Henttonen, 1985; Korpimäki, 1986; Henttonen et al., 1989; Korpimäki, Norrdahl, 1989, 1991; Norrdahl, Korpimäki, 2000; Korpimäki et al., 2005). Важность этого биоценотического механизма контроля численности у млекопитающих, возможно, и играет определенную роль для грызунов и зайцеобразных, но для формирования динамики численности землероек представляется несущественным. Специальные исследования показали, что доля участия землероек в спектре питания большинства представителей хищных Палеарктики пренебрежимо мала и лишь незначительно увеличивается в годы низкой численности грызунов (Кривошеев, 1981; Девяткин, 1993; Девяткин, Иванов, 1995; Korpimäki et al., 2005; Нестеренко, 1999б; Дубинин, 2012; Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015). У этой группы млекопитающих нет специализированных хищников, и в трофоценотической сети она является конечным звеном одной из цепей питания. Из-за скрытного образа жизни и мелких размеров, высокой подвижности и специфического мускусного запаха землеройки служат лишь случайным кормом и составляют очень малую долю рациона небольшого числа хищных видов птиц и млекопитающих.

Участие в регуляции численности землероек паразитов и болезней, которые также упоминались как фактор контроля (Buckner, 1969; Okhotina, Nadtochy, 1970), отрицалось большинством специалистов по этой группе животных (Юдин, 1962; Ивантер, 1975, 1978; Докучаев, 1990; Sheftel, 2010; Нестеренко, 1999а; Ивантер и др., 2014; Киселев, Ямборко, 2014).

Таким образом, биоценотические факторы контроля, оказывая неизбирательное влияние на ту или иную трофоценотическую группу животных, выступают как механизмы, главная роль которых заключается в формировании фазы снижения численности определенного элемента системы «биогеоценоз». Для землероек действие биоценотических факторов может лишь усугубить темпы сокращения популяций в холодный период года, когда животных уже ослабили другие факторы, такие как стресс и голодание (Sheftel, 2010).

Механизмы регуляции более низкого, чем таксоцен, уровня группируются в два основных блока: 1) снижение плотности популяции за счет расселения (выселения) особей; 2) изменение уровня репро-

дукции. Изучение механизмов регуляции этого уровня проводилось в основном на грызунах, но так как считается, что они действуют и среди других групп млекопитающих, сделаем краткий обзор полученных результатов.

По мнению ряда исследователей (Chitty, 1960; Кошкина, 1965; Lidicker, 1975; Beacham, 1980 и мн. др.), расселение животных является основным, а в ряде случаев и единственным фактором регуляции плотности населения. Считается, что популяции, в которых отсутствует расселение, являются эфемерными (Krebs et al., 1969) из-за так называемого «эффекта загородки Кребса» (популяция быстро достигает катастрофически высокой плотности, после чего наступает ее гибель).

Расселение молодежи большинства видов грызунов характеризуется ненаправленностью и всегда начинается с беспорядочных поисковых движений. При очень высоком репродуктивном потенциале грызунов плотность их населения в пригодной для обитания группе биотопов быстро достигает критической величины, и переуплотнение ведет к увеличению стрессовой напряженности в популяции. Стрессовая нагрузка частично компенсируется выселением части населения в неблагоприятные участки. Замечено, что особи-мигранты имеют повышенную смертность (Lidicker, 1975; Gliwich, 1980), причем выселению или переходу в положение мигрантов предшествует изменение социального статуса особей (Andrzejewski, 1963). Процесс пространственного выселения мигрантов смягчает (затягивая во времени) «включение» механизмов снижения плодовитости половозрелых самок и задержки полового созревания молодняка и может продолжаться в зависимости от емкости конкретного биогеоценоза довольно продолжительный отрезок времени.

Очень нагляден этот процесс на небольших островах, где возможность дисперсии грызунов ограничена. Непригодные для обитания участки, названные *dispersal sink* (Lidicker, 1975), характеризуются крайне неблагоприятными для грызунов условиями существования. Изучая с помощью мечения особенности распределения полевков по территории мелких морских островов, И.О. Катин (1989) установил, что выселение в такие участки представляет собой по сути прямую элиминацию части популяции. Однако плотность населения к концу

второго размножения все равно достигает предельного максимума. К концу лета у всех животных второго поколения половая система оказывается заблокированной. У большей части взрослых зверьков происходит подавление половой активности: матки у самок зарастают жиром, у самцов наблюдается редукция половых придатков и семенников. Увеличение смертности зимой ведет к резкому разрежению плотности популяции к началу следующего периода размножения.

Таким образом, по общепринятым представлениям дисперсия особей, носящая плавный и обратимый характер, обычно эффективно действует в качестве регулятора на начальных этапах трансформации пространственной структуры популяций до стадии «насыщения» занимаемой популяцией территории. И только по достижении популяцией определенной критической плотности включаются механизмы снижения темпов репродукции.

В экологии прочно укоренилось мнение, что регуляция процессов размножения происходит не только внутри организмов, но носит надорганизменный характер. Такую надорганизменную регуляцию, названную «эффектом группы» (Шовен, 1972), признано считать популяционным механизмом. Никто не спорит, что поведение и физиологические функции животных существенно изменяются при их объединении в группы, но такие процессы, как блокирование половой системы или резорбирование плодов, могут являться только индивидуальными.

Следуя обычной логике, приходится признать, что действие механизмов популяционного контроля ограничено только пространственным перераспределением особей. Когда исчерпываются возможности поддержания симметрии системы пространственной дифференциацией, в определенных участках этой системы происходит возбуждение ее внутренней среды, передающееся внутренней среде особей. Далее следует говорить уже об уровне индивидуальном, когда характерное для состояния стресса увеличение продукции адренокортикального гормона через интенсификацию производства кортикостероидов ингибирует образование гонадотропинов и таким путем подавляет размножение на различных фазах репродуктивного цикла взрослых особей, а также задерживает половое созревание молодых особей (Christian, 1960, 1963; Чернявский, Ткачев, 1982 и др.).

Из сказанного понятно, что действие популяционных механизмов следует ограничить только временным интервалом от начала расселения молодых первого выводка до начала той степени отклонения от допустимой для данного биогеоценоза плотности населения, когда уровень стрессовой напряженности обуславливает начало действия индивидуальных физиологических процессов при продолжающемся выведении из сферы репродукции части населения их изоляцией путем пространственного выселения. При этом следует обратить внимание еще на один момент: отмечено, что «выселяемая» часть популяции неоднородна по половому и возрастному составу (Lidicker, 1975; Sullivan, 1977; Keith, Tamarin, 1981; Катин, 1989; Нестеренко, 1989), то есть кроме простого сокращения плотности населения путем его разрежения выселением происходит пространственная дифференциация размножающейся части популяции (исследователями это оценивается как динамика половозрастной структуры), способствующая снижению уровня допустимых отклонений в местах репродукции и, следовательно, снижению темпов подавления размножения особей.

Выше обсуждалась схема, применимая для «одиночных» видовых популяций в составе биогеоценоза. Ситуация значительно меняется, если синтопически обитают два или более близкородственных видов. В этом случае, во-первых, переуплотнение наблюдается значительно реже, во-вторых, блокировка темпов размножения у каждого вида выражена гораздо слабее. Здесь, вероятно, работает комплекс механизмов, эффект действия которого мы разберем на землеройках.

Ключевым моментом здесь должен быть вопрос о половом созревании молодых. Большинство специалистов по экологии землероек признается, что половое несозревание бурозубок в год рождения является совершенной чертой биологии, обеспечивающей более оптимальный и плавный ход кривой динамики численности. Первоначально предполагалось, что молодые бурозубки не могут участвовать в размножении, так как тазовые кости сеголеток не приспособлены к беременности (Долгов, 1961). Однако обнаружилось, что вступление в репродукцию части сеголеток – явление довольно обычное и, по данным самого В.А. Долгова, количество размножающихся самок данного года рождения может достигать 48% (Долгов, 1985). Еще Дж. Штейном (Stein, 1961) было высказано предположение, что со-

зревание сеголеток у землероек носит компенсаторный характер, способствуя быстрому восстановлению численности после зимовки. По мере появления новых данных о вступлении в репродукцию молодых землероек это явление было признано важным популяционным механизмом «регуляции численности, который работает в годы депрессии» (Долгов, 1985. С. 44). Последнее утверждение основывалось на том факте, что случаи размножения сеголеток достигают максимума в годы самой низкой численности (Pucek, 1960; Юдин, 1962; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990 и др.). Тем не менее до сих пор нет удовлетворительного ответа на многие вопросы: 1) даже если небольшое число сеголеток (как самок, так и самцов) физиологически может приступить к размножению, чем объяснить, что остальные оказываются неспособны к половому созреванию? 2) почему количество размножающихся сеголеток изменяется в зависимости не от плотности популяции «своего» вида, а от общей плотности населения таксоцена? 3) почему преимущественно начинают размножаться сеголетки доминирующих по численности видов и гораздо реже молодые «второстепенных» видов? Частично мы попытались ответить на эти вопросы в ходе специализированных исследований в таксоценах землероек Сахалина.

Прежде всего было выяснено, что необходимо разделять половозрелых сеголеток на готовых к размножению и тех, которые вступили в репродукцию, так как из всех созревших сеголеток в размножение вступает только их часть (Масловская, Нестеренко, 2017).

На севере Сахалина готовые к размножению сеголетки средней бурозубки регистрировались ежегодно и их доля от всех самок данного года рождения колебалась в диапазоне 0,8–43,8%, а в размножение половозрелые сеголетки этого вида вступали в год пика (2010 г.), депрессии (2011 г.) и спада популяционной численности (2014 г.). Доля половозрелых сеголеток когтистой бурозубки ежегодно колебалась от 4 до 25% от общего количества молодых самок, а в репродукцию эти бурозубки вступали на фазе пика (2010 и 2013 гг.) и спада численности (2011 г.). Для тонконосой бурозубки половое созревание сеголеток не отмечено только на фазе подъема численности (2013 г.), а в остальные годы доля половозрелых сеголеток колебалась в диапазоне 3,7–16,7%. Вступление в репродукцию половозрелых сеголеток тон-

коносой бурозубки отмечено только на фазе снижения популяционной численности (2011 г.)

На юге острова доля готовых к размножению сеголеток средней бурозубки колебалась в диапазоне 2,5–71,4% от всех самок данного года рождения, но в размножение половозрелые сеголетки этого вида вступили только дважды: в год депрессии (2011) и год пика (2012). Для когтистой бурозубки половое созревание сеголеток отмечалось ежегодно и колебалось от 5,1 до 47,1% от общего количества молодых самок. В репродукцию бурозубки этого вида вступали каждый год, кроме 2013 г., и доля таких самок от всего количества созревших в год рождения особей колебалась от 25% на фазе роста численности (2010 г.) до 81% в год пика (2012). Для тонконосой бурозубки половое созревание сеголеток не отмечено только в период депрессии (2013 г.), а вступление в репродукцию половозрелых сеголеток этого вида отмечено только на фазах роста популяционной численности (2011 и 2014 гг.).

Таким образом, выяснено, что, во-первых, половое созревание сеголеток (практически исключительно самок) характерно для всех фоновых видов как южного, так и северного таксоцена землероек Сахалина; во-вторых, беременными становится только часть половозрелых сеголеток, причем вне зависимости от численности популяции своего вида; в-третьих, количество готовых к размножению молодых самок связано с уровнем численности всего таксоцена землероек. Наиболее важный вывод состоит в том, что вступление половозрелых самок в репродукцию в большей степени характерно для лидер-доминантов, которыми на юге Сахалина является когтистая, а на севере – средняя бурозубки. Даже у тонконосой бурозубки беременные сеголетки зарегистрированы именно в период, когда этот вид преобладал по численности (в 2014 г. тонконосая бурозубка заняла положение доминанта в южном таксоцене и все половозрелые сеголетки этого вида вступили в репродукцию). Так как видовой состав доминирующей группы, как это было описано выше, ежегодно меняется, вступление сеголеток определенного вида в размножение зависит не столько от уровня численности, сколько от складывающейся в данный год структуры доминирования в таксоцене. Эту и другие особенности феномена доминирования в таксоценах обсудим в разделе 6.2.

Следующим по значимости механизмом регуляции признается плодовитость. Долгое время считалось, что уровень плодовитости землероек может изменяться по годам в зависимости от их численности (Снигиревская, 1947; Попов, 1960; Новиков и др., 1970 и др.), и даже предполагалось, что, зная среднюю величину выводка, можно определить относительную численность землероек (Попов и др., 1950). Однако различия в плодовитости перезимовавших самок у большинства видов землероек либо не удается обнаружить вовсе, либо они не достоверны (Докучаев, 1979). Что касается различий в плодовитости в течение одного репродуктивного сезона, то можно считать доказанным, что таковые существуют. Большая часть исследователей указывала на снижение плодовитость бурозубок от первых к последующим пометам (Дунаева, 1955; Ивантер, 1975 и др.), что объяснялось истощением организма самок. Однако этому предположению, как справедливо отметил Н.Е. Докучаев (1998), противоречит ряд фактов: во-первых, у перезимовавших самок средней бурозубки (Докучаев, 1990) и тундровой бурозубки (Нестеренко, 1999б) вторые выводки крупнее первых, а не наоборот; во-вторых, запасы бурого жира у перезимовавших самок в августе–сентябре достигают максимального уровня. Критикуя гипотезу «истощения», Н.Е. Докучаев (1998) предложил свою версию: у самок ярко выражено «стремление приурочить максимальные по размеру выводки к середине лета» (С. 20), причем сроки рождения наиболее крупных выводков «подгоняются таким образом, чтобы молодые покидали гнездо в наиболее благоприятное время» (С. 22), и это является примером «адаптивной стратегии, обеспечивающей максимальное выживание потомства» (С. 19). Не принимая биологической сути понятий «стремление» и «подгонка», я не могу согласиться с таким объяснением рассматриваемого явления.

Имеющиеся в настоящее время материалы по плодовитости землероек и их выводкам можно суммировать следующим образом: 1) перезимовавшие самки обычно приносят два–три (реже четыре) приплода, причем наиболее крупные выводки отмечены для середины лета; 2) только сеголетки первого выводка могут вступать в размножение; 3) наиболее успешно перезимовывают особи последнего выводка (приносимого только частью размножающихся самок);

4) особи разных выводков имеют ряд морфологических и экологических различий.

Заманчиво предположить, что у землероек существует генетически закрепленная последовательность специализированных поколений. 1. Особи первого выводка имеют физиологическую возможность созревать в год рождения и по мере необходимости вступать в репродукцию. По этому поводу даже существует мнение, что животные весеннего помета участвуют в размножении «в большинстве, а затем элиминируют, выполняя тем самым не только роль «скороспелой генерации» по аналогии с красной полевкой, но и представляют собой своеобразное «альтруистическое» поколение» (Сергеев, 1992. С. 157). 2. Особи второго выводка являются преимущественно мигрантами, функция которых состоит в насыщении занимаемой таксоценом территории. Морфологически это самая мелкая генерация, представители которой мало агрессивны и не имеют индивидуальных участков. 3. Землеройки третьего (или последнего) выводка физиологически лучше приспособлены к перезимовке.

Однако вряд ли последовательность специализированных поколений у бурозубок закреплена столь же генетически жестко, как, например, у тлей (Шапошников, 1974). Возражением этому может служить, во-первых, тезис самого Г.Х. Шапошникова о том, что «сезонный полиморфизм вовсе не означает обязательный генетический полиморфизм, поскольку разные формы особей обеспечиваются одним и тем же генотипом» (С. 122); во-вторых, тот факт, что морфофизиологические особенности особей каждого поколения носят статистический характер (например, во втором поколении встречаются как крупные, так и мелкие особи, но статистически преобладают последние). Более вероятно, что каждое поколение представлено по-разному реагирующими на воздействие факторов-переключателей особями всех (или большинства) генетических линий и в определенный период «преимущество» получают особи той или иной генетической группы.

Специальная проверка связи плодовитости с численностью (Масловская, 2022) показала, что ни для одного фонового вида ни северного, ни южного таксоценов землероек на Сахалине зависимость повышения уровня плодовитости при снижении показателей численности не выявлена (Коэффициент корреляции Спирмена нигде не превышал

0,7 при $p < 0,05$). Однако обратим внимание на то, что для фоновых видов землероек в таксоценах с выраженными колебаниями численности (показатели которой в год пика могут возрасть в 10 раз) отмечен тренд уменьшения плодовитости от фазы депрессии к пику численности, тогда как в таксоценах с плавным ходом колебаний численности постоянно поддерживается высокий уровень плодовитости.

Если вступление в репродукцию сеголеток и увеличение плодовитости в той или иной степени могут способствовать увеличению численности, то некоторые механизмы направлены только на ее снижение. К таким механизмам относятся увеличение эмбриональной смертности, выключение из размножения части взрослых самок, сдвиг полового соотношения в сторону самцов и некоторые другие, а оценить их мы можем по количеству резорбций эмбрионов у беременных самок, по доле холостых самок среди всех перезимовавших, по соотношению полов в разных возрастных группах.

Считается, что резорбция эмбрионов участвует в регуляции численности посредством уменьшения плодовитости, что приостанавливает рост популяционной численности (Докучаев, 1998), причем гибель эмбрионов у бурозубок чаще всего приходится на первую и последнюю беременности (Докучаев, 1990). При изучении двух модельных таксоценов землероек на севере и юге Сахалина установлено, что из более чем 300 беременных самок резорбция отмечена единично у средней и когтистой бурозубок на фазах роста численности таксоцена. Таким образом, эмбриональная смертность является редким явлением и не может оказывать существенного влияния на регуляцию численности у землероек.

Увеличение доли холостых взрослых самок (т. е. перезимовавших самок, не вступивших в репродукцию на данный период времени) может вести к снижению уровня рождаемости и соответственно торможению скорости роста численности. Для всех фоновых видов землероек Сахалина выявлена статистически значимая корреляция доли холостых самок с показателями численности (коэффициент корреляции Спирмена при $p < 0,05$ равнялся 0,95 для средней, 0,81 для когтистой и 0,79 для тонконосой бурозубки). Максимальная доля холостых самок у средней бурозубки (42,9%) отмечена на фазе пика численности, у когтистой бурозубки (50% и более) – на фазах подъема и пика числен-

ности, у тонконосой бурозубки (93,%) – также на фазе пика. Однако динамика рассматриваемого показателя и ее особенности в разных таксоценах свидетельствуют о том, что увеличение доли холостых самок зависит от численности не только популяции, но и всего таксоцена в целом, а также от положения вида в структуре доминирования (Масловская, 2022).

Регуляция численности мелких млекопитающих, и землероек в частности, может осуществляться путем изменений полового состава (Шварц, 1962; Кубанцев, 1972; Шилов, 1977; Толкачев, 2007 и др.). Наиболее значимым в этом блоке механизмов контроля считается препятствие росту популяционной численности посредством увеличения доли самцов (Ивантер, 2019). Роль рассматриваемого показателя была также детально проработана на примере таксоценов землероек Сахалина (Масловская, 2022). Для двух модельных таксоценов отмечена тенденция к увеличению доли перезимовавших самцов при низких показателях численности всего таксоцена. Особенно ярко это проявлялось на фазах резкого снижения и депрессии численности, причем преимущественно у видов-доминантов, популяционная динамика которых совпадала с динамикой численности таксоцена. Преобладание взрослых самцов над самками подтверждает информацию (Докучаев, 1990) о более высокой жизнестойкости самцов в периоды депрессий, что является очень важным, так как обеспечивает полное участие половозрелых самок в размножении. Статистически значимых коэффициентов корреляции между долей молодых самцов и уровнем численности не выявлено, но прослеживается тенденция снижения численности в годы, которым предшествовало увеличение доли самцов-сеголеток в конце периода репродукции осенью.

Подводя итог сказанному, можно заключить, что у такой примитивной группы млекопитающих, как землеройки, плотностнозависимые механизмы регуляции численности не могут обеспечить эффективный контроль популяционной плотности. Однако особи близкородственных видов в таксоцене реагируют на плотность всех землероек и, таким образом, контроль плотности популяций разных видов делегируется таксоцену. Поскольку оптимальным можно считать комплекс механизмов регуляции, эффективно действующих при небольших отклонениях, становится понятным, что в ситуации с зем-

леройками единственно возможный путь – создание такого механизма контроля, чтобы регулирование плотности начиналось бы раньше, чем ее значения достигали критических величин. И это оказывается возможным только в составе таксоценов. Из-за сходства способов обмена информацией между близкими видами и действия механизмов фрактального перемешивания особей разных видов животными воспринимается величина общей плотности населения всей многовидовой группировки, которая достигает оптимальных значений гораздо раньше, чем у отдельных видовых популяций. В результате стрессовое возбуждение внутри каждой видовой популяции происходит очень плавно. Поскольку количество особей, реагирующих на эти отклонения, увеличивается медленно, снижение темпов размножения в пределах каждой популяции нарастает постепенно и легко обратимо.

Механизмами авторегуляции осуществляется тонкая настройка таксоцена к ситуациям, складывающимся в конкретном году. Слабоизменчивые видоспецифичные параметры являются необходимым условием формирования таксоценов, тогда как механизмы пространственного перераспределения и регуляции численности внутри таксоцена основаны на параметрах изменяемых. У синиц одни виды сами долбят дупла, а другие используют пригодные под обустройство гнезда полости, включая чужие дупла и искусственные укрытия. Это видоспецифичный параметр, обуславливающий саму возможность интегрирования данных видов в таксоцен. Но эти же виды могут сдвигать сроки начала размножения (при неизменности сроков высиживания), и это уже механизм регуляции, способствующий, в частности, снижению степени перекрывания трофических ниш в период выкармливания птенцов. У таких видов-эфемеров, как землеройки, зависимое от физиологии особей начало репродукции – это видоспецифичный параметр, а изменяемой характеристикой, обеспечивающей эффективное действие механизмов регуляции численности, является, например, изменение доли холостых взрослых самок, в том числе путем подключения к репродукции части сеголеток. Понятно, что такой механизм невозможен для долгоживущих синиц.

Триггером, запускающим механизмы авторегуляции, является увеличение напряженности биологического поля при достижении порогового уровня плотности, который может не наступать именно в

таксоценах, где эффективно действуют механизмы пространственного перераспределения в пределах каждой видовой популяции и фрактального комбинирования особей видов в разных местообитаниях. У синиц, большая часть видов которых откладывает определенное количество яиц один раз в году, а количество приступивших к самостоятельной жизни птенцов компенсируется смертностью, механизмы блокировки репродукции в таксоцене происходят редко и их трудно выявить. А у землероек рост численности начинается весной с минимальных показателей, что сильно задерживает включение популяционного «тормоза», и хоть сколько-нибудь значимые изменения мы можем регистрировать только осенью, в период завершения репродуктивного цикла. При этом именно в таксоценах резко возрастает значимость доминирующих видов.

6.2. Феномен доминирования

В таксоценах контроль над плотностью населения преимущественно связан с созданием и поддержанием необходимых видовых соотношений в различных участках биогеоценоза путем пространственной дифференциации особей разных видов. Поскольку каждый «контур саморегуляции» (термин Р.Ф. Абдеева) действует обычно в узком диапазоне допустимых отклонений, в биосистеме должны иметься датчики для замера отклонений и начального возбуждения этого контура, которыми в таксоцене являются особи видов-доминантов. Очень важно, что в таксоценах доминирование не подразумевает подавляющей функции: вид-доминант не расширяет свое жизненное пространство за счет более малочисленных видов, а, напротив, обеспечивает соответствующую ситуации пространственную равноперемешанность особей разных видов. В отличие от иерархически организованных структур, для сетевых и скелетно-сетевых биосистем, к которым относятся таксоцены, не подходит классификация доминантов на облигатных и факультативных. Хотя у разных групп животных, несомненно, существуют свои закономерности формирования, продолжительности функционирования и смены доминантов, выявлена

общая закономерность: чем больше видов включает ассоциация, тем меньше вероятность существования в ней облигатных доминантов (Бургов, 2015). В многовидовых ассоциациях муравейников с большим количеством видов, как правило, несколько факультативных доминантов существует в качестве содоминантов (Zakharov, 2009). Но можно ли в этом случае вообще выделять облигатных доминантов? Для таксоценов землероек следует говорить о доминантных группах (Нестеренко и др., 2016), состав которых комбинируется в зависимости от популяционной фазы каждого из фоновых видов. В условиях, когда большая часть особей всех видов погибает до начала репродуктивного периода, таксоцен как бы ежегодно формируется заново. Каждый год из видов фоновой группы оформляется лидер-доминант, вид, который обладает весной большим количеством начальных точек роста и соответственно лучшими возможностями для быстрого расселения сеголеток. По мере появления молодых всех остальных видов и их расселения таксоцен постепенно структурно замыкается в сеть с оформлением содоминантов.

Численное доминирование в сообществах землероек объяснялось действием конкуренции, выражающейся в прямом подавлении мелких видов более крупными (Пучковский, 1969; Dickman, 1988). Обсуждался также вопрос о существовании энергетически обусловленных оптимальных размеров тела (Межжерин, Мельниченко, 1970). Но подобные объяснения справедливо считались неубедительными (Шварц и др., 1992), и значительная часть исследователей сошлась на том, что причиной преобладания одного вида над другими нужно искать в сфере трофических отношений.

Доминирующий вид землероек в Евразии – относительно крупный (*Sorex araneus*), в Северной Америке – мелкий (*S. cinereus*). И. Хански (Hanski, 1989, 1994) предположил, что такое различие может быть следствием значительно большей «продуктивности» лесов Евразии по сравнению с Неарктикой. Меньшая продуктивность лесов ведет к изменению доступности крупных жертв и благоприятствует обилию более мелкого вида. В качестве примера автор приводит факт малочисленности дождевых червей в хвойных лесах Неарктики из-за практически полного их исчезновения в период плейстоценовых оледенений.

Схема эта достаточно упрощенная и не объясняет таких вариантов, как доминирование среднеразмержного вида *S. caecutiens* в высокопродуктивных хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока и Сибири или доминирования *S. fumeus*, близкой по размеру *S. araneus*, в хвойных лесах восточной части Северной Америки (Kirkland, Schmidt, 1982). Учитывая это, Е.А. Шварцем было предположено, что доминирующий вид – это вид, основной спектр питания которого лежит в зоне размерного оптимума кормов данной экосистемы (Шварц и др., 1992). Несмотря на модификацию определения, суть остается прежней – возможность численного преобладания обусловлена лучшими параметрами кормовой базы.

«Трофические» гипотезы слишком поверхностны, чтобы объяснить суть явления доминирования в таксоценозах, и прежде всего потому, что ориентированы на экологический аспект зависимости «объект – среда» и оторваны от проблемы организации биосистемы. Более продуктивным мне представляется предположение, что количественно преобладающий вид является организующим началом в таксоцене (Нестеренко и др., 2016).

В лесных таксоценозах Приморья из группы доминирующих по численности видов первой приступает к размножению когтистая бурозубка, на одну–две недели позже – средняя, а затем с небольшим интервалом – равнозубая. Сеголетки первого вида начинают расселяться раньше молодых двух других видов, за счет которых идет насыщение уже частично занятой территории. Однако второе поколение средней бурозубки появляется раньше, чем у других видов, и именно этот вид обеспечивает формы сращивания популяционных фракталов в разных местообитаниях. Расселяющиеся сеголетки средней бурозубки, двигаясь против градиента напряженности биологического поля таксоценоза, обеспечивают в каждом местообитании определенную степень «перемешанности» особями разных видов, тем самым нормируя видовые соотношения и поддерживая симметрию таксоценоза. При следующих размножениях «направленность» расселения по занимаемой таксоценозом территории усугубляется. Эта схема характерна для всех таксоценозов землероек с тем отличием, что в статусе доминантов выступают разные виды.

Именно доминирующие виды становятся проводящей системой, ответственной за формирование активных центров, обеспечивающих протекание разветвленных цепных процессов. Преобладая по численности, доминанты являются своего рода «нервной системой» таксоцена, фрактально организованной сетью многочисленных датчиков во всех местообитаниях. В сети время от времени возникает волна возбуждения. Она движется по сети, активируя одни элементы и тормозя другие. Обладая максимальной проводимостью своего популяционного биологического поля при полисистемности активных центров, доминант гораздо быстрее реагирует на изменение состояния общего поля таксоцена.

Таким образом, численное преобладание – то звено, за счет которого максимально эффективно осуществляется действие механизмов регуляции по поддержанию оптимальной плотности каждой видовой популяции и таксоцена в целом. Следовательно, для таксоценов доминант – это вид, который, превалируя по численности, нормирует пространственные взаимоотношения остальных видов, калибруя их распределение, т. е. выступает «организатором».

Хотя проблема «организаторов» к настоящему времени не решена, понятно, что она отражает биологическую специфику более общих законов организации систем (Сетров, 1971) и связана с представлениями об активных центрах биологических структур. В ботанике это эдификатор – вид, определяющий строение растительного сообщества, что близко к понятию детерминанта – вида, определяющего структурные особенности и функцию системы. В список организаторов попадает и «эмбриональный организатор» (Speman, Mongold, 1924), трактуемый как регион, фрагмент которого способен к индукции вторичной оси тела (Краус и др., 2011) и индукционная активность которого запускает каскад событий, необходимых для корректного формирования плана строения организма как целого (Stewart, Gerhart, 1990). В физиологии активным центром является доминанта, как очаг возбуждения в центральной нервной системе, временно определяющий характер ответной реакции организма на внешние и внутренние раздражения (Ухтомский, 1966).

Представление об организаторах в таксоценах стоит в одном ряду с организаторами в эмбриологии, эдификаторами в ботанике, доми-

нанте в физиологии и других активных центрах биологических структур. Здесь уместны два вопроса: «Что все-таки понимать под организатором?» и «Какие свойства отдельных элементов дают им организаторские способности?».

Исходя из сказанного выше ответ на первый вопрос очевиден: доминирующий вид является основным звеном в поддержании симметрии пространственной структуры таксоцена. Доминант должен:

- 1) Обладать наибольшими возможностями к увеличению своей численности. У землероек это обеспечивается несколькими путями: во-первых, максимально возможным количеством приплодов, во-вторых, ранним началом репродукции, в-третьих, физиологической способностью сеголеток первого поколения вступать в размножение;
- 2) обладать высоким уровнем внутрипопуляционной организации и лучшими по сравнению с другими видами средствами коммуникации;
- 3) являться коренным обитателем основного типа биогеоценозов данного биома, максимально адаптированным к его условиям, в том числе и в трофическом отношении.

В соответствии с законами теории систем формирование новых структур происходит на базе уже существующих. Образованию новой системы обычно предшествует распад предыдущей, но распад не означает исчезновение. Строго говоря, для любых систем речь всегда идет не об образовании, а о преобразовании. Крайним вариантом, конечно, может быть преобразование, приводящее к уничтожению всех взаимосвязей элементов системы (например, разрушение кристалла), но в биосистемах их преобразование, начинающееся с дезорганизации, когда рвутся старые связи между элементами, заканчивается их реорганизацией.

Для дезорганизации любой системы всегда есть причины. Но если для многих биосистем можно выявить исключительно внутренние причины (например, прекращение роста и воспроизводства составляющих систему элементов или вызванный мутациями непрерывный количественный рост в ограниченном пространстве некоторых элементов), то триггером преобразования таксоцена могут быть только внешние причины. Это либо долговременное катастрофическое изменение внешней среды, либо проникновение в систему чуждых объектов. Хотя в большинстве случаев второе является следствием первого.

Таксоцен постоянно бомбардируется чужеродными элементами: это и инвазии, в том числе антропогенного происхождения, и пульсация «гибридных зон» разных элементов. Но дезинтеграция таксоцена происходит преимущественно в том случае, если дестабилизация стимулируется проникновением в систему нового элемента. Сам факт появления нового элемента не случаен, а возможен лишь в случае нарушения соответствия между параметрами внутренней и внешней среды конкретной системы и той или иной степенью блокирования ее иммунитета. Процесс возбуждения внутренней среды в большинстве случаев начинается «сверху», т. е. следует за возбуждением внешней среды, причем здесь часто действует принцип слабого звена: в первую очередь изменение параметров внешней среды отражается на наибо-

лее сильно (или наиболее слабо) автономизированных подсистемах. Их дезинтеграция обуславливает возбуждение полей эквивалентных подсистем, что в условиях продолжающегося нарушения среды внешней для них общей системы ведет к разбалансировке сопряженных систем. Происходящий сбой действия системообразующих факторов обуславливает увеличение диапазона допустимых отклонений внутри подсистем и соответственно нарушение адекватного действия механизмов саморегуляции. Внутрисистемные связи начинают ослабевать, и на определенном этапе этот процесс принимает необратимый характер: происходит такое нарушение симметрии, которое невозможно исправить авторегуляторными механизмами поддержания упорядоченности. Продолжающаяся дестабилизация биосистемы, разрушение ее биологического поля и сопряженное разрушение внутренней среды ведет к «открытию границ». Усиливающаяся инвазия чужеродных элементов, в конце концов, и ведет к распаду системы.

Вообще-то о границах таксоцена надо было поговорить раньше. Хотя мы и касались этого вопроса, четкой позиции по нему не прозвучало. С одной стороны, все вроде бы просто: коль скоро в определении таксоцена включено понятие биогеоценоза, то и границей таксоцена должна быть граница биогеоценоза. Но хорошо известно, что между биогеоценозами часто нет четких границ и любой биогеоценоз представлен комплексом разновозрастных участков на разной стадии сукцессионных переходов. Именно поэтому в определении таксоцена введены уточнения про «определенный тип биогеоценозов» и «историческую связь» с этим типом.

Так, долинный тополево-ильмовый лес и широколиственно-чернопихтово-грабовый лес являются частью единого комплекса биогеоценозов кедрово-широколиственного леса, и соответственно его, несомненно, населяет единый таксоцен землероек. Но исходя из того, что граница биогеоценоза чаще всего совпадает с границей растительных сообществ (Сукачев, 1964), лиственный и хвойный лес, например, являются разными биогеоценозами, и можем ли мы тогда рассматривать обитающих в этих фитоценозах синиц как один таксоцен? Вероятно, можем, если лиственные и хвойные леса распределены мозаично и перемежаются смешанными лесами, и не можем, если между ними существует выраженная полоса, в пределах которой ме-

няется соотношение экологических компонентов, а значит, баланс факторов среды и видовой состав биоты. Рассматриваемый вопрос сродни таковому при обсуждении границ между популяциями: если не существует четкого барьера, установить границу между популяциями мы не можем.

Для разных групп животных (различающихся продолжительностью жизни, типом питания, жизненного цикла и т. д.) следует индивидуально подходить к оценке размера и границ их таксоценов. Не претендуя на окончательное решение рассматриваемой проблемы, я для себя решаю этот вопрос следующим образом. К одному биоценозу я отношу участок биосферы, через который нельзя провести ни одну из существенных почвенно-геохимических границ. К разным таксоценом я отношу таковые, которые отличаются хотя бы одним элементом фоновой группы, но в случае схожести видового состава смежных таксоценов я допускаю существование обширных (переходных) транзитных зон. В качестве примера приведу таксоцены землероек Хасанского района Приморья и Сахалина.

В широколиственных смешанных лесах Восточно-Маньчжурского нагорья обитает типично лесной таксоцен землероек, представленный восьмивидовым комплексом (*Sorex mirabilis*, *S. unguiculatus*, *S. isodon*, *S. gracillimus*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *Cr. lasiura*, *Cr. shantungensis*). В прибрежных растительных ассоциациях, представляющих собой мозаику редкостойных дубняков, кустарниковых редколесий и луговых формаций, называемых влажной лесостепью (Ливеровский, 1946) или маньчжурской прерией (Галанин, 2012), обитает лесостепной таксоцен, состоящий из семи видов (*S. roboratus*, *S. daphaenodon*, *S. tundrensis*, *S. caecutiens*, *S. minutissimus*, *Cr. lasiura*, *Cr. shantungensis*). Первые три вида лесостепного таксоцена за шесть лет стационарных исследований ни разу не были пойманы в лесах заповедника «Кедровая падь» (Нестеренко, 1992). В переходной зоне шириной около 1,5 км отлавливалась только *S. caecutiens*, являющийся общим видом для таксоценов обоих типов. Ни разу в зоне лесостепного таксоцена не были отловлены *S. mirabilis*, *S. unguiculatus*, *S. isodon*, а поимка *S. gracillimus* была зарегистрирована лишь один раз в дубняке в трех километрах от границы лесного биоценоза. Таким образом, налицо существование четко выраженной

границы между таксоценами, совпадающей с границей между биогеоценозами, шириной менее двух километров.

Северный и южный таксоцены землероек, изучавшиеся на о-ве Сахалин (Локтионова и др., 2016; Нестеренко и др., 2016), хотя и имеют одинаковый видовой состав, несомненно, являются разными таксоценами (Нестеренко, Локтионова, 2017). Землеройки южного таксоцена обитают в возобновляемых лиственно-хвойных и лиственных лесах, а северного – в преимущественно темнохвойных лесах с резко различными климатическими условиями. Но переход от одного типа биогеоценоза к другому происходит по территории острова постепенно. Исследования в центральной части Сахалина показали, что по динамике структуры доминирования таксоцены этого района занимают промежуточное положение между южными и северными (Нестеренко и др., 2015), и мы вряд ли сможем выявить четкие границы между смежными таксоценами. Аналогичных примеров в литературе много и любой специалист легко найдет их в изучаемых им группах животных.

Надорганизменные биосистемы от популяции до биосферы представляют собой диссипативные структуры (Гленсдорф, Пригожин, 1973) – саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы. Понятно, что выражения типа «популяция является диссипативной самоорганизующейся системой» не только не дают объяснения механизмов этой самоорганизации, но даже не раскрывают сущности. Про самоорганизацию я уже писал выше, но с ней все интуитивно понятно. В качестве примеров обычно вспоминают общественных насекомых, например, марсоходных светлячков с их потрясающей синхронизацией мигания. Но не менее эффектны примеры из жизненных циклов муравьев, пчел или термитов. Так, отсаживаемые отдельно от родительского муравейника особи ведут себя как одиночные муравьи. Но когда их численность превысит определенный уровень, независимые муравьи становятся частью целого: они начинают строить муравейник, причем каждый выбирает себе специализацию и начинает работать над поддержанием своего нового дома. Говоря о феномене диссипации, мы имеем в виду то, что в далеких от равновесия системах могут сами собой образовываться упорядоченные структуры, вбирающие в себя элементы до этого друг другу чуждые, и тем са-

мым в новой системе реализуется сродство частей к целому. В этом и состоит суть следующего за распадом этапа – формирования новой системы.

Описываемые процессы в таксоценах мало отличаются от таких в любых надорганизменных системах и частично были рассмотрены в разделе, посвященном видовым комбинациям биосистем в рамках теории сборки (2.2.1.) Во вновь формирующихся таксоценах кроме прежних элементов включаются виды из географически доступного видового пула. Появляющиеся дисгармоничные комплексы проходят стадию, называемую иногда экологическим отбором или экологическим фильтром (Belyea, Lancaster, 1999), по окончании которой в новом варианте таксоцена остаются только близкородственные виды, экологически взаимодополняющие друг друга для выполнения своей функции во вновь сформировавшихся биогеоценозах.

На следующем этапе – оптимизации – происходит дальнейшая подстройка видовых популяций, основанная на единстве процессов дифференциации и интеграции, при которой углубляющаяся дифференциация элементов усиливает их интеграцию (количественный рост качественно тождественных элементов обуславливает необходимость их расхождения в ресурсном пространстве, а комплекс системообразующих факторов на основе взаимодополнения элементов способствует их интеграции). Формирующееся в этот период биологическое поле замыкает систему, способствуя возникновению границ, выход за которые может быть губителен для элементов.

Теоретически возможны два направления реорганизации таксоценов – эволюционный, предполагающий постепенное встраивание новых элементов в существующую структуру, и революционный, когда сборка новой системы происходит после распада предшествующей. Часто процесс преобразования (реорганизации) заменяют понятием «развитие», которое означает направленное изменение объекта, в результате которого возникает его новое качественное или количественное состояние. В философии, кстати, также различают две формы развития – эволюционную (от лат. *evolution* – развертывание), предполагающую постепенное количественное изменение, и революционную (от лат. *revolution* – переворот), означающую качественное изменение структуры объекта. И все бы ничего, но до тех пор, пока в

качестве синонима «развития» не стал использоваться термин «эволюция». Каждая наука подстраивала этот красивый термин под свои задачи: появилась и «эволюция планет», и «эволюция общества» и десятки других «эволюций». В синэкологии подходы и принципы эволюционного учения также стали распространяться на сферу преобразования сообществ и экосистем. Многие ученые, понимая, что просто происходит непродуманный перенос «модусов эволюционных преобразований организменного уровня на биоценоз или биосферу в целом, что следует квалифицировать как простую подмену понятий» (Чернов, 1996. С. 285), прямо высказывались против этого. Еще Д.Н. Кашкаров (1933) предупреждал, что нельзя говорить в прямом смысле об эволюции сообществ и биоценозов, а Р. Мэй (1981) прямо утверждал, что экологические системы как таковые не эволюционируют. К сожалению, «эволюционный» подход становится все более популярным, и в значительной степени это связано с подмеченным Ю.И. Черновым феноменом: многие авторы, обсуждая проблемы преобразования надорганизменных биосистем, подменяют «эволюцию экосистем и сообществ» вопросом «эволюции в экосистемах и сообществах», например, ценотическими факторами преобразований организмов (Чернов, 1984б).

Анализ литературных данных вроде бы поддерживает идею эволюции таксоценов и не противоречит положениям нейтральной теории (Hubbell, 2001), декларирующей существование двух условий: 1) конкретное локальное сообщество рассматривается как часть метасообщества, содержащего весь пул видов, служащего источником пополнения исчезающих видов; 2) в сообществе есть некоторое количество мест, которые могут быть заняты особями (если численность вида растет, то автоматически уменьшается численность других видов). В качестве примера можно привести таксоцен синиц.

Лазоревка *P. caeruleus* до конца XX века обитала лишь в европейской части России (Степанян, 1990), и в Зауралье этот вид на гнездовании был впервые обнаружен лишь в 1993 г. Сейчас лазоревка продолжает расселяться на восток (Гилев и др., 2020), достигнув долины р. Иртыш (Нефедов, 2017). А.В. Гилев с соавторами считает это примером «происходящей на наших глазах перестройки таксоценов синиц с внедрением в него нового вида» (Гилев и др., 2020. С. 239). При этом

авторы сами указывают, что прежняя структура многовидового сообщества не претерпевает существенных изменений, а «новый вид пока не нашел новую нишу, и как будет развиваться ситуация, покажет время» (Там же. С. 239). Во-первых, 30 лет – слишком маленький срок, чтобы говорить о реорганизации таксоценоза. Расширение ареалов (или их пульсация) регулярно происходит у многих видов, особенно в эпоху глобальных антропогенных трансформаций ландшафтов и периоды климатических нарушений, но не всегда заканчивается успешно. Во-вторых, совместная встречаемость видов, как уже говорилось, не всегда свидетельствует о принадлежности этих видов к одному таксоценозу. Местообитания лазоревки в границах основного ареала приурочены к относительно разреженным листовым лесам, где особи этого вида предпочитают участки с высокими, имеющими большой объем кроны деревьями (Шемякина и др., 2007), и в Зауралье особи этого вида, возможно, гнездятся в участках, слабо перекрывающихся с местообитаниями аборигенных видов. Другой вопрос, что этот вид пополнил «географически доступный видовой пул», из которого будет формироваться новая структура, в случае если биогенный кризис приведет к дезинтеграции прежнего таксоценоза.

Для большинства групп животных, как и в описанной выше ситуации с синицами, реконструировать пути трансформации их таксоценозов можно только гипотетически, тогда как в случае с таксоценозами землероек мы можем опираться на палеонтологические данные, а объем фоссильного материала из пещерных отложений оказывается достаточным, чтобы выводы не были умозрительными.

Пещера Близнац расположена в Приморском крае в зоне хвойно-широколиственных лесов хр. Сихотэ-Алинь, и на протяжении тысяч лет она являлась «естественной ловушкой» для мелких млекопитающих, так как представляет собой колодец, осадконакопление в котором происходило через входное отверстие (Берсенева, 1977). Кости землероек встречаются в отложениях этой пещеры с 7,1 м. Суммарно из шурфа было извлечено 3008 фрагментов черепов землероек и идентифицировано 11 видов, из которых 8 относятся к роду *Sorex* и два – к роду *Crocidura* (Нестеренко и др., 2002). Распределение костных остатков обнаруженных видов по глубине шурфа представлено на рис. 7.

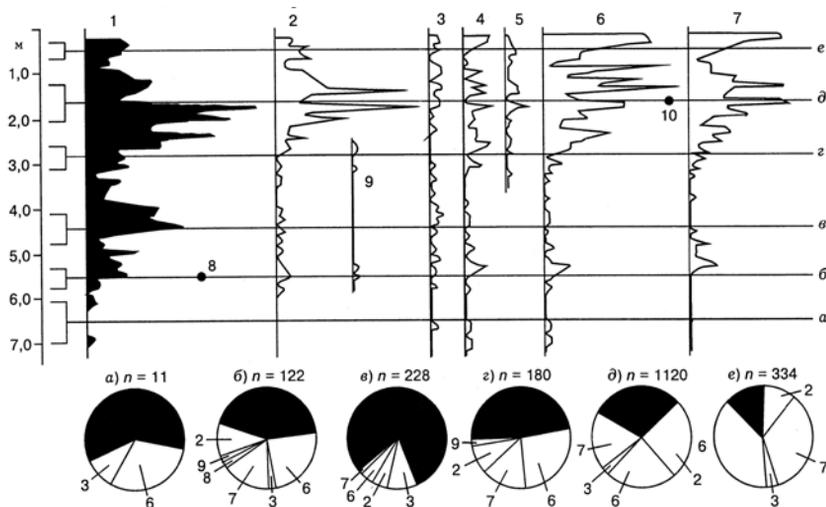


Рис. 7. Повидовое распределение костных остатков землероек в отложениях пещеры Блинец (1–10) и видовая структура их таксоценов (а–е) на разных этапах позднечетвертичного периода. Вверху: по вертикали – глубина шурфа, по горизонтали – количество (в абсолютных значениях) обнаруженных в каждом слое раскопа костных фрагментов белозубок: 1 – *C. lasiura*, 2 – *C. shantungensis*; бурозубок: 3 – *S. mirabilis*, 4 – *S. isodon*, 5 – *S. unguiculatus*, 6 – *S. ex.gr.unguiculatus-isodon* (включая фрагменты, не идентифицированные до вида), 7 – *S. caecutiens*, 8 – *S. tundrensis*, 9 – *S. roboratus*, 10 – *S. daphaenodon*. Внизу: диаграммы видового сходства землероек (% от общего количества фрагментов n), обнаруженных на глубине, м: а – 7,0–6,0; б – 5,8–5,3; в – 4,7–4,0; г – 3,0–2,6; д – 1,9–1,1; е – 0,5–0,3 (по: Нестеренко и др., 2002)

Наиболее интересен видовой состав в выборках с глубин 4,7–4,0 м и 4,0–3,2 м. В первом случае при абсолютном преобладании белозубок (87,6% от общего количества) среди бурозубок преваляровала гигантская (9,8%), в четыре раза превосходящая по обилию остальные лесные виды рода. Можно предположить, что такой состав таксоценов землероек мог существовать во время оптимума голоцена (8–5 тыс. лет назад), когда среднегодовые температуры превышали современные на 5°C и климат был более влажным (Короткий и др., 1996). Широкое развитие получили не только полидоминантные леса с термофильными породами, но и обширные участки влажной лесо-

степи на понижениях рельефа. В этих же слоях отложений обнаружены костные остатки теплолюбивых рукокрылых – *Rhinolophus ferrumequinum* и *Myotis formosus*, обитающих сейчас значительно южнее (Тиунов, 1997). Впервые встречаются остатки представителей рода *Mogera*, происходит увеличение численности аборигенной крысы *Rattus norvegicus*.

Начиная с 4,0 м отмечено серьезное изменение видового состава мелких млекопитающих в пещерных отложениях. На фоне общего четырехкратного уменьшения остатков землероек резко сокращается доля участия в фауне лесных видов бурозубок. Исчезают теплолюбивые летучие мыши (два вида *Pipistrellus* с глубины 4,0 м, *Myotis formosus* с 3,8 м, *Rhinolophus ferrumequinum* с глубины 3,2 м), и на глубине 4,3 м появляется северный кожанок *Eptesicus nilssoni*, в настоящее время обитающий значительно севернее (Тиунов и др., 2021). Резко падает обилие серой крысы, одновременно с увеличением числа костных фрагментов рыжих полевок (Алексеева, 1986) и кратковременным появлением полевки-экономки (Алексеева, Голенищев, 1986). Таксоцены землероек в этот период включали следующие виды: *S. caecutiens*, *C. lasiura*, *C. shantungensis*, *S. tundrensis*, *S. roboratus*, *S. daphaenodon*, *S. isodon* и *S. mirabilis*.

Сказанное подтверждается данными, полученными при раскопках в другой пещере Приморского края – Медвежий Клык, расположенной на хр. Лозовый в южных отрогах Сихотэ-Алиня (Демин и др., 1980). Пещера также представляет собой колодец карстового происхождения, входное отверстие которого экспонировано вверх, т. е. пещера является естественной ловушкой для мелких млекопитающих. Всего из шурфа глубиной 5,4 м было извлечено 5460 костных фрагментов землероек, относящихся к 12 видам (когтистая и равнозубая бурозубки были объединены в одну группу *S. ex.gr.unguiculatus-isodon*). С деталями этого исследования можно ознакомиться в ряде публикаций (Панасенко, Тиунов, 2010; Omelko et al., 2020), но нам важно, что по результатам работы выделяются два рубежа, когда на фоне глобальных ландшафтно-климатических изменений происходила трансформация таксоценов землероек. Наиболее интересен рубеж, судя по радиоуглеродным датировкам, соответствующий периоду 5,7–10,7 тыс. лет назад, когда на фоне общего снижения количества

костных остатков землероек резко сократилось обилие *S. roboratus* и *S. daphaenodon*.

Таким образом, анализ материалов по ископаемым остаткам из пещер Приморья позволяет предположить, что в позднечетвертичное время существовало несколько периодов, когда происходила дезинтеграция таксоценов землероек. При рассмотрении общей схемы нас не должны особенно волновать разночтения в датировках ископаемого материала, т. е. произошло это 4,5 тыс. лет назад (Тиунов, 1976; Нестеренко и др., 2002), около 8 тыс. лет назад (Omelko et al., 2020) или около 12 тыс. лет назад (Алексеева, Тиунов, 1987; Алексеева и др., 2017). Из-за скудности материала, трудностей при сравнении данных, полученных разными методами, и несовершенства датировок фосильных остатков мы не можем точно сказать, когда это случилось и какова продолжительность периода распада. Важно, что этот распад всегда сопровождался внедрением новых видов и сменами в группе доминантов. О прохождении таксоценом стадии дезинтеграции свидетельствует совместная встречаемость видов с резко различными характеристиками. В составе так называемых дисгармоничных фаун на одной территории могут обитать экологически взаимоисключающие друг друга виды, и сам факт наличия дисгармоничной фауны свидетельствует о реорганизации сообществ.

Видовая структура таксоценов, близких современным и существенно отличных от таковых в начале голоцена, сложилась на территории современного Приморья 1,5–2 тыс. лет назад. Именно в этот период сформировались ландшафты, близкие к современным, и климатические флуктуации уже почти не влияли на структуру растительности. По данным споро-пыльцевого анализа в это время на рассматриваемой территории господствовал лесостепной тип растительности (Верховская, 1990) с сохранением на повышенных участках рельефа хвойно-широколиственных лесов. В этот период и произошло разделение таксоценов землероек на два основных типа – лесные и лесостепные. *S. roboratus* и *S. daphaenodon* нашли приемлемые условия существования в растительных формациях открытого типа, а *S. isodon* и *S. unguiculatus* – в лесных.

Интересно отметить, что к аналогичным выводам можно прийти при изучении структуры таксоценов землероек на островах, отделив-

шихся от материка в дельте р. Раздольная как раз в период господства на этой территории ландшафтов открытого типа (Короткий и др., 1996). На о-ве Русский, изолировавшемся от материка около 7 тыс. лет назад (Велижанин, 1976), обитает пять видов землероек: *S. roboratus*, *S. daphaenodon*, *S. caecutiens*, *C. lasiura* и *C. shantungensis* при доминировании *S. roboratus* (66,7%) и повышенной долей участия в фауне *S. daphaenodon* (16%). Несмотря на то что в настоящее время, в отличие от периода, когда происходило отделение острова, он занят преимущественно широколиственными лесами, из-за невозможности вселения лесных видов во второй половине голоцена таксоцен сохранил исходную видовую структуру. При отсутствии внедрения новых видов в условиях островной изоляции и незначительности антропогенных преобразований таксоцены на о. Русский, по-видимому, не проходили стадию распада, обусловившего на материке формирование таксоценов землероек лесного и лесостепного типов.

Продолжительность процесса дестабилизации таксоценов напрямую связана с темпами преобразования биогеоценозов. По мере трансформации среды происходит увеличение количества характеризующихся иным составом растений и животных интразональных участков, по которым расселяются нетипичные для данных экосистем виды. Постепенно мозаичность ландшафта увеличивается, интразональные участки сливаются, «разрывая» некогда единый биогеоценоз на сеть изолированных биотопов со все более проницаемыми границами.

До тех пор пока не меняется видовой состав ядра таксоценов, состоящего из доминирующих видов, можно говорить лишь о «развитии», оптимизации структуры таксоценов в изменяющихся условиях. На первый взгляд трансформация современных лесостепных таксоценов землероек Приморья под действием комплекса антропогенных факторов происходила аналогично тому, как это имело место в эпоху климатических катаклизмов. Однако преобразование таксоценов шло без проникновения в них новых видов. В качестве примера можно привести сравнение данных по разнесенным во времени близким точкам, свидетельствующим, что процесс трансформации таксоценов происходил путем перестройки сложившейся структуры одних и тех же элементов. Если в биоценозах нижнего течения р. Илиястая в

1966 г. (Юдин, 1975) при доминировании *S. tundrensis* (52,9%) еще была высока доля участия *S. roboratus* (26,4%) и *S. daphaenodon* (13,2%) и низка *S. caecutiens* (5,6%), то в близ расположенном пос. Нестеровка спустя 28 лет (Нестеренко, 1999а) в год пика численности бурозубок было поймано всего по одной особи *S. daphaenodon* (0,7%) и *S. roboratus* при доминировании *S. caecutiens* (52,3%).

Таким образом, инициация процесса дезинтеграции таксоценов стимулируется теми или иными резкими нарушениями внешней среды и в случае внедрения новых видов может заканчиваться распадом таксоцена. В ходе последующего формирования нового таксоцена из его состава элиминируются виды, условия существования которых не соответствуют параметрам новой среды.

Заметим, что кроме рассмотренных выше естественных причин дезинтеграции таксоценов существуют и искусственные. Примером может служить интродукция животных в сложившиеся сообщества. При непродуманности акции и недоучете всех возможных нарушений вторичных связей элементов данного сообщества новый вид может «взорвать» систему изнутри с соответствующими последствиями.

По мере установления новых границ биогеоценозов стадия фрагментации сменяется стадией оптимизации, когда процесс пространственной консолидации элементов (видовых популяций) с определенного времени начинает утрачивать зависимость от внешней среды и важнейшим фактором становятся внутренние свойства элементов.

Данная стадия может иметь два основных варианта: а) когда восстанавливается структура таксоцена на базе уже существующих дестабилизированных структур и б) когда создается совершенно новая структура. Характерной особенностью обоих вариантов является оформление резко преобладающего по численности доминанта. В первом случае им становится один из видов исходного сообщества. На протяжении позднего плейстоцена и почти всего голоцена таким видом в таксоценах Приморья являлись белозубки, и лишь в конце голоцена им стала средняя бурозубка. Во втором случае – либо также один из прежних видов, либо вид-вселенец.

Далее формирование группировки происходит центростремительным путем: другие виды, как вновь проникающие на новую территорию, так и уже обитавшие там ранее, включаются в систему

социальных контактов вида, сохраняющегося в образующейся системе в качестве преобладающего и поддерживающего насыщенность своего популяционного биологического поля в максимально возможной для данных условиях степени. Функционируя как «организатор», вид-доминант становится своего рода «интегрирующим центром», по которому идет подстройка остальных элементов.

В том случае, если доминант остается прежним, с восстановлением ландшафтно-климатической обстановки, вне зависимости от предшествующей степени дезинтеграции, восстанавливается и прежняя структура таксоцены. Вероятно, из-за сохранения в качестве доминанта уссурийской белозубки происходило постоянное воссоздание структуры таксоценов в позднечетвертичное время, а смена доминанта (средняя бурозубка) в конце голоцена обусловила и последующее изменение структуры таксоценов землероек в Приморье. Понятно, что в других регионах ситуация могла отличаться. Так, доминант в таксоценах землероек на территории современной ЕАО не менялся на протяжении 50 000 лет (Voyta et al., 2022).

Вероятно, по такой же схеме формируются многие островные таксоцены млекопитающих. Становление островных териокомплексов является самостоятельной обширной темой, и здесь я хочу обратить внимание лишь на так называемый феномен «экологического высвобождения», трактуемый как подъем численности определенно-го вида при отсутствии конкурента.

Хотя экологическое высвобождение часто связывают с явлением «компенсации численности», это не одно и то же. Я не представляю себе естественных причин исчезновения доминирующего вида в стабильно функционирующих материковых сообществах, а к возможности экстраполяции результатов экспериментов на естественные процессы (в данном случае – последствий искусственного селективного удаления доминанта на «огороженных» участках) отношусь крайне скептически.

Экологическое высвобождение обычно наблюдается на островах и также имеет два варианта – когда материковые формы заселяют острова, занятые местными формами, и когда заселяются свободные от близких видов островные территории. «Классическим» является первый вариант, при котором новые виды «вытесняют» старые, при-

чем сам процесс вытеснения обычно объясняется следующим образом: «выжившие виды имели конкурентное преимущество, а перекрывание ниш было слишком большим для существования. Поэтому до того, как естественный отбор привел к смещению признаков и разделению ниш, один из видов вымирал» (Пианка, 1981. С. 219).

Прежде всего нужно помнить, что вселение новых видов может происходить только тогда, когда резко нарушается устойчивость среды (например, само появление соединяющих острова и материк «мостов», являющееся следствием регрессии моря, говорит о катастрофическом изменении климатической обстановки). Аборигенные виды, в силу условий обитания на островах обычно являющиеся более специализированными, не могут адаптироваться к новым условиям, и особи этих видов, при невозможности как включиться в систему социальных контактов формирующегося сообщества, так и расселиться в более благоприятные места из-за ограниченности пространства, начинают гибнуть по естественным причинам. Интенсивность естественного вымирания усугубляется такими типичными для всех переходных периодов явлениями, как резкое изменение поведения и постоянно высокая стрессовая нагрузка, на фоне возможных массовых эпизоотий и нарушения сбалансированности отношений хищник–жертва.

Многие исследователи считают, что именно в этот период наблюдается максимальная степень межвидовой конкуренции. Так А. Броссе (Brosset, 1988) полагает, что «этап экологического отбора определенных видов из географически доступной части видового фонда *Soricidae*», как первоначальный этап формирования многовидового сообщества белозубок, происходит только под влиянием конкуренции. Говоря об изменении структуры таксоценов землероек в Западной Сибири, об этом же пишет В.Е. Сергеев (2003). Мне представляется, что конкуренция здесь не при чем: все виды, которые были неспособны обосноваться в данных биогеоценозах из-за несоответствия их биологических особенностей к новым условиям, не прошли фильтр соответствия среде обитания (Belyea, Lancaster, 1999; Booth, Swanton, 2002) и были уже элиминированы на предыдущем этапе, а нормировка избыточности особей определенных видов происходит восстанавливающимися механизмами регуляции опти-

мальных видовых соотношений по законам частей целого (см раздел 5.2.).

При формировании таксоцена на незанятых островах (что для бурозубок возможно, например, при заселении островов в условиях освобождения их от ледников, уничтоживших обитавших там землероек) вид-вселенец пытается восстановить структуру «своими собственными силами». Здесь вступает в действие основной прием повышения надежности системы, удачно названный «избыточностью функциональной ткани» (Онопrienко, 1998). Это явление является основным способом обеспечения устойчивости биологических систем в нестационарных или непредвиденных условиях, при этом подчеркивается, что «несмотря на то, что дублирование является не самым совершенным видом коррекции ошибок..., этот «архаичный» способ повышения надежности является наиболее эффективным для безошибочного воспроизведения жизненно важных структур» (Онопrienко, 1998. С. 40).

Увеличение числа особей, способствующее восстановлению внутренней среды и общего популяционного поля, обеспечивается путем реализации всех потенциальных возможностей вида к максимальному воспроизводству. Например, на о-в Карагинский, где обитает только средняя бурозубка, при постоянно высокой численности (до 150 особей на 100 конусо-суток) процент половозрелых особей сеголеток достигает 30%, а готовых к размножению самцов-сеголеток – в несколько раз больше по сравнению с материковыми популяциями (до 5%).

Однако со временем «одновидовое» существование землероек приводит к деградации биосистемы. Здесь уместно вспомнить о принципе минимального разнообразия, гласящего, что любая биосистема может существовать при условии определенного разнообразия элементов и ниже минимального уровня находится критический порог, достижение которого ведет к разрушению биосистемы. Этот принцип вытекает из закона необходимого разнообразия Эшби (1959), согласно которому система обладает устойчивостью для блокирования внешних и внутренних воздействий при достаточном внутреннем разнообразии. Сказанное в полной мере касается таксоценов. Так, на о-ве Монерон, изолированном от материка в среднем плейстоцене,

популяция единственного из обитающих там видов землероек *S. parvicaudatus* находится на грани вымирания. При обилии корма, отсутствии хищников и «конкурентов» численность бурозубок крайне низка, самки приносят одного (реже двух) детенышей, и у животных наблюдаются многочисленные физиологические аномалии. Такая естественная деградация вряд ли может объясняться естественным «старением» изолированной системы (существуют примеры более длительного обитания на островах землероек нескольких близких видов), но может служить еще одним косвенным доказательством, что существование землероек в составе таксоценов – не возможность, а необходимость.

На заключительном этапе преобразования таксоценов – стадии настройки – происходит «замыкание» биосистемы и начинается период медленных изменений при возрастающем уровне адаптации к условиям внешней среды.

Для лесного типа таксоценов Приморья последнюю тысячу лет имело место прогрессирующее сокращение численности и доли участия в фауне гигантской бурозубки и белозубок на фоне увеличения численности доминирующей средней бурозубки и нормирования соотношения в паре равнозубая – когтистая бурозубки. В лесостепных таксоценох, при уменьшении численности плоскочерепной и темнозубой бурозубок, происходило нормирование соотношения в паре содоминантов – средней и тундровой бурозубок, причем по мере усиления антропогенного пресса средняя бурозубка начинала преобладать.

Подводя итоги сказанному, можно схематизировать этапы формирования таксоценов следующим образом.

I этап. Стадия дезинтеграции. Иницируется резким изменением внешней среды, ведущим к нарушению среды внутренней, что обуславливает десинхронизацию популяционных биологических полей и общего биологического поля таксоценов.

Стадия распада. Нарушение иммунитета обуславливает разрушение функциональной границы таксоценов (совпадающей с нарушением пространственной границы биогеоценоза). В систему проникают новые виды и элиминируются виды, условия существования которых не соответствуют параметрам новой среды. Характерными чертами этого периода являются массовая гибель животных на фоне измене-

ния их поведенческих стереотипов и оформление вида-доминанта, для которого типична та или иная степень «экологического высвобождения». Важно отметить, что распад таксоцена предусматривает наличие двух условий – внедрение новых видов и смена доминантов. Если не соблюдается хотя бы одно из этих условий, стадия дезинтеграции сменяется стадией оптимизации.

II этап. Стадия оптимизации. Происходит по мере установления новых пространственных границ биогеоценозов. Процесс пространственной консолидации элементов с определенного момента начинает утрачивать зависимость от внешней среды, и важнейшим фактором становятся внутренние свойства элементов. Поскольку создаваемая (воссоздаваемая) структура образуется в результате активности элементов, между которыми устанавливается связь, они в какой-то степени могут сами коррелировать свои стратегии. Начинается формирование внутренней среды путем синхронизации коммуникационных сетей. Оформление общего биологического поля и сопряжение его с полем биогеоценоза осуществляется по принципу симметрии Кюри. Вид-доминант начинает функционировать как «организатор», становясь своего рода «интегрирующим центром», по полю которого идет подстройка остальных элементов.

III этап. Стадия настройки. Происходит «замыкание» таксоцена как биосистемы, и начинается период медленных изменений при возрастающем уровне адаптации к условиям внешней среды.

Близкородственные виды животных часто обнаруживают повышенную совместную встречаемость и образуют в сообществах «вложенные» многовидовые комплексы. Такие структуры являются таксоценами – исторически связанными с определенным типом биогеоценозов биосистемами близкородственных видов, в которых каждая популяция является частью единой совокупности, функционирующей в сообществе как целостный объект.

Таксоцены образуются у самых разных групп животных – от простейших до млекопитающих, хотя корректно определить, является ли многовидовая группировка таксоценом, гильдией или вообще выделенным по принципу принадлежности к одному таксону формальным списком видов, которому субъективно приписано ничем не оправданное ценотическое толкование, может только специалист. Решая вопрос о таксоцене, прежде всего нужно определиться с границами «близкородственности», ведь понятия «близкородственные виды» и «экологически близкие виды» не тождественны, и, например, в трофическом отношении экологически близкие виды могут быть очень далеки в плане родства. Близкородственные виды (относящиеся к одному роду или близким родам в семействе) родственны не потому, что они близки экологически, а они экологически близки, потому что родственны. При этом близкородственные виды являются систематически самостоятельными, а значит, различаются морфологически и, как следствие, экологически. Кроме принадлежности к одному роду/семейству нужно протестировать степень экологической близости популяций входящих в таксоцен видов. Для обеспечения заявленной в определении целостности и возможности функционирования в сообществе как единой совокупности, перекрывание трофических ниш пары близкородственных видов по кормовому спектру, размеру кормовых объектов и доступности корма должно превышать 70% (все особи всех входящих в таксоцен видов имеют возможность добыть и съесть один кормовой объект). Необходимым критерием принадлеж-

ности видов к одному таксоцену является также синтопия (все особи всех входящих в таксоцен видов имеют возможность встретиться). Существование в одном экологическом масштабе должно осуществляться либо круглогодично, либо, в случае мигрирующих видов или видов со сложным жизненным циклом, приходится на репродуктивный период.

Ниже признаки, свойства и характеристики настоящих таксоценов сгруппированы в виде нескольких «правил».

Первое правило: таксоцены образуются только из обладающих свойствами функциональной и комплементарной совместимости популяций близкородственных видов на основе их взаимодополняемости.

Совместимость – это такое отношение близкородственных видов, при котором, во-первых, существует общность по параметрам, обеспечивающим возможность их взаимодействия; во-вторых, свойства отдельных видовых популяций соответствуют свойствам образуемой ими системы. Взаимодополняемость подразумевает: во-первых, эквивалентность элементов таксоцена, но не их тождественность; во-вторых, существование структурного или морфологического соответствия; в-третьих, наличие у элементов свойств, которые могут проявляться как функции сохранения их совокупности. В результате взаимодействия элементов, удовлетворяющих данным требованиям, должна быть реализована их комплементарность, на основе которой возможно структурное взаимопроникновение элементов и выработка механизмов регуляции, обеспечивающих надежное самосохранение всей системы. Ранее сформулированное мной на этой основе правило взаимодополняемости (элементы способны образовывать биосистему только тогда, когда являются эквивалентно структурированными, не тождественными системами, обладающими свойствами функциональной и комплементарной совместимости) является *условием* образования любой биосистемы из совокупности элементов, при котором между ними возникает взаимосвязь, более значительная по сравнению с внешними связями образующейся совокупности. Таким образом, наличие комплекса видоспецифичных различий является не результатом взаимодействия видовых популяций в таксоцене, а предпосылкой для его образования.

Первое правило имеет несколько следствий, одним из которых является, например, то, что *виды в таксоцене должны быть ранжированы морфологически, кроме случаев, когда они относятся к разным фауногенетическим группировкам.*

Второе правило (правило эмерджентности): *из-за высокого уровня экологического сходства близкородственных видов животные в таксоцене реагируют на общую плотность всех особей и, таким образом, контроль численности популяций разных видов делегируется таксоцену.*

Это и есть эмерджентное свойство таксоцена. Хотя в отличие от распространенного мнения о том, что эмерджентным является новое свойство, отсутствующее у отдельных элементов и появляющееся при формировании из них цельной системы, полагаю, что такое свойство (если мы субъективно не придумываем его сами) у элементов уже существовало, но при их объединении резко усилило свою значимость. Возможно, именно из-за необходимости этого усиления и произошло само объединение.

Таксоцены, по-видимому, образуются в группах животных, виды которых ограничены в возможности популяционного контроля плотности населения или характеризуются слабой эффективностью механизмов саморегуляции. В частности, это может быть положение конечного звена в трофической сети при отсутствии специализированных хищников или, например, короткая продолжительность жизни при высоком уровне смертности на определенной фазе жизненного цикла.

Третье правило: *основным фактором структурирования в таксоценах является кооперация.*

Правило основывается на сформулированном мной принципе кооперации, гласящем, что любая биосистема для поддержания своей устойчивости в условиях изменения определенных параметров среды предполагает процесс кооперирования с эквивалентными (обладающими одной формой сродства) биосистемами и образование на основе взаимодополняемости целостной совокупности с едиными механизмами саморегуляции (самосохранения).

Принцип кооперации предполагает отказ от идеи межвидовой конкуренции как фактора структурирования сообществ путем разде-

ления ниш. При этом он не противоречит положениям нейтральной теории, касающимся сборки таксоценов. Участвующие в формировании таксоценов и его дальнейшем функционировании экологически близкие близкородственные виды в соответствии с первым правилом уже изначально обладают определенным набором различий.

Важно, что кооперация не только не отрицает, но, напротив, предполагает наличие между элементами противоречий, которые являются значимым механизмом оптимизации функционирования таксоценов, так как обуславливают тенденцию к пространственному расхождению эквивалентно структурированных элементов. С другой стороны, под давлением влияния среды и условий существования как системообразующих факторов элементы оказываются во взаимодействии, обеспечивающем единство. Таким образом, становление любой биосистемы, и таксоценов в частности, есть единство процессов дифференциации и интеграции, причем углубляющаяся дифференциация элементов усиливает и их интеграцию.

Четвертое правило: таксоцен – это диффузная, фрактально растущая флуктуирующая сеть взаимосвязанных ценопопуляций близкородственных видов.

Структурно все системы подразделяются на иерархические и сетевые. Сеть – это децентрализованная кооперативная система. Хотя в сети отсутствует единый центр, среди взаимодействующих элементов могут быть несколько лидеров с ограниченным воздействием на биосистему. Основными свойствами сети являются, во-первых, высокие адаптационные способности, обусловленные структурной гибкостью (из-за отсутствия главных связей каждая подсистема меняет свои связи самостоятельно); во-вторых, высокая надежность и устойчивость (раз нет главной подсистемы, нарушения функционирования любой подсистемы не ведут к распаду всей системы, и всегда есть подсистема, заменяющая временно «выбывшую»).

При изучении динамики таксоценов важно понятие фрактала, вернее динамические аспекты его формирования – фрактальный рост и фрактальное ветвление. Рост популяции всегда начинается с поликлонального роста, когда сразу в нескольких точках происходит появление выводков, а затем начинается идущее по градиенту расселение молодых. Это и есть фрактальный рост, осуществляющийся путем

увеличения фрактальных фрагментов и их ветвления. Растянутое или «дружное» размножение обуславливает разную скорость роста фрактала. По мере увеличения количественного объема видовых популяций происходит сращивание фракталов. По достижении определенного уровня ветвящиеся фракталы замыкаются в сеть, по сути новый суперфрактал, где важно уже не ветвление, а варианты переплетений. За счет большего числа начальных точек роста и более быстрого собственного роста формируется доминант, который в таксоцене обеспечивает форму переплетения популяционных фракталов других видов.

Пятое правило: пространственная ориентация особей в таксоцене, варианты сращивания популяционных фракталов и использование территории в целом осуществляются с помощью биологического поля.

Для целостной системы характерно появление общего поля, имеющего различную физическую природу, но формирующегося по законам синхронизации колебательных процессов. Под сродством можно понимать свойство материальных объектов вступать во взаимодействие с объектами, обладающими полем аналогичной природы, а степень сродства – мера сходства полей. Биологическое поле характерно для биосистем. Сигнальное поле биосистемы (комплекс постоянных и временных аттракторов) является частью общего синтезированного биологического поля. Поле таксоцены создается интегрированием популяционных полей разных видов, каждое из которых имеет различную скорость распространения возбуждения (проводимость), зависимую от трех переменных: числа элементов, их локализации и интенсивности их собственных биологических полей.

В соответствии с принципом суперпозиции Кюри можно сформулировать принцип сопряженности биологических полей: любое изменение биологического поля системы, имеющее вид затухающего колебательного процесса, синхронизировано как с изменением полей всех элементов данной системы, так и ближайших систем данного иерархического ряда.

Биологическое поле любой биосистемы, и таксоцены в частности, можно рассматривать как ее информационную копию. Буферная зона с этой точки зрения является энергетическим барьером, препятствующим проникновению в систему чуждой информации. Поскольку поле

системы может исчезнуть только при уничтожении всех его носителей, именно в поле сохраняется информация о структуре таксоцена, что обуславливает неограниченно долгое и постоянное воспроизведение как ее вариантов, так и закономерностей пространственного комбинирования элементов.

Шестое правило: *поддержание целостности таксоцена контролируется иммунитетом и осуществляется механизмами иммунного надзора.*

Понятия «иммунитет» (системная реакция любой биосистемы на нарушение, направленная на поддержание ее целостности) и «иммунная система» (специализированная система блокировки чужеродного влияния у высокоорганизованных животных) не равнозначны. В основе формирования иммунитета лежит иммунный надзор (комплекс механизмов распознавания «своего» и «чужого»), действие которого возможно только при наличии нескольких сигнальных сетей, обеспечивающих надежную коммуникацию между элементами биосистемы. Поскольку биосистемы различаются не только по числу элементов, но также количеству и функциональной значимости сигнальных сетей, тип иммунитета зависит от строения биосистемы. В таксоценах любое нарушение их структурной целостности сопровождается иммунным ответом, запускающим в действие комплекс механизмов регуляции.

Иммунный ответ начинается пуском разветвленных цепных реакций, а заканчивается обычно возвращением таксоцена в одно из его инвариантных состояний, воспринимаемых нами как структурные паттерны. Происходящий иногда распад таксоценов обусловлен именно иммунодефицитом, когда имеющегося комплекса механизмов противодействия нарушению внутренней среды таксоцена оказывается недостаточно. Происходит глобальная десинхронизация популяционных биологических полей и общего биологического поля таксоцена и, как следствие, разрушение функциональной границы таксоцена, обуславливающее его распад.

Седьмое правило (правило доминирования): *в таксоцене доминант является организатором, который, превалируя по численности, нормирует пространственные взаимоотношения остальных видов, калибруя их распределение.*

Этот тезис является составной частью нескольких правил, но по значимости достоин выделения в самостоятельное правило.

Доминирование в таксоцене не подразумевает подавляющей функции: доминант не расширяет свое жизненное пространство за счет малочисленных видов, а, напротив, обеспечивает необходимые количественные пропорции особей разных видов. Контроль над плотностью населения в таксоценах связан с созданием и поддержанием необходимых видовых соотношений в различных участках биогеоценоза путем пространственной дифференциации особей разных видов и соответственно должна иметься сеть датчиков замера отклонений. Преобладая по численности, доминанты и являются своего рода «нервной системой» таксоцена, фрактально организованной сетью многочисленных датчиков во всех местообитаниях. Обладая максимальной проводимостью своего популяционного биологического поля, доминант гораздо быстрее реагирует на изменение состояния общего поля таксоцена и отвечает за формирование активных центров, обеспечивающих протекание разветвленных цепных процессов.

В отличие от иерархически организованных структур в сетевых и скелетно-сетевых биосистемах нет облигатных и факультативных доминантов, и в таксоценах часто образуются доминантные группы, состав которых комбинируется в зависимости от популяционной фазы каждого из фоновых видов.

Восьмое правило: таксоцены распадаются в эпохи геоклиматических кризисов и заново формируются из прошедших систему экологических фильтров видов географически доступного видового пула.

Формирование нового таксоцена происходит только в том случае, если в его составе появляются новые виды и меняются доминанты. В отличие от правил сборки Даймонда в таксоценах нельзя анализировать только парные видовые комбинации. Хотя вряд ли существуют «запрещенные» комбинации, ограничением для сосуществования двух близкоразмерных видов могут стать другие виды фоновой группы. На стадии оптимизации структуры нового таксоцена фильтруются не виды, а признаки, но, как следствие, элиминируются виды, не прошедшие каскад экологических ограничений. Согласно первому правилу таксоценов все фильтры пройдут только близкородственные виды, обладающие перекрывающимися взаимодополняющими признаками.

Еще двадцать лет назад, когда эта книга только задумывалась, я пообещал себе, что поблагодарю в ней людей, которые стали ключевыми фигурами в становлении меня как человека и ученого. Исполняю обещание.

Огромное спасибо моим родителям Алексею Демьяновичу и Ольге Ивановне Нестеренко, и не только за данную мне жизнь и воспитание, но и за то, что отпустили меня пятнадцатилетним подростком в долгую экспедицию на Камчатку, которая и стала поворотным пунктом в моем решении стать биологом. Возглавляли эту экспедицию Гордей Федорович Бромлей и Мария Вениаминовна Охотина, которые стали на много лет не просто моими научными руководителями, но Учителями, которым я всегда буду благодарен.

Больше сорока лет моим верным спутником остается жена Лариса. Спасибо ей за любовь, терпение, тревожное ожидание меня из сложных экспедиций, за поддержку в кризисы и, конечно, за сына и дочь.

Я встречал на своем пути много хороших ученых, но прежде всего хочу сказать спасибо своим коллегам Михаилу Петровичу Тиуну, Виктору Александровичу Костенко, Юрию Ивановичу Оноприенко, Борису Владимировичу Преображенскому, Евгению Аркадьевичу Шварцу, Сатоши Одачи. Эти люди, может быть, сами того не зная, на разных этапах сыграли в моей жизни ключевые роли, определив выбор пути, удержав в науке в сложные для страны времена, поддерживав в казавшихся безвыходными жизненных ситуациях. Особое место в этом списке занимает мой многолетний друг Игорь Катин. Жизнь и работа разводила нас и сводила снова, но я знаю, что он всегда рядом и всегда придет на помощь. Надеюсь, мы еще поработаем вместе.

Благодарю всех моих аспирантов от первого, Ильи Шереметьева, ставшего уже доктором наук, до замыкающих десятку Кости и Кати Масловских. Я старался не просто быть им руководителем, но и учителем, хотя, наверное, не таким классным, как мои собственные Учи-

теля. Помогая им в работе над диссертациями, я сам учился и совершенствовался.

Спасибо всем тем, кто делил со мной тяготы экспедиций. С кем-то, как с Игорем Катиным, мы провели в поле много месяцев и съели пуд соли, с кем-то в разных уголках Дальнего Востока работали много реже, но я всегда буду с теплом вспоминать дни, проведенные в зимовье на Эракингре с Сашей Калиной или на островном заповедном кордоне с Андреем Гуциным. Я всех помню и еще раз благодарю их.

Эта книга писалась долго и трудно. За все, что я написал правильно, следует благодарить перечисленных выше людей. За все, что не так, следует винить только меня самого, хотя, может быть, и не стоит торопиться, ведь зачастую проходит не очень много времени, и то, что казалось странным и непонятным, становится само собой разумеющимся.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдеев Р.Ф. Философия информационной цивилизации. М.: Владос, 1994. 336 с.
- Аверьянов А.Н. Системное познание мира. М.: Политиздат, 1985. 264 с.
- Азовский А.И. Таксономическое родство, морфологическое сходство и экологическая близость видов в сообществе морских псаммофильных инфузорий // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 5. С. 5–16.
- Азовский А.И. Соотношение пространственно-временных диапазонов в экологических иерархиях различной природы // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62, № 6. С. 451–459.
- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 424 с.
- Алексеева Э.В. Фауна ископаемых грызунов Приморья // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 5.
- Алексеева Э.В., Голенищев Ф.Н. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из Южного Приморья (пещера Близнец) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. М., 1986. С. 134–142. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 156).
- Алексеева Э.В., Тиунов М.П. Изменение видового состава рукокрылых (Chiroptera: Rhinolophidae, Vespertilionidae) в конце плейстоцена южного Приморья // Вопр. эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток, 1987. С. 107–110.
- Алексеева Э.В., Гасилин В.В., Шишкин Д.П., Кузьмин Я.В., Ходжинс Г.У.Л. Амурский горал *Naemorhedus caudatus* (Carpinae, Bovidae) в верхнечетвертичных отложениях пещеры Близнец // Вестн. СВНЦ. 2017. № 3. С. 42–52.
- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- А-н А. Взгляды Кропоткина на кооперацию // П.А. Кропоткин и его Учение: интернациональный сборник / под ред. Г.П. Максимова. Чикаго, 1931. С. 147–149.
- Анохин П.К. Роль ориентировочно-исследовательской реакции в образовании устойчивого рефлекса // Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская реакция. М.: Наука, 1958. С. 9–20.
- Анохина Ю.Р. Кормовые предпочтения птиц при сборе насекомых с различной длиной тела // Зоол. журн. 1987. Т. 66, № 9. С. 1426–1430.
- Арманд А.Д. Теория поля и проблема выделения геосистем // Вопросы географии. Сб. 98. М.: Мысль, 1975. С. 92–106.
- Бабаева А.Г. Регенерация и система иммуногенеза. М.: Медицина, 1985. 255 с.
- Баранов О.К. Молекулярно-генетические системы иммунологического распознавания // Проблемы и перспективы современной иммунологии. Методологический анализ. Новосибирск: Наука, 1988. С. 14–35.
- Барашенков В.С. Экстрасенсорика по гамбургскому счету // Знание–сила. 1999. № 07-08. С. 865–866.

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии. Органология. Т. 2. М.: Наука, 1964. 447 с.
- Белова А.П., Малых С.Б. Природа индивидуальных различий рабочей памяти // Теоретическая и экспериментальная психология. 2013. Т. 6, № 3. С. 54–64.
- Бернет Ф. Целостность организма и иммунитет. М.: Мир, 1964. 184 с.
- Берсенев Ю.И. Путешествие в подземный мир // По земле Дальневосточной. Владивосток, 1977. С. 129–158.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Биологическое сигнальное поле млекопитающих / под ред. А.А. Никольского и В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 323 с.
- Боголюбов А.С. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи в лесах Подмосковья // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 11. С. 1664–1674.
- Божокин С.В., Паршин Д.А. Фракталы и мультифракталы. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. 128 с.
- Бородин Л.П. Материалы к фауне и экологии бурозубок северо-запада Мордовии // Тр. Мордовского государственного заповедника им. П.Г. Смидовича. Вып. 6. Саранск, 1974. С. 5–22.
- Бэддели А. Рабочая память // Психология памяти / под ред. Ю.Б. Гиппенрейтер и В.Я. Романова. 3-е изд. М.: Астрель, 2008. С. 436–461.
- Бургов Е.В. Многовидовая ассоциация муравейников: из неполной в полную ассоциацию // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 10. С. 1200–1210.
- Буянова Л.Ю. Термин как единица логоса. Краснодар: Куб. гос. ун-т, 2002. 184 с.
- Вавилов Н.И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Типография Т-ва Рябушинских, 1918. 246 с.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Васильев А.Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // Экология. 2019. № 2. С. 88–100.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.
- Васильева Л.Н. Иерархическая модель эволюции // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59, № 1. С. 5–23.
- Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР. 1976. Т. 231, № 1. С. 205–207.
- Вернадский В.И. Биосфера. Очерки первый и второй. Л.: Научно-техн. изд-во, 1926. 146 с.
- Верховская Н.Б. О растительности южного Сихотэ-Алиня в средневековье // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1555–1564.
- Викторов Л.В. Результаты количественного учета землероек в Калининской области // Уч. зап. кафедры зоологии Калининского гос. пед. ин-та. 1964. Т. 31. С. 74–99.
- Виноградов В.В. Многолетняя динамика и структура сообщества землероек (Soricidae) горной тайги Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. 2012. № 1. С. 131–139.
- Восейков В.Л. Научные основы новой биологической парадигмы // От эффекта Кирлиан к биоэлектрографии. СПб: Изд-во «Ольга», 1998. С. 282–308.

- Воейков В.Л. Регуляторные функции активных форм кислорода в модельных водных системах и в крови: дис... д-ра биол. наук. М., 2003. 280 с.
- Волвенко И.В. Адаптивная зона, Петерсеновские сообщества, ареал и экологическая ниша. Сообщение 1. Определения и соотношение понятий // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 195. С. 3–27.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
- Воропанова Т.А. Питание птиц Вологодской области // Уч. зап. Вологод. пед. ин-та. 1957. Т. 20. С. 189–193.
- Галанин А.В. Корейско-Хасанская ботанико-географическая подобласть // Наша ботаника. 2012. – http://ukhtoma.ru/geobotany/arc_01.htm
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Основы мультифрактального анализа видовой структуры сообщества // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128, № 1. С. 21–34.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Солнцев Л.А., Снегирева М.С., Розенберг Г.С., Евланов И.А., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. Мультифрактальный анализ видовой структуры сообществ гельминтов мелких млекопитающих Самарской Луки // Докл. АН. 2009. Т. 427, № 5. С. 703–706.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Солнцев Л.А., Саксонов С.В., Снегирева М.С. Фрактальные аспекты таксономического разнообразия // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 2. С. 115–130.
- Гелашвили Д.Б., Солнцев Л.А. Якимов В.Н., Суходольская Р.А., Хабибуллина Н.Р., Иудин Д.И., Снегирева М.С. Фрактальный анализ видовой структуры карабидокомплексов урбанизированных территорий (на примере города Казани) // Поволжский экологический журн. 2011. № 4. С. 407–420.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского государственного университета, 2013. 370 с.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 5. С. 325–343.
- Гилев А.В., Зиновьев У.В., Нестеров Ф.В. Размерная дифференциация видов и организация многовидовых сообществ у муравьев // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127, № 2. С. 209–213.
- Гилев А.В., Тарасов В.В., Ляхов А.Г. Морфологическая дифференциация синиц (*Parus L.*) в лесостепном Зауралье и правило Хатчинсона // Экология. 2020. № 3. С. 236–240.
- Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биол. 1978. Т. 85, № 3. С. 431–446.
- Гиляров А.М. Экология, обретающая статус науки // Природа. 1998. № 2. С. 89–99.
- Гиляров А.М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. № 7. С. 29–37.
- Гиляров А.М. В поисках универсальных закономерностей организации сообществ: прогресс на пути нейтрализма // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 5. С. 386–401.
- Глендсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М.: Мир, 1973. 280 с.

- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд Териол. о-ва: тез. докл. (Москва, 11–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН, 1999. С. 61.
- Горелов А.М. Фитогенное поле и его структура // Вестн. МГОУ. 2013. №1. С. 1–10.
- Городилова Ю.В. Оценка морфологического разнообразия таксоцена грызунов в зоне влияния ВУРСа по разным системам признаков // Экология: традиции и инновации: материалы конф. молодых ученых, 9–13 апреля 2012 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Гошицкий, 2012. С. 46–51.
- Гродзинский М.Д. Устойчивость геосистем: теоретический подход к анализу и методы количественной оценки // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1989. № 6. С. 5–15.
- Гуляев Ю.В., Годик Э.Э. Физические поля биологических объектов // Кибернетика живого: биология и информация. М.: Наука, 1984. С. 111–117.
- Гурвич А.Г. Теория биологического поля. М.: Сов. наука, 1944. 156 с.
- Гурвич А.Г. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
- Данилов Ю.А. Красота фракталов // Синергетическая парадигма. Многообразие поисков и подходов. М.: Прогресс–Традиция, 2000. С. 183–187.
- Деборин Г.А. Проблемы возникновения жизни на Земле. История биологии (с начала 20 века до наших дней). М.: Наука, 1975. С. 437–448.
- Десяткин Г.В. Материалы по питанию соболя (*Martes zibellina* L.) на Северо-востоке Сибири // Фауна и экология промысловых зверей Северо-востока Сибири. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 76–85. (Биологические проблемы Севера).
- Десяткин Г.В., Иванов В.В. К экологии соболя (*Martes zibellina* L.) заповедника «Магаданский» // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири: сб. науч. тр. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. С. 62–71.
- Демин Л.В., Берсенева Ю.И., Татарников В.А. Карст Приморского, Хабаровского краев и Амурской области // Карст Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1980. С. 5–54.
- Демченко Н.В. Многовидовая ассоциация муравейников и ее лесозащитное значение: автореф. дис... канд. биол. Наук. Красноярск, 1980. 24 с.
- Демьянов В.А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1302–1308.
- Демьянов В.А. Представление о фитогенном поле растений и проблема сущности фитоценоза // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 3. С. 359–363.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Докучаев Н.Е. Особенности размножения и структуры популяций средней *Sorex caecutiens* Laxmann и крупнозубой *S. daphaenodon* Thomas бурозубок на Северо-Востоке Сибири // Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 86–103.
- Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Докучаев Н.Е. Структура и продуктивность сообществ землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) Чукотки // Зоол. журн. 1994. Т. 73, № 9. С. 114–123.
- Докучаев Н.Е. Бурозубки Северо-Восточной Азии и сопредельных территорий (биология, систематика, четвертичная история): автореф. дис... д-ра биол. наук. Владивосток, 1998. 63 с.

- Долгих А.М., Черных П.А., Ткаченко К.Н. Млекопитающие // Позвоночные животные Большехехцирского заповедника. Флора и фауна заповедников. М., 1993. С. 45–55.
- Долгов В.А. Об изменчивости некоторых костей посткраниального скелета землероек (Mammalia, Soricidae) // Acta Theriol. 1961. Vol. 15. P. 203–227.
- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. М.: Изд. Моск. ун-та, 1985. 221 с.
- Дубинин Е.А. Питание горностая в Магаданской области // Сиб. экол. журн. 2012. № 1. С. 149–155.
- Дунаева Т.Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, № 6. С. 27–43.
- Дьюкар Э. Клеточные взаимодействия в развитии животных. М.: Мир, 1978. 330 с.
- Дьяков Ю.Т. Пятьдесят лет теории «ген-на-ген» // Успехи соврем. биол. 1996. Т. 116. С. 293–305.
- Дьяков Ю.Т., Багирова С.Ф. Что общего в иммунитете растений и животных? // Природа. 2001. № 11. С. 52–58.
- Дэвис П. Суперсила. М.: Мир, 1989. 272 с.
- Елаев Э.Н. Экология симпатрических популяций синиц (на примере бассейна озера Байкал). Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та, 1997. 159 с.
- Ердаков Л.Н., Чернышева О.Н. Экология. М.: ИНФРА, 2013. 360 с.
- Жерихин В.В. Эволюционная биоэкология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 13–20.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Жирмунский А.В., Кузмин В.И. Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.
- Жукова Л.А. Концепция фитогенных полей и современные аспекты их изучения // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (6). С. 1462–1465.
- Завадский К.М. основные формы организации живого и их подразделения // Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966. С. 29–47.
- Зайцев М.В. Эколого-морфологические особенности функционирования жевательно-го аппарата землероек // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 135–145.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 277 с.
- Зацаринный И.В., Константинов В.М. Пространственные и трофические связи трёх видов синиц в плодовых садах центра Европейской части России // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 5. С. 592–600.
- Зацаринный И.В., Константинов В.М., Косякова А.Ю., Марочкина Е.А., Шемякина О.А., Чельцов Н.В. Пространственные связи птиц, входящих в синичьи стаи // Рус. орнитол. журн. 2012. № 736. С. 519–543.
- Злобин Ю. А. Фитоценотический барьер // Материалы по динамике растительного покрова: докл. межвуз. конф. Владимир, 1968. С. 9–10.
- Золотарев С.А. Изменение агрессивного поведения самцов дикой домовый мыши под влиянием разной степени знакомства с территорией // Биол. науки. 1978. № 3. С. 59–64.
- Иваницкий В.В. Понятие биосоциальности // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушино, 1984. С. 72–90.

- Иваницкий В.В. Социальная организация смешанных популяций близких видов животных // Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1986. С. 127–180. (Итоги науки и техники; Т. 14).
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э.В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1978. С. 95–112.
- Ивантер Э.В. О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 12–19.
- Ивантер Э.В. К изучению динамики численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) (опыт аналитического обзора состояния проблемы) // Зоол. журн. 2019. Т. 98, № 8. С. 949–959.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. Популяционная экология обыкновенной бурозубки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, № 2. С. 12–26.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. Пространственная организация популяций землероек-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) и ее связь с кормностью биотопов // Зоол. журн. 1994. Т. 73, № 9. С. 124–138.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная организация землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Лобкова М.П. О питании землероек-бурозубок (*Sorex* L.) в Карелии // Тр. гос. заповедника «Кивач». 1973. Вып. 2. С. 148–163.
- Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П., Моисеева Е.А. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) в условиях антропогенной трансформации таежных лесов Восточной Финляндии // Уч. зап. Петрозаводского государственного университета. Серия: Естественные и технические науки. 2014. Т. 2, № 8. С. 7–12.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В., Макаров А.М. К изучению трофических связей мелких насекомоядных млекопитающих // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 6. С. 711–722.
- Иммунитет растений / под ред. В.А. Шкаликowa. М.: КолосС, 2005. 190 с.
- Кадетова А.А., Мельникова Ю.А. Насекомоядные млекопитающие (*Eulipotyphla*) Хинганского заповедника // Вест. ИрГСХА. 2018. № 84. С. 64–69.
- Калинин А.А. Количественная оценка результатов зимовки землероек-бурозубок (*Mammalia*, *Insectivora*) // Сиб. экол. журн. 2008. № 5. С. 813–819.
- Калинин А.А., Щипанов Н.А. Плотностно-зависимое поведение землероек-бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*) в естественных и экспериментальных условиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 689–697.
- Калинин А.А., Демидова Т.Б., Олейниченко В.Ю., Щипанов Н.А. Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 2. С. 218–225.
- Капица С.П., Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г. Синергетика и прогнозы будущего. М.: Наука, 1997. 283 с.
- Каретин Ю.А. Синергетика: курс лекций для биологов. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2008. 260 с.

- Карпинская Р.С. Внешнее и внутреннее в биологии // Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966. С. 63–77.
- Катин И.О. Динамика популяций дальневосточной полевки в условиях островной изоляции // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 89–99.
- Кашкаров Д.Н. Среда и сообщество (Основы синэкологии). М.: Госмедиздат, 1933. 244 с.
- Кветной И.М. АПУД система (структурно-функциональная организация, биологическое значение в норме и патологии) // Успехи физиол. наук. 1987. Т. 18, № 1. С. 84–97.
- Киселев С.В. Динамика численности и изменчивость эколого-физиологических показателей у бурозубок (род *Sorex*) Верхней Колымы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2015. 23 с.
- Киселев С.В., Ямборко А.В. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 9. С. 1106–1116.
- Клайн М. Математика: Утрата определенности. М.: Мир, 1984. 434 с.
- Князева Е.Н. Случайность, которая творит мир. Новые представления о самоорганизации в природе и обществе // В поисках нового мировидения. Серия: Философия и жизнь. 1991. № 7. С. 3–31.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 288 с.
- Кожевников Ю.П. О концепции фитогенного поля // Изв. АН РАН. Сер. биол. 1998. № 3. С. 356–362.
- Козлов В.А. Эволюционная основа функций «системы иммунитета» // Проблемы и перспективы современной иммунологии. Методологический анализ. Новосибирск: Наука, 1988. С. 66–73.
- Коренберг З.И., Рудинская Л.В., Чернов Ю.И. Пищевые связи лесных птиц с насекомыми в условиях Южной тайги // Орнитология. 1972. № 10. С. 151–160.
- Короткий А.М. Колебания уровня Японского моря и ландшафты прибрежной зоны (этапы развития и тенденции) // Вестн. ДВО РАН. 1994. № 3. С. 29–42.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С., Разжигаева Н.Г., Волков В.Г., Ганзей Л.А., Мохова Л.М., Базарова В.Б., Макарова Т.Р. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен–плейстоцен). Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1996. 57 с.
- Кошкина Т.В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, № 1. С. 5–19.
- Краус Ю.А., Косевич И.А., Савина Е.М., Генихович Г.Е. Происхождение эмбриональной индукции. Индукционные взаимодействия в эмбриональном и личиночном развитии книдарий, низших многоклеточных животных // II Всерос. конф. «Современные проблемы эволюционной морфологии животных». Санкт-Петербург, 17–19 октября 2011 г. – <https://istina.msu.ru/conferences/6049222>
- Кривошеев В.Г. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука, 1981. 144 с.
- Кропоткин П.А. Взаимная помощь как фактор эволюции. М., 1918. 351 с.

- Крышень А.М. Фитогенное поле: теория и проявления в природе // Изв. АН. Сер. биол. 2000. № 4. С. 437–443.
- Кубанцев Б.С. О половом составе популяций у млекопитающих // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33. № 2. С. 196–204.
- Кузин Б.С. О принципе поля в биологии // Вопр. философии. 1992. № 5. С. 148–190.
- Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Прометей, 2005. 244 с.
- Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г. Синергетика – теория самоорганизации. Идеи, методы, перспективы. М.: Знание, 1983. 64 с.
- Курхин Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
- Левич А.П. Структура экологических сообществ // Биол. науки. 1977. № 10. С. 63–74.
- Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 181 с.
- Левченко В.Ф. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: АН ЭССР, 1984. С. 22–23.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 5. С. 619–631.
- Ливеровский Ю.А. О ландшафте равнин южного Приморья и Приамурья и его генезисе // Проблемы физической географии. М.; Л.: АН СССР, 1946. 158 с.
- Литвинов Ю.Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 125 с.
- Литвинов Ю.Н. Элементы пространственной организации сообществ мелких млекопитающих Сибири // Сообщества и популяции животных: морфологический и экологический анализ. Новосибирск; Москва: КМК, 2010. С. 17–48.
- Литвинов Ю.Н., Пожидаева Л.В. Анализ параметров биоразнообразия сообществ землероек гор Алтая // Сиб. экол. журн. 2008. № 5. С. 793–798.
- Лозовой В.П., Шергин С.М. Структурно-функциональная организация иммунной системы. Новосибирск: Наука, 1981. 226 с.
- Локтионова Е.Ю., Нестеренко В.А., Бурковский О.А. Структура доминирования с таксоценоз землероек северного Сахалина // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2016. № 2. С. 93–100.
- Лопухов А.М. Словарь терминов и понятий по обществознанию. 7-е изд. М., 2013. С. 179.
- Лучникова Е.М. Этологические факторы организации сообществ землероек (Insectivora, Soricidae): атореф. дис... канд. биол. наук. Новосибирск, 2004. 18 с.
- Лэк Д. Численность животных и её регуляция в природе. М.: ИЛ, 1957. 404 с.
- Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК, 1996. 436 с.
- Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 158 с.
- Любечанский И.И., Азаркина Г.Н. Экологическая структура сообществ пауков (Arachnida, Aranea) в лесостепи юга Западной Сибири и ее сравнение со структурой населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Сиб. экол. журн. 2017. № 2. С. 193–209.
- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., 1982. 278 с.

- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Макаров А.М., Ивантер Э.В. Размерные особенности жертв и их роль в питании землероек-бурозубок (*Sorex L.*) // Экология. 2016. № 3. С. 236–240.
- Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. М.: Мир, 1965. 375 с.
- Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: ИКИ, 2002. 656 с.
- Маркина Т.А. Влияние половодья на сезонную динамику численности и структуру населения мелких млекопитающих Юго-Востока Мещеры // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2010. Т. 12, №1. С. 147–152.
- Марченко И.С. Биополе лесных экосистем. Брянск: Приок. кн. изд-во, 1973. 90 с.
- Масловская Е.Ю. Организация и функционирование таксоценов землероек острова Сахалин: дис... канд. биол. наук. Владивосток, 2022. 123 с.
- Масловская Е.Ю., Нестеренко В.А. Зависимость полового созревания сеголеток от численности и структуры таксоценов землероек // Амур. Зоол. журн. 2017. Т. 9, № 4. С. 218–229.
- Матюшкин Е.Н. «Смешанность» териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах среднего Сихотэ-Алиня // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. С. 86–144.
- Межжерин В.А. Численность обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus L.*) и ее изменения за 17 лет // Зоол. журн. 1960. Т. 39, № 7. С. 1080–1087.
- Межжерин В.А. Роль пищевого фактора в эволюции землероек-бурозубок (р. *Sorex*) // Вопр. экологии. 1962. Т. 6. С. 98–99.
- Межжерин В.А., Мельниченко И.П. Энергетический оптимум и оптимальные размеры тела животных // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 4. С. 424–435.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, №4. С. 495–508.
- Мейен С.В. Принципы и методы палеонтологической систематики // Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра, 1988. С. 447–466.
- Месарович М. Теория систем и биология. М.: Мир, 1971. С. 90–128.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Популярный экологический словарь / под ред. А.М. Гилярова. М.: Тайдекс Ко, 2002. 384 с.
- Михеев А.В. Актуальная и потенциальная информативность элементов биологического сигнального поля млекопитающих // Биологическое сигнальное поле. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 35–41.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Мэй Р.М. Эволюция экологических систем // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 173–193.
- Наумов Н.П. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 6. С. 651–666.
- Наумов Н.П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34, № 6. С. 808–817.
- Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 93–110.
- Нестеренко В.А. Структура популяций и механизмы регуляции плотности населения у полевой мыши в агробиоценозах Приморского края // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 77–88.
- Нестеренко В.А. Видовой состав и динамика численности насекомоядных (Insectivora) в лесных формациях заповедника «Кедровая падь» // Современное

- состояние флоры и фауны заповедника «Кедровая падь». Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. С. 93–104.
- Нестеренко В.А. Многовидовая ассоциация землероек как биосистема. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 1999а. 99 с.
- Нестеренко В.А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999б. 173 с.
- Нестеренко В.А. Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксоценов: автореф. дис... д-ра биол. наук. Владивосток, 2000. 46 с.
- Нестеренко В.А., Локтионова Е.Ю. Закономерности структурной динамики таксоценов землероек Сахалина // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 465–475.
- Нестеренко В.А., Шереметьев И.С., Алексеева Э.В. Динамика структуры таксоценов землероек на юге Дальнего Востока в позднечетвертичное время // Палеонтол. журн. 2002. № 5. С. 90–96.
- Нестеренко В.А., Локтионова Е.Ю., Бурковский О.А. Структурные изменения таксоценов землероек центрального Сахалина // Амур. зоол. журн. 2015. Т. 7, № 2. С. 175–182.
- Нестеренко В.А., Локтионова Е.Ю., Бурковский О.А. Динамика структуры таксоценов землероек на юге о-ва Сахалин // Сиб. экол. журн. 2016. № 3. С. 333–342.
- Нефедов А.А. К орнитофауне Омской области // Рус. орнитол. журн. 2017. № 1447. С. 2043–2079.
- Николаев И.И. Таксоцен как экологическая категория // Экология. 1977. № 5. С. 50–55.
- Никольский А.А. Концепция биологического сигнального поля как раздел общей экологии // Биологическое сигнальное поле. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 7–11.
- Никольский А.А. Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле млекопитающих // Экология. 2014. № 1. С. 70–73.
- Новиков Г.А. Современное состояние териологии // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 111–143.
- Новиков Г.А. Айрапетьянц А.Э., Пукинский Ю.Б., Стрелков П.П., Тимофеева Е.К. Звери Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 360 с.
- Новиков Д.К. Разнообразие путей распознавания антигенов и развития иммунного ответа, роль CD1 молекул. 2001. — <http://nature.web.ru/db/msg.html?mid=1165479&uri=index.html>
- Норин Б.Н. Структурно-функциональная организация фитоценозов // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 525–536.
- Овчинников Н.Ф. Принципы сохранения. М.: Наука, 1966. 330 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю. Экология: в 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Озерский П.В. О структуре теоретической экологии месте в ней аутоэкологии // Функциональная экология, морфология и жизненные циклы животных. Вып. 9. СПб: Теса, 2009. С. 11–21.
- Олескин А.В. Сетевые структуры в биосистемах // Журн. общ. биологии. 2013. Т. 74, № 2. С. 112–138.
- Олескин А.В. Сетевые структуры, иерархии и (квази)рынки в биосистемах, человеческом обществе и технических информационных системах. Критерии классификации // Сложные системы. 2014. № 2. С. 42–64.

- Олескин А.В. Сетевые структуры в биосистемах и человеческом обществе. М.: USSR, 2017. 304 с.
- Онопrienко Ю.И. Биологическая организация и наследственная информация. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 172 с.
- Онопrienко Ю.И. Биологические информационные системы (логико-методологический аспект). Владивосток: Дальнаука, 1998. 124 с.
- Онопrienко Ю.И. Основы системных исследований (информационно-методологический подход). Владивосток: Изд-во ДВГТУ, 2005. 260 с.
- Охотина М.В. Морфо-экологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*), обуславливающие возможность их совместного сосуществования. // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 42–57.
- Панасенко В.Е., Тиунов М.П. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 6. С. 60–67.
- Панов В.В. Зимний период в жизни мелких млекопитающих приобских сосновых боров северной лесостепи Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2001. № 6. С. 777–784.
- Панов В.В., Николаев А.С. Динамика численности и видовая структура населения мелких млекопитающих Северной Барабы // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 5–11.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1989. 424 с.
- Паск Г. Модель эволюции // Принципы самоорганизации. М.: Мир, 1966. С. 284–313.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.
- Петров Р.В. Беседы о новой иммунологии. М.: Молодая гвардия, 1978. 224 с.
- Петров Э.А. Морфометрические инварианты растений, насекомых, позвоночных // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58, № 4. С. 62–75.
- Петухов С.В. Биомеханика, бионика и симметрия. М.: Наука, 1981. 239 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Плюсин Ю.П. Проблема биосоциальной эволюции. Новосибирск: Наука, 1990. 240 с.
- Поддубная Н.Я. Насекомоядные, зайцеобразные, грызуны и трофически связанные с ними хищные млекопитающие лесов восточных склонов Южного Сихоте-Алиня: автореф. дис.... канд. биол. наук. Владивосток, 1991. 17 с.
- Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: АН СССР, Казанский фил., 1960. 468 с.
- Попов В.А., Воронов Н.В., Кулаева Т.М. Очерки по экологии землероек (*Soricidae*) Раифского леса (Татарская АССР) // Изв. Казанского филиала АН СССР. Сер. биол. и сельскохоз. наук. 1950. № 2. С. 173–208.
- Попов С.В. Структура метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья: связь с градиентами среды, пространственными процессами и межвидовой конкуренцией // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 97–119.
- Поярков Ф.Д. Биологическое сигнальное поле: этологический, экологический и эволюционные аспекты проблемы // Биологическое сигнальное поле. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 24–34.

- Прангишвилли И.В., Иванус А.И. Системная закономерность золотого сечения, системная устойчивость и гармония // Проблемы управления. 2004. № 2. С. 1–8.
- Преображенская Е.С. Кормовое поведение и биотопическое распределение воробьиных птиц Приветлужья // Экологическая ординация и сообщества. М., 1990. С. 79–111.
- Преображенский Б.В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 159 с.
- Преображенский Б.В. Эфирная вихревая космология В.П. Смирнова. Владивосток, 1999. 324 с.
- Преображенский Б.В. Метафизика и метаморфозы естествознания. Владивосток: Изд-во «Эмахо», 2010. 526 с.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л.: АН СССР, 1956. 310 с.
- Протасов В.Р. Зрение и ближняя ориентация рыб. М.: Наука, 1968. 203 с.
- Протасов В.Р. Биоэлектрические поля в жизни рыб. М.: Изд-во ЦНИИТЭНРХ, 1972. 226 с.
- Пузаченко А.Ю., Власов А.А., Елисеева В.И. Анализ многолетних наблюдений за динамикой численности мелких млекопитающих на основе данных Летописи природы. Оценка параметров динамики численности: дополнение // Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедника. 1997. С. 12–18.
- Пузаченко Ю.Г. Концепция экологического пространства // Теоретические проблемы современной биологии. Пушино: НЦБИ, 1983. С. 24–40.
- Путилов А.А. Системообразующая функция синхронизации в живой природе. Новосибирск: Наука, 1987. 144 с.
- Пуяткина Т.С. Фауна муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Калужской области // Изв. Калужского о-ва изучения природы местного края. Калуга, 2001. С. 50–59.
- Пуяткина Т.С. Выбор стратегии фуражирования как механизм сосуществования видов *Murmica* (Hymenoptera, Formicidae) в многовидовой ассоциации муравьев // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 6. С. 701–708.
- Пучковский С.В. Подвижность и состав населения бурозубок (Insectivora, Soricidae) в тайге Онежского полуострова // Зоол. журн. 1969. Т. 48, № 10. С. 1544–1551.
- Работнов Т.А. О структурных элементах фитоценозов и фитоценологических популяциях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, № 2. С. 79–88.
- Режабек Б.Г. Саморегуляция клеточных систем // Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа, 1972. С. 45–94.
- Резникова Ж.И. Межвидовые и внутривидовые отношения степных муравьев в западной Сибири и сопредельных районах автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1977. 25 с.
- Резникова Ж.И. Формы территориальной организации у лугового муравья // Зоол. журн. 1980. Т. 58, № 10. С. 1490–1499.
- Резникова Ж.И. Межвидовая иерархия у муравьев // Зоол. журн. 1983. Т. 59, № 8. С. 1168–1176.
- Резникова Ж.И. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 7. С. 816–824.
- Розенберг Г.С. О путях построения теоретической экологии // Успехи соврем. биол. 2005. Т. 125, № 1. С. 14–27.

- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара: СамНЦРАН, 1999. 396 с.
- Роговин К.А. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1986. Т. 14. С. 71–126.
- Роговин К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 4. С. 394–414.
- Рожнов В.В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 288 с.
- Рожнов В.В. Место концепции опосредованной хемокоммуникации в теории биологического сигнального поля Н.П. Наумова // Биологическое сигнальное поле. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 16–23.
- Ройт П., Бростофф Дж., Мэйл Д. Иммунология. М.: Мир, 2000. 592 с.
- Савинов А.Б. Мониторинг фитоценозов на основе методов оценки активности растений в рамках концепции фитогенного поля // Экологический мониторинг. Н. Новгород: ННГУ, 2019. С. 66–78.
- Садовский В.Н. Основания общей теории систем. М.: Наука, 1974. 274 с.
- Самойлов Ю.И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов (*Quercus robur* L.) // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1022–1034.
- Самойлов Ю.И., Тархова Т.Н. Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 5. С. 61–77.
- Семенов Н.Н. Цепные реакции. Л.: Госхимиздат, 1934. 555 с.
- Сергеев В.Е. Явление Денеля и его альтернативное обоснование // I Всесоюз. Совещ. по биологии насекомыхных млекопитающих. М., 1992. С. 156–157.
- Сергеев В.Е. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: автореф. дис.... д-ра биол. наук. Новосибирск: ИСЭЖ СО РАН. 2003. 33 с.
- Сергеев В.Е., Ильяшенко В.Б. Филогенетические отношения и их значимость в формировании таксоценологических группировок представителей р. *Sorex* // Сибирский биол. журн. 1991. № 1. С. 35–39.
- Сергеев В.Е., Лучникова Е.М. Этолого-биоритмологические факторы организации сообществ землероек // Сибирский экологический журнал. 2002. № 6. С. 787–790.
- Сетров М.И. Организация биосистем. Л.: Наука, 1971. 276 с.
- Снигиревская Е.М. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике // Тр. Башкир. гос. заповедника. 1947. Вып. 1. С. 49–68.
- Сообщества и популяции животных: морфологический и экологический анализ / отв. ред. Большаков В.Н. Новосибирск; Москва: КМК, 2010. 256 с.
- Старобогатов Я.И. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту: ТГУ, 1984. С. 70–72.
- Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 728 с.
- Струны уравнение // БСЭ. 1956. Т. 41. С. 160.
- Сукачев В.Н. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 574 с.
- Суперанская А.В., Подольская Н.В., Васильева Н.В. Общая терминология: вопросы теории. М.: ЛКИ, 2007. М.П. Изменение численности некоторых видов насекомых

- моядных (Mammalia, Insectivora) южного Приморья в голоцене // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток, 1976. С. 203–206.
- Сушкин П.П. Зоологические области Средней Азии и ближайших частей Нагорной Азии, и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1925. Т. 34. С. 7–86.
- Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 5–319.
- Тагирова В.Т. Фауна насекомых Хехцирской горной системы // Материалы научно-практической ист.-краеведческой конференции. Хабаровск: Хабар. гос. пед. ин-т, 1994. С. 174–176.
- Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М.: Наука, 1987. 240 с.
- Темброк Г. Коммуникация у млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 255–278.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Некоторые проблемы радиационной биологии. Свердловск: Изд-во УФ АН СССР, 1964. С. 5–54.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Тиунов М.П. Изменение численности некоторых видов насекомых (Mammalia, Insectivora) южного Приморья в голоцене // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток, 1976. С. 203–206.
- Тиунов М.П. Рукокрылые Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1997. 134 с.
- Тиунов М.П. Новые данные по распространению мелких млекопитающих в Приохотье и сопредельных областях // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 1. С. 123–125.
- Тиунов М.П. Принцип дополнительности в биологии // Вопр. философии. 2006. № 1. С. 169–172.
- Тиунов М.П., Крускоп С.В., Орлова М.В. Рукокрылые Дальнего Востока России и их эктопаразиты. М.: Изд-во «Перо», 2021. 191 с.
- Толкачев О.В. Воздействие урбанизации на население бурозубок лесных экосистем: автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2007. 24 с.
- Тумасьян Ф.А. Особенности расселения обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) как фактор ограничения генного потока. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 2013. 27 с.
- Уемов А.Н. Системный подход и общая теория систем. М.: Мысль, 1978. 272 с.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965. С. 251–254.
- Урманцев Ю.А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода? // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 5. С. 699–718.
- Ухтомский А.А. Доминанта. М.: Наука, 1966. 273 с.
- Формозов А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: Изд-во МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3–110.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 309 с.

- Хиншельвуд С.Н. Возможная роль цепных реакций в химии клетки // Химическая кинетика и цепные реакции. М.: Наука, 1996. 518 с.
- Хлебович В.В. О реальности таксоценов // Отчетная научная сессия по итогам работ. СПб: ЗИН РАН, 2013. С. 44–45.
- Хлебович В.В. О таксоценах хищник–жертва // Биосфера. 2016. Т. 8, № 2. С. 151–154.
- Хобракова Л.Ц. Сообщества жуелиц (Coleoptera, Carabidae) лесостепи на юге Витемского плоскогорья // Энтомол. обозрение. 2008. Т. 82, № 2. С. 313–324.
- Холин С.К., Макаркин В.Н. Вертикальное распределение жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae, Silphinae) на г. Литовка (Южное Приморье) // Чтения памяти А.И. Куренцова. Владивосток, 1998. Вып. 8. С. 21–30.
- Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.
- Чайковский Ю.В. Эволюция как идея. М.: КМК, 2017. 159 с.
- Черемкин И.М., Нестеренко В.А., Подолько Р.Н. Численность землероек и структура их сообществ в зоне влияния Нижнебурейского водохранилища // Амур. зоол. журн. 2018. Т. 10, № 3–4. С. 180–189.
- Черемкин И.М., Нестеренко В.А., Скидан Д.А., Мудрак Т.Н. Видовой состав и структура фауны землероек Норского заповедника // Амур. зоол. журн. 2022. Т. 14, № 1. С. 112–122.
- Чернов Ю.И. Флора и фауна, растительность и животное население // Журн. общей биол. 1984а. Т. 45, № 6. С. 732–748.
- Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984б. С. 5–23.
- Чернов Ю.И. Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи совр. биол. 1996. Т. 116, № 3. С. 277–291.
- Черных В.В. Проблема целостности высших таксонов (точка зрения палеонтолога). М.: Наука, 1986. 143 с.
- Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М., 1984. 388 с.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.
- Черняева Е.И., Викторов В.П. История и современное состояние изучения фитогенных полей // Социально-экологические технологии. 2016. № 1. С. 98–105.
- Шапошников Г.Х. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974. С. 106–173. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 53).
- Шварц Е.А. Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии // Фауна и экология грызунов. 1989. Вып. 17. С. 115–143.
- Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 112 с.
- Шварц Е.А., Демин Д.В. О факторах сосуществования родственных видов в местах симпатрии ареалов (на примере Soricidae) // ДАН СССР. 1986. Т. 289, № 1. С. 253–256.
- Шварц Е.А., Шефтель Б.И. Экологическая ординация в геоэкологических исследованиях // Экологическая ординация сообществ. М.: Наука, 1990. С. 3–15.
- Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолдчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.

- Шварц С.С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем и северном пределе их распространения // Тр. ин-та биол. Уральского филиала АН СССР. 1962. Вып. 29. С. 45–51.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса // Тр. ин-та экологии растений и животных АН СССР. Т. 65. Свердловск, 1969. 199 с.
- Шелдрейк Р. Новая наука о жизни. М.: РИПОЛ КЛАССИК, 2005. 352 с.
- Шелов С.Д. Термин. Терминологичность. Терминологические определения. СПб.: СПбГУ, 2003. 277 с.
- Шемякина О.А., Марочкина Е.А., Зацаринный И.В., Чельцов Н.В. Механизмы экологической сегрегации четырех совместно обитающих видов синиц – *Parus major*, *P. caeruleus*, *P. montanus* и *P. cristatus* // Рус. орнитол. журн. 2007. № 362. С. 759–783.
- Шенброт Г.И. Организация сообществ тушканчиков (Rodentia: Dipodidae) пустынь Турана // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43, № 4. С. 529–540.
- Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1986. Т. 14. С. 5–70.
- Шефтель Б.И. Анализ пространственного распределения землероек в средней Енисейской тайге // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука, 1990. С. 15–32.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
- Шилов И.А. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, 1991. С. 65–85.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Абросимова Э.В. Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71, № 3. С. 256–267.
- Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972. 487 с.
- Штегман Б.К. Основы орнитологического географического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Нов. сер. М.; Л., 1938. Т. 1. Вып. 2. С. 1–76.
- Штильмарк Ф.Р. Некоторые особенности размещения и экологии мелких млекопитающих в лесах Нижнего Приамурья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, № 2. С. 76–85.
- Штильмарк Ф.Р., Долгов В.А. Землеройки (Mammalia, Soricidae) Нижнего Приамурья // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 58–64.
- Шубинский Г.З. Сетевая теория иммунитета и проблема целостности организма // Проблемы и перспективы современной иммунологии. Методологический анализ. Новосибирск: Наука, 1988. С. 221–234.
- Шульпин Л.М. О распространении *Cinlus pallasi pallasi* Tenim. в Восточной Сибири // Изв. АН СССР. 1931. Т. 10. С. 1371–1934.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В. Нерезидентность и расселение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 3. С. 331–343.
- Эдельман Д.М. Молекулы адгезии клеток и их роль в эмбриональном развитии // В мире науки. 1984. № 6. С. 70–83.

- Эдельман Д.М. Топобиология // В мире науки. 1989. № 7. С. 24–33.
- Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М.: ИЛ, 1959. 432 с.
- Юдин Б.С. Экология бурозубок (р. *Sorex*) Западной Сибири // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 33–134.
- Юдин Б.С. Комплексы насекомоядных млекопитающих (Mammalia, Insectivora) Дальнего Востока // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука, 1975. С. 41–69.
- Юдин Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. 360 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1976. 270 с.
- Ястребов А.Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 6. С. 54–135.
- Ястребов А.Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Экология. 1996. № 1. С. 3–9
- Adler P.B., Lambers J., Levine J.M. A niche for neutrality // Ecol. Lett. 2007. Vol. 10. P. 95–104.
- Aitchison C.W. Winter energy requirements of soricine shrews // Mammal Rev. 1987. Vol. 17. P. 25–38.
- Alados C.L., Pueyo Y., Giner M.L., Navarro T., Escos J., Barroso F., Cabezudo B., Emlend J.M. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns // Ecological Modelling. 2003. Vol. 163. P. 1–17.
- Albuquerque U.P., do Nascimento A.L.B., Chaves L.S., Feitosa I.S., Moura J.M.B., Gonsalves P.H.S., Silva R.H., Silva T.C., Ferreira Jun. W.S. A brief introduction to niche construction theory for ecologists and conservationists // Biol. Conservation. 2019. Vol. 237. P. 50–56.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K. Principles of Animal Ecology. W.B. Saunders, Philadelphia, 1949. 837 p.
- Almaas E., Vázquez A., Barabási A.-L. Scale-free networks in biology. Biological networks. Complex systems and interdisciplinary science. Vol. 3. Singapore: Hackensack (NJ); London: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2007. P. 1–21.
- Alonso D., Etienne R.S., McKane A.J. The merits of neutral theory // Trends Ecol. Evol. 2006. Vol. 21. P. 451–457.
- Alatalo R.V. Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp.: a review // Ann. Zool. Fenn. 1982. Vol. 19, No. 4. P. 309–317.
- Anderson A.N., McBratney A.B. Soil aggregates as mass fractals // Australian J. Soil Research. 1995. Vol. 33. P. 757–772.
- Andrzejewski R. Processes of incoming, settlement and disappearance of individual and variations in numbers of small rodents // Acta Theriol. 1963. Vol. 7. P. 169–213.
- Armstrong A.C. On the fractal dimensions of some transient soil properties // J. Soil Science. 1986. Vol. 37. P. 641–652.
- Atienzar F., Belda E.J., Barba E. Coexistence of Mediterranean tits: a multidimensional approach // Ecoscience. 2013. Vol. 20. P. 40–47.
- Azovsky A.I. The effect of scale on congeners coexistence: can mollusks and polychaetes reconcile beetles to ciliates // Oikos. 1996. Vol. 77, № 1. P. 117–126.
- Azovsky A.I. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? // Web Ecology. 2000. Vol. 1, No. 1. P. 28–34.

- Azovsky A.I. Species–area and species–sampling effort relationships: disentangling the effects // *Ecography*. 2011. Vol. 34. P. 18–30.
- Barak Y, Yom-Tov Y. The advantage of group hunting in Khuls bat *Pipistrellus kuhli* (Microchiroptera) // *J. Zool.* 1989. Vol. 219, No. 4. P. 670–675.
- Barnard C.J., Brown C.A.J. Prey size selection and competition in the common shrew (*Sorex araneus*) // *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 1981. Vol. 8, No. 3. P. 239–243.
- Barnard C.J., Brown C.A.J. Competition affects risk-sensitivity in foraging shrews // *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 1985. Vol. 16, No. 4. P. 379–382.
- Beacham T.D. Dispersal during population fluctuations of the vole, *Microtus townsendii* // *J. of Animal Ecology*. 1980. Vol. 49. P. 867–877.
- Bella I.E. A new competition model for individual trees // *Forest Science*. 1971. Vol. 17, No. 3. P. 364–372.
- Belousov L.V. Morphogenetic fields: outlining the alternatives and enlarging the context // *J. Riv. Biol.: Biol. Forum*. 2001. Vol. 94. C. 219–235.
- Belyea L.R., Lancaster J. Assembly rules within a contingent ecology // *Oikos*. 1999. Vol. 86. P. 402–416.
- Bernstein I.S. Dominance. The baby and the bathwater // *Behav. and Brain Sci.* 1981. Vol. 4, No. 3. P. 419–458.
- Bertalanffy L. *Das biologische Weltbild*. Bern, 1949. 202 p.
- Betts M.M. The food of titmice on oak woodland // *J. Anim. Ecol.* 1955. Vol. 24. P. 282–323.
- Boer den P.J. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species // *Neth. J. Zool.* 1980. Vol. 219. P. 278–306.
- Boer den P.J. The recent status of the competitive exclusion principle // *Trends in Ecol. & Evol.* 1986. Vol. 1. P. 25–28.
- Booth B.D., Swanton C.J. Assembly theory applied to weed communities // *Weed Science*. 2002. Vol. 50. P. 2–13.
- Borda-de-Agua L., Hubbell S.P., McAllister M. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: a multifractal analysis // *Am. Nat.* 2002. Vol. 159. P. 138–155.
- Borgatti S.P., Everett M.G., Johnson J.C. *Analyzing social networks*. London: Thousand Oaks (CA); New Delhi, Singapore: SAGE Publications, Ltd., 2013. 278 p.
- Bradbury R.H., Reichelt R.E. Fractal dimension of a coral reef at ecological scales // *Marine Ecol. Progr. Ser.* 1983. Vol. 10. P. 169–171.
- Brosset A. Le peuplement de mammiferes des forest du Nord-Est du Gabon // *Rev. Ecol.* 1988. Vol. 43, No. 1. P. 23–46.
- Buchalczyk A. Seasonal variations in the activity of shrews // *Acta Theriol.* 1972. Vol. 17. P. 25–38.
- Buckner C.H. Metabolism, food capacity, and feeding behavior in four species of shrews // *Canad. J. Zool.* 1964. Vol. 42, No. 2. P. 259–279.
- Buckner C.H. Some aspects of the population ecology of the common shrew, *Sorex araneus*, near Oxford, England // *J. Mammal.* 1969. Vol. 50, No. 2. P. 326–332.
- Burch P.R., Burwell R.G. Self and non-self. A clonal induction approach to immunology // *Quant. Rev. Biol.* 1965. Vol. 40. P. 252–279.
- Burnet F.M. *Immunological surveillance*. Oxford, 1970. 280 p.
- Caniego F.J., Espejo R., Martin M.A., San Jose F. Multifractal scaling of soil spatial variability // *Ecol. Model.* 2005. Vol. 182. P. 291–303.

- Caniego F.J., Ibanez J.J., Martinez F.S.J. Self-similarity of pedotaxa distributions at the planetary scale: A multifractal approach // *Geoderma*. 2006. Vol. 134. P. 306–317.
- Childs D.Z., Metcalf C.J.E., Rees M. Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants // *Proceeding of the Royal Soc. B*. 2010. Vol. 277. P. 3055–3064.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // *Can. J. of Zoology*. 1960. Vol. 38. P. 99–113.
- Chodorowski A. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. 1959. Vol. 6, No. 3. P. 33–73.
- Christian J.J. Adrenocortical and gonadal responses of female mice to increases population density // *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 1960. Vol. 104. P. 330–332.
- Christian J.J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // *Physiol. Mammal.* 1963. Vol. 1. P. 189–353.
- Churchfield S. Food availability and the diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain // *J. of Animal Ecology*. 1982. Vol. 51. P. 15–28.
- Churchfield S. The natural history of shrews. L.: AC Black, 1990. 178 p.
- Churchfield S. Niche dynamics, food resources and feeding strategies in multispecies communities of shrews // *The biology of the Soricidae* / Eds.: J.S. Findley and T.L. Yates. *Mus. Southwestern Biol.*, 1991. P. 23–34.
- Churchfield S., Sheftel B.I. Food niche overlap and ecological separation in a multi-species community of shrews in the Siberian taiga // *J. Zool.* 1994. Vol. 234. P. 105–124.
- Churchfield S., Hollier J., Brown V.K. Population dynamics and survivorship patterns in the common shrew *Sorex araneus* in southern England // *Acta Theriol.* 1995. Vol. 40, No. 1. P. 53–68.
- Churchfield S., Nesterenko V.A., Shvarts E.A. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews in the Russian Far East // *J. of Zool.* 1999. Vol. 248. P. 349–359.
- Clark J.S. Beyond neutral science // *Trends Ecol. Evol.* 2009. Vol. 24. P. 8–15.
- Clements F.E. *Research Methods in Ecology*. Lincoln, Neb.: Univ. Publ. Co., 1905. 334 p.
- Clements F.E. *Plant Succession: Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication Sciences, 1916. 512 p.
- Connell J.H. Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidence from field experiments // *Ecology and Evolution of Communities* / Eds.: M.L. Cody and J.M. Diamond. Cambridge; Massachusetts: Harvard Univ. Press, 1975. P. 460–490.
- Connor E.F., Simberloff D. The assembly of species communities: chance or competition? // *Ecology*. 1979. Vol. 60, No. 6. P. 1132–1140.
- Coral Reef Information System Glossary. 2014. – <https://www.coris.noaa.gov/glossary/>; <https://definedterm.com/taxocene>
- Count E.W. Animal communication in man science, an essay in perspective // *Approaches to animal communication* / Eds.: A. Sebeok and A. Ramsay. Den Haag, 1969. P. 71–130.
- Coutinho A., Larsson E.L., Grönvik K.O., Andersson J. Studies on T lymphocyte activation II. The target cells for concanavalin induced growth factors // *Eur. J. Immun.* 1979. Vol. 9, No. 8. P. 587–592.
- Crowcroft P. *The life of the shrews*. London: Max Reinhardt, 1964. 166 p.

- Diamond J.M. *Assembly of Species Communities // Ecology and Evolution of Communities* / Eds.: M.L. Cody and J.M. Diamond. Cambridge, Massachusetts: Harvard Univ. Press., 1975. P. 342–444.
- Dickman C.R. Body size, prey size and community structure in insectivorous mammals // *Ecology*. 1988. Vol. 69, No. 3. P. 569–580.
- Dickman C.R. Mechanisms of competition amongst insectivorous mammals // *Oecologia*. 1991. Vol. 85. P. 464–471.
- Dornelas M., Connolly S.R. Hughes T.P. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity // *Nature*. 2006. Vol. 440. P. 80–82.
- Drake J.A. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? // *Trends in Ecology and Evolution*. 1990. Vol. 5, No. 5. P. 159–164.
- Du H., Tang M., Zhou G., Xu W., Liu E., Shi Y. Spatial scale dependence of the species diversity in Tianmu Mountain and its relationship with spatial patterns by using multifractal analysis // *Acta Ecologica Sinica*. 2007. Vol. 27. P. 5038–5049.
- Dyar H.G. The number of molts of lepidopterous larvae // *Psych. Camb.* 1890. Vol. 5. P. 420–422.
- Elton C.S. *Animal Ecology*. New York: Macmillan Co., 1927. 207 p.
- Elton C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. London: Chapman & Hall, 1958. 181 p.
- Falconer K.J. *Fractal geometry. Mathematical foundations and applications*. Chichester: John Wiley & Sons, 1985. 299 p.
- Fu R., Del Genio A.D., Rossow W.B. Influence of ocean surface conditions on atmospheric vertical thermodynamic structure and deep convection // *J. Climate*. 1994. Vol. 7. P. 1092–1108.
- Gauze G.F. *Struggle for existence*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934. 163 p.
- Gewin V. Beyond neutrality – ecology finds its niche // *PLoS Biol.* 2006. Vol. 4, No. 8. P. 1306–1310.
- Ghiselin M.T. Hierarchies and their components // *Paleobiology*. 1987. Vol. 13. P. 108–111.
- Gibb J., Betts M.M. Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland pine // *J. Anim. Ecol.* 1963. Vol. 32. P. 489–533.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // *Developmental Biology*. 1996. Vol. 173, No. 2. P. 357–372.
- Gill F.B., Slikas B., Sheldon F.H. Phylogeny of titmice (Paridae): II. Species relationships based on sequences of the mitochondrial cytochrome-b gene // *American Ornithological Society*. 2005. Vol. 122, No. 1. P. 121–143.
- Gliwich J. Island population of rodents: their organization and functioning // *Biol. Rev.* 1980. Vol. 55. P. 109–138.
- Goodwin B.C. On morphogenetic fields // *Theoria to Theory*. 1979. Vol. 13, No. 2. P. 109–114.
- Gotelli N.J. *Assembly Rules // Foundations of Biogeography* / Eds.: M.V. Lomolino, D.F. Sax and J.H. Brown. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 2004. P. 1027–1040.
- Gotelli N.J. McCabe D.J. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules // *Model. Ecology*. 2002. Vol. 83, No. 8. P. 2091–2096.
- Gravel D., Canham C.D., Beaudet M., Messier C. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis // *Ecol. Lett.* 2006. Vol. 9. P. 399–409.
- Grinnell J. *An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley* // *Univ. Calif. Publ. Zool.* 1914. Vol. 12. P. 51–294.

- Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher // *Auk*. 1917. Vol. 34. P. 427–433.
- Gurwitsch A.G. Über den Begriff des embryonalen Feldes // *Arch. f. Entw.-mech.* 1922. Vol. 51. P. 388–415.
- Haldane J.B.S. Animal populations and their regulation // *New Biology*. London: Penguin Books, 1953. Vol. 19. P. 9–54.
- Hamilton W.D. The genetical evolution of social behaviour (I, II) // *J. of Theoretical Biology*. 1964. Vol. 7 P. 1–32.
- Hanski I. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrews (*Sorex* and *Neomys*) // *Ann. Zool. Fenn.* 1984. Vol. 21. P. 157–165.
- Hanski I. Population biology of Eurasian shrews: towards a synthesis // *Ann. Zool. Fenn.* 1989. Vol. 26. P. 469–479.
- Hanski I. Population biological consequences of body size in *Sorex* // *Advances in the biology of shrews* / Eds.: J.F. Merritt, G.L. Kirkland and R.K. Rose. Pittsburgh, 1994. P. 15–26.
- Hanski I. Metapopulation ecology. New York: Oxford Univ. Press, 1999. 313 p.
- Hanski I., Peltonen A., Kaski L. Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus* // *Oikos*. 1991. Vol. 62, No. 1. P. 48–58.
- Hansson L. Predation as the factor causing extended low densities in microtine cycles // *Oikos*. 1984. Vol. 43, No. 1. P. 255–256.
- Henttonen H. Predation causing extended low densities in microtine cycles: further evidence from shrew dynamics // *Oikos*. 1985. Vol. 45, № 1. P. 156–157.
- Henttonen H., Haukisalml V., Kaikusalo A., Korpimäki E., Norrdahl K., Skarén U.A.P. Long-term population dynamics of the common shrew *Sorex araneus* in Finland // *Ann. Zool. Fenn.* 1989. Vol. 26. P. 349–355.
- Hespenheide H.A. Prey characteristics and predator niche width // *Ecology and evolution of communities* / Eds.: M.L. Cody and J.M. Cambridge. Massachusetts: Harvard Univ. Press, 1975. P. 158–180.
- Hill R.A., Bentley R.A., Dunbar R.I.M. Network scaling reveals consistent fractal pattern in hierarchical mammalian societies // *Biol. Lett.* 2008. Vol. 4, No. 6. P. 748–751.
- Hubbell S.P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton; Oxford: Princeton Univ. Press, 2001. 375 p.
- Hutchinson G.E. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. Vol. 22. P. 415–427. Reprinted in 1991: *Classics in Theoretical Biology*. *Bull. of Math. Biol.* Vol. 53. P. 193–213.
- Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // *Am. Nat.* 1959. Vol. 93. P. 145–159.
- Hutchinson G.E. A treatise on Limnology. N.Y., L. and Sydney: Wiley & Sons, 1967. 1115 p.
- Hutchinson G.E. An introduction to population ecology. New Haven and London: Yale Univ. Press, 1978. 256 p.
- Janeway C.A., Travers P., Walport M., Schlomchik M. Immunobiology: The immune system in health and disease. New York: Garland Science, 2001. 732 p.
- Jánský V.L., Hanák V. Studien über Kleinsäugerpopulationen in Südbömen. II. Aktivität der Spitzmäuse unter natürlichen Bedingungen // *Säugetierk. Mitteil.* 1960. Vol. 8. P. 55–63.

- Jean R.V. Phylloaxis. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. 386 p.
- Jerne N.K. Towards a network theory of immune system // *Ann. Immunol.* 1974. Vol. 125. P. 373–389.
- Jerne N.K. Idiotypic networks and other preconceived ideas // *Immunol. Rev.* 1984. Vol. 79. P. 5–24.
- Jones J.D.G., Dangl J.L. The plant immune system // *Nature.* 2006. Vol. 444, No. 7117. P. 323–329.
- Jones J.D.G., Vance R.E., Dangl J.L. Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals // *Science.* 2016. Vol. 354. Issue 6316. aaf6395.
- Iudin D.I., Gelashvily D.B. Multifractality in ecological monitoring // *Nucl. Instr. Meth. Phys. Res.* 2003. Vol. 502. P. 799–801.
- Kaczmarek W. Badania nad zespolami mrowek lesnych // *Ecol. Pol.* 1953. Vol. 1, № 2. P. 69–96.
- Keith T.P., Tamarin R.H. Genetic and demographic differences between dispersers and residents in cycling and noncycling vole populations // *J. Mamm.* 1981. Vol. 62. P. 713–725.
- Kennedy P., Higginson A.D., Radford A.N., Summer S. Altruism in a volatile world // *Nature.* 2018. Vol. 555. P. 359–362.
- Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level // *Nature.* 1968. Vol. 217. P. 624–626.
- Kirkland G.L., Schmidt D.F. Abundance, habitat, reproduction and morphology of forest dwelling small mammals of Nova Scotia and southeastern New Brunswick, Canada // *Canad. Field-Naturalist.* 1982. Vol. 96. P. 156–162.
- Korpimäki E. Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in western Finland // *Oikos.* 1986. Vol. 46, № 1. P. 124–127.
- Korpimäki E., Norrdahl K. Avian and mammalian predators of shrews in Europe: regional differences, between-year and seasonal variation, and mortality due to predation // *Ann. Zool. Fennici.* 1989. Vol. 26, No. 4. P. 389–400.
- Korpimäki E., Norrdahl K., Huitu O., Klemola T. Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species // *Proc. R. Soc. B.* 2005. Vol. 272, No. 1559. P. 193–202.
- Kravchenko A.N., Martin M.A., Smucker A.J.M., Rivers M.L. Limitations in determining multifractal spectra from pore-solid soil aggregate images // *Vadose Zone J.* 2009. Vol. 8. P. 220–226.
- Krebs C.J., Keller B.L., Tamarin R.H. *Microtus* population biology: Demographic changes in fluctuating population of *M. pennsylvanicus* in southern Indiana // *Ecology.* 1969. Vol. 50. P. 560–587.
- Kuuluvainen T., Hokkanen T.J., Jarvinen E., Pukkala T. Factors related to seedling grows in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system // *Can. J. For. Res.* 1993. Vol. 23. P. 2101–2109.
- Laland K., Matthews D., Feldman M.W. An introduction to niche construction theory // *Evol. Ecol.* 2016. Vol. 30. P. 191–202.
- Lawton J.H. Are there general laws in ecology? // *Oikos.* 1999. Vol. 84. P. 177–192.
- Lens L., Dhondt A. Interspecific competition in group territorial tits (*Parus* spp.): a study of niche shifts // *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* 1989. Vol. 119, № 1. P. 87.
- Leibold M.A., Mikkelsen G.M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure // *Oikos.* 2002. Vol. 97. P. 237–250.

- Levin M. Morphogenetic fields in embryogenesis, regeneration, and cancer: Non-local control of complex patterning // *BioSystems*. 2012. No 109. C. 243–261.
- Lewin R. Santa Rosalia was a goat // *Science*. 1983. Vol. 221. P. 636–639.
- Lewis W.M. Net growth rate through time as an indicator of ecological similarity among phytoplankton species // *Ecology*. 1977. Vol. 58. P. 149–157.
- Lidicker W.Z. The role of dispersal in the demography of small mammals // *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge Univ. Press, 1975. P. 103–134.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A., Clark P.F. *Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge Univ. Press. 1982. P. 244.
- Lotka A.J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1925. 460 p.
- Lovejoy S., Currie W.J.S., Tessier Y., Claerebout M.R., Bourget E., Roff J.C., Schertzer D. Universal multifractals and ocean patchiness: phytoplankton, physical fields and coastal heterogeneity // *J. Plankton Research*. 2001. Vol. 23. P. 117–141.
- MacArthur R.H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. 1955. Vol. 36. P. 533–536.
- MacArthur R.H. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. New York, 1972. 269 p.
- Margalef R. La teoria de la informacion en ecologia // *Mem. Real. Acad. Cienc. Artes Barcelona*. 1957. Vol. 32. P. 373–449.
- Marguerit C., Schertzer D., Schmitt F., Lovejoy S. Copepod diffusion within multifractal phytoplankton fields // *J. Mar. Syst.* 1998. Vol. 16. P. 69–83.
- Mark D.M. Fractal dimension of a coral reef at ecological scales: a discussion // *Marine Ecol. Progr. Ser.* 1984. Vol. 14. P. 293–294.
- Martin M.A., Pachepsky Y.A., Perfect E. Scaling, fractals and diversity in soils and ecophysiology // *Ecol. Model.* 2005a. Vol. 182. P. 217–220.
- Martin M.A., Rey J.-M., Taguas F.J. An entropy-based heterogeneity index for mass-size distributions in Earth science // *Ecol. Model.* 2005b. Vol. 182. P. 221–228.
- May R.M. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 1973. 292 p.
- McGill B.J. A test of the unified neutral theory of biodiversity // *Nature*. 2003. Vol. 422. P. 881–885.
- McGill B.J. Towards a unification of unified theories of biodiversity // *Ecol. Letters*. 2010. Vol. 13. P. 627–642.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J., Benecha H.K., Dornelas M., Enquist B.J., Green J.L., He F., Hulbert A.H., Magurran A.E., Marquet P.A., Maurer B.A., Ostling A., Soykan C.U., Ugland K.I., White E.P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecol. Lett.* 2007. Vol. 10, No. 10. P. 995–1015.
- McNab D.K. The energy expenditure of shrews // *The biology of the Soricidae* / Eds.: J.S. Findley and T.L. Yates. Albuquerque: Univ. of New Mexico, 1991. P. 35–46.
- Meyer C.F., Kalko E.K. Bat assemblages on Neotropical Land-Bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns // *Diversity and Distributions*. 2008. Vol. 14, No. 4. P. 644–654.
- Meynard C.N., Quinn J.F. Bird Metacommunities in temperature South American forest: vegetation structure, area and Climate effects // *Ecology*. 2008. Vol. 89, No. 4. P. 981–990.

- Michelsen N.C. Intraspecific and interspecific competition in shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. // Arch. Neth. Zool. 1966. Vol. 17, No. 1. P. 73–174.
- Milne A. On a theory of natural control of insect population // J. Theor. Biol. 1962. Vol. 3, No. 1. P. 15–90.
- Mitman G., Fausto-Sterling A. Whatever happened to planaria? C.M. Child and the physiology of inheritance // The right tools for the job: at work in twentieth-century life sciences / Eds.: A.F. Clarke and J.H. Fujimura. Princeton: Princeton Univ. Press. 1992. P. 172–197.
- Morrison P., Ryser F.A., Dawe A.R. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus* // Physiol. Zool. 1959. Vol. 32, No. 4. P. 256–271.
- Morse D.H. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter // Ibis. 1978. Vol. 120, No. 3. P. 298–312.
- Mou P., Mitchell R.J., Jones R.H. Ecological field theory model: a mechanistic approach to simulate plant interactions in south-eastern forest ecosystems // Canadian Journal of Forest Research. 1993. Vol. 23, No. 10. P. 2180–2193.
- Nazarenko A.A., Gamova T.V., Nechaev V.A., Surmach S.G., Kurdyukov. A.B. Handbook of the birds of Southwest Ussuriland: current taxonomy, species status and population trends. Incheon: Published by NIBR in association with IBSS, 2016. 256 p.
- Nesterenko V.A., Tiunov M.P. Principles of organization and functioning of small mammal multispecies association // New Scope on Boreal Ecosystems in the Far East of Russia. DIWPA ser. Vol. 2. Kyoto, Novosibirsk, 1997. P. 137–147.
- Newman J.R., Rudd R.L. Minimum and maximum metabolic rates of *Sorex sinuosus* // Acta Theriol. 1978. Vol. 23, No. 23. P. 371–380.
- Newman M.E.J. The structure and function of complex networks // SIAM Review. 2003. Vol. 45. P. 167–256.
- Newman M.E.J. Networks: an introduction. Oxford; New York; Auckland: Oxford Univ. Press, 2012. 772 p.
- Norrdaahl K., Korpimäki E. Do predators limit the abundance of alternative prey? Experiments with vole-eating avian and mammalian predators // Oikos. 2000. Vol. 91, No. 3. P. 528–540.
- Nurnberger T., Brunner F., Kemmerling B., Piater L. Innate immunity in plants and animals: striking similarities and obvious differences // Immunol. Rev. 2004. Vol. 198. P. 249–266.
- Odling-Smee F.J. Niche constructing phenotypes // The role of behavior in evolution / Ed.: H.C. Plotkin. Cambridge: MIT Press, 1988. P. 73–132.
- Odling-Smee F.J., Erwin D., Palkovacs E., Feldman M.W., Laland K.N. Niche construction theory: a practical guide for ecologists // Quarterly Review of Biology. 2013. Vol. 88. P. 3–28.
- Ohdachi S. Total activity rhythms of three Soricine species in Hokkaido // J. Mamm. Soc. Japan. 1994. Vol. 19, No. 2. P. 89–99.
- Ohdachi S. Burrowing habits and earthworm preferences of three species of *Sorex* in Hokkaido // J. Mamm. Soc. Japan. 1995. Vol. 20, No. 1. P. 85–98.
- Ohdachi S. Laboratory experiments on spatial use and aggression in three sympatric species of shrew in Hokkaido, Japan // Mammal Study. 1997. Vol. 22. P. 11–22.
- Okhotina M.V., Nadtochy E.V. Effect of *Mammanidula asperocutis* Sadovskaja in Skrjabin, Sihobalova et Sulc, 1954 (Nematoda), on the population size of shrews of the genus *Sorex* // Acta Parasitol. Polonica. 1970. Vol. 18, No. 8. P. 81–84.

- Omelko V.E., Kuzmin Y.V., Tiunov M.P., Voyta L.L., Burr G.S. Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2020. Vol. 324, No. 1. P. 124–145.
- Opie J.E. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area // Forest Science. 1968. Vol. 14, No. 3. P. 314–323.
- Pascual M., Ascioti A., Caswell H. Intermittency in the plankton: a multifractal analysis of zooplankton biomass variability // J. Plankton Res. 1995. Vol. 17. P. 1209–1232.
- Patterson B.D., Brown, J.H. Regionally nested patterns of species composition of Granivorous Rodent assemblages // J. of Biogeography. 1991. Vol. 18, No. 4. P. 395–402.
- Pearse A.G.E. Common cytochemical and ultrastructural characteristics of cells producing polypeptide hormones (the APUD series) and their relevance to the thyroid and ultimobranchial C cells and calcitonin // Proc. roy. Soc. Med. 1968. Vol. 170. P. 71–80.
- Pernetta J.C. Diets of the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. in Wytham grasslands // J. Animal. Ecol. 1976. Vol. 45. P. 899–912.
- Pernetta J.C. Population ecology of British shrews in grassland // Acta Theriol. 1977. Vol. 22, No. 20. P. 279–296.
- Petranji G. The other side of immunology: immunoplasia. Trophic (plastic) function of the immune system // Acta Mediica Hungar. 1983. No. 2–3. P. 73–79.
- Pianka E.R. The structure of lizard communities // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. Vol. 4. P. 53–74.
- Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theoret. Biol. 1966. Vol. 13. P. 131–144.
- Pielou E.C. Ecological diversity. New York: Wiley-Interscience, 1975. 165 p.
- Pocheville A. The ecological niche: history and recent controversies // Handbook of evolutionary thinking in the sciences / Eds.: T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre and V. Silberstein. Dordrecht: Springer, 2015. P. 547–586.
- Przibram H., Megusar F. Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. 1. Lange und Masse. (Zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen. IV. Mitteilung) // W.Reux'Arch. Entwicklungsmech. Organ. 1912. Vol. 34. P. 680–741.
- Pucek Z. Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex* L.) in the first calendar year of life // Acta Theriol. 1960. Vol. 3, No. 12. P. 269–296.
- Řezníčková P., Soldán T., Pařil P., Zahrádková S. Comparison of mayfly (Ephemeroptera) taxocenes of permanent and intermittent Central European small streams via species traits // Biologia. Section Zoology. 2010. Vol. 65, No. 4. P. 720–729.
- Ricklefs R.E. A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model // Oikos. 2003. Vol. 100. P. 185–192.
- Root R. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher // Ecological Monographs. 1967. Vol. 37. P. 317–350.
- Rosenzweig M.L., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator - prey interactions // Amer. Natur. 1963. Vol. 97. P. 209–223.
- Rosindell J., Cornell S.J., Hubbell S.P., Etienne R.S. Protracted speciation revitalizes the neutral theory of biodiversity // Ecol. Letters. 2010. Vol. 13. P. 716–727.
- Rosindell J., Hubbell S.P., Etienne R.S. The Unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten // Trends Ecol. Evol. 2011. Vol. 26. P. 340–348.

- Roughgarden J. The structure and assembly of communities // Perspectives in Ecological Theory / Eds.: J. Roughgarden, R.M. May and S.A. Levin. New York: Princeton Univ. Press, 1989. P. 203–226.
- Royama T. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.) // J. Anim. Ecol. 1970. Vol. 39. P. 619–668.
- Sanders N.J., Gotelli N.J., Wittman S.E., Ratchford J.S., Aaron M. Ellison A.M., Erik S. Jules E.S. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale // Journal of Biogeography. 2007. Vol. 34, No. 9. P. 163–1641.
- Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics // Ecological Modelling. 2012. Vol. 231. P. 87–100.
- Seuront L., Schmitt F., Lagadeuc Y., Schertzer D., Lovejoy S., Frontier S. Universal multifractal structure of phytoplankton biomass and temperature in the ocean // Geophys. Res. Lett. 1996a. Vol. 23. P. 3591–3594.
- Seuront L., Schmitt F., Schertzer D., Lagadeuc Y., Lovejoy S. Multifractal analysis of Eulerian and Lagrangian variability of physical and biological fields in the ocean // J. Nonlin. Proc. Geophys. 1996b. Vol. 3. P. 236–246.
- Seuront L., Schmitt F., Lagadeuc Y., Schertzer D., Lovejoy S. Universal multifractal analysis as a tool to characterize multiscale intermittent patterns: example of phytoplankton distribution in turbulent coastal waters // J. Plankton Res. 1999. Vol. 21. P. 877–922.
- Schjelderup-Ebbe T. Social behaviour of birds // A Handbook of social psychology / Ed.: C. Murchison. Worcester: Clark Univ. Press, 1935. P. 947–972.
- Schoener T.W. Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments: an energy-time approach // Brookhaven Symp. Biol. 1969. Vol. 22. P. 103–114.
- Schoener T.W. Field experiments on interspecific competition // Amer. Natur. 1983. Vol. 122. P. 240–285.
- Shafikova T.N., Omelichkina Yu.V. Evolution of views on plant immunity: from Flor's «gene-for-gene» theory to the «zig-zag model» developed by Jones and Dangl // Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2020. Vol. 10, No. 3. P. 424–38.
- Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. of Illinois Press, 1949. 117 p.
- Sheftel B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Ann. Zool. Fennici. 1989. Vol. 26, No. 4. P. 357–369.
- Sheftel B.I. Role of different mechanisms in type determination of population dynamics for small mammals from boreal forestry zone // Biological diversity and nature conservation: theory and practice for teaching. M.: KMK Scientific Press, 2010. P. 130–143.
- Shillito J.F. Field observations on the growth, reproduction and activity of a wood population of the common shrew *Sorex araneus* L. // Proc. Zool. Lond. 1963. Vol. 140. P. 99–114.
- Shvarts E.A., Chernyshev N.V., Popov I.Yu. Do shrews impact on soil invertebrates in Eurasian forests? // Ecoscience. 1997. Vol. 4, No. 2. P. 158–162.
- Simberloff D.S. Taxonomic diversity of island biotas // Evolution. 1970. Vol. 24. P. 23–47.
- Simberloff D.S. The status of competition theory in ecology // Ann. Zool. Fenn. 1982. Vol. 19, P. 241–253.

- Simberloff D.S., Boeklen W. Santa Rosalia reconsidered: Size ratios and competition // *Evolution*. 1981. Vol. 35. P. 1206–1226.
- Simpson E.H. Measurement of diversity // *Nature*. 1949. Vol. 163. P. 688.
- Solonen T. Overwinter population change of small mammals in southern Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 2006. Vol. 43, No. 3. P. 295–302.
- Spemann H., Mangold H. Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren // *W. Roux's Arch. Entwicklungsmech. Organ.* 1924. Vol. 100. P. 599–638.
- Stein G.H.W. Beziehungen zwischen Bestandsdichte und Wermerung bei der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* und weiteren Rotzahnspitzmäusen // *Z. Säugetierkunde*. 1961. Vol. 26, No. 1. S. 13–28.
- Stewart R. M., Gerhart J. C. The anterior extent of dorsal development of the *Xenopus* embryonic axis depends on the quantity of organizer in the late blastula // *Development*. 1990. Vol. 109. P. 363–372.
- Strong D.R.Jr, Simberloff D., Abele L.G., Thistle A.B. Ecological communities, conceptual issues and the evidence. Princeton: Academic Press, 1984. 613 p.
- Stugren B. Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1972. 223 p.
- Sullivan T.P. Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse *Peromyscus maniculatus* // *Ecology*. 1977. Vol. 58. P. 964–978.
- Swenson N.G., Enquist B. J., Pither J., Thompson J., Zimmerman J. K. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics // *Ecology*. 2006. Vol. 87. P. 2418–2424.
- Swenson N.G., Enquist B.J., Thompson J., Zimmerman, J.K. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities // *Ecology*. 2007. Vol. 88. P. 1770–1780.
- Taylor J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews // *Evolution of shrews*. Białowieża: Mammal Res. Inst. PAS, 1998. P. 309–346.
- Terborgh J., Weske J.S. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds // *Ecology*. 1969. Vol. 50. P. 765–782.
- Thirring W. Urbausteine der Materie // *Almanach der Osterreichischen Acad. der Wissenschaften*. Vienna, 1968. Vol. 118. P. 153–162.
- Török J., Toth L. Asymmetric competition between two tit species: a reciprocal removal experiment // *J. of Animal Ecology*. Vol. 68. P. 338–345.
- Vogel P. Energy consumption of European and African shrews // *Acta Theriol.* 1976. Vol. 21, No. 13. P. 195–206.
- Volkov I., Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A. Neutral theory and relative species abundance in ecology // *Nature*. 2003. Vol. 424. P. 1035–1037.
- Volkov I., Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs // *Nature*. 2007. Vol. 450. P. 45–49.
- Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically // *Nature*. 1926. Vol. 118. P. 558–560.
- Walker J., Sharpe P.J.H., Penridge L.K., Wu H. Ecological field theory: the concept and field tests // *Vegetatio*. 1989. Vol. 83. P. 81–95.
- Wang D., Fu B., Lu K., Xiao L., Zhang Y., Feng X. Multifractal analysis of land use pattern in space and time: A case study in the Loess Plateau of China // *Ecol. Complexity*. 2010. Vol. 7. P. 487–493.

- Wei T., Blumstein D.T., Shen W, Jordán F. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality // *Animal Behaviour*. 2008. Vol. 75. P. 333–344.
- Weiher E., Keddy P.A. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 418 p.
- Weiher E., Freund D., Bunton T., Stefanski A., Lee T., Bentivenga S. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2011. Vol. 366. P. 2403–2413.
- Weiss P.A. Principles of Development. Henry Holt and Company. 1939. 601 p.
- Whitaker J.O., French T.W. Foods of six species of sympatric shrews from New Brunswick // *Can. J. Zool*. 1984. Vol. 62, No. 4. P. 622–626.
- Whittaker R.H. Communities and Ecosystems. New York: MacMillan Publ. Co., 1975. 162 p.
- Wiens J.A. On competition and variable environments // *Amer. Scientists*. 1977. Vol. 65. P. 590–597.
- Wiens J.A. On size ratio and sequences in ecological communities: Are there no rules? // *Ann. Zool. Fenn*. 1982. Vol. 19. P. 297–308.
- Wilson E.O. Sociobiology: the new synthesis. Cambridge, 1975. 697 p.
- Wu H., Sharpe P.J.H., Walker J., Penridge L.K. Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants // *Ecological Modelling*. 1985. Vol. 29. P. 215–243.
- Wynne-Edwards V.C. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh, 1962. 650 p.
- Yakimov B.N., Bossuyt B., Iudin D.I., Gelashviliy D.B. Multifractal diversity-area relationship at small scales in dune slack plant communities // *Oikos*. 2008. Vol. 117. P. 33–39.
- Yoshino H., Abe H. Comparative study on yje foraging habits of two species of soricine shrews // *Acta Theriol*. 1984. Vol. 29. P. 35–43.
- Zakharov A.A. Dominance systems in zonal multispecies communities // *Russian Entomol. Journ*. 2002. Vol. 1.11, No. 1. P. 49–56.
- Zhang Y., Ma K., Anand M., Fu B. Do generalized scaling laws exist for species abundance distribution in mountains? // *Oikos*. 2006. Vol. 115. P. 81–88.
- Zub K., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bartoń K.A. Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest // *Acta Theriol*. 2012. Vol. 57, No. 3. P. 205–216.
- Zuluaga G.J.C. How ecological communities are structured: a review on ecological assembly rules // *Revista EIA*. 2015. Vol. 12, No. 24. P. 27–53.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
Глава 1. ТАКСОЦЕН КАК БИОСИСТЕМА	6
1.1. Биосистемы	6
1.2. Надорганизменные биосистемы	11
1.3. Таксоцены	17
Глава 2. СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ	24
2.1. Соотношение понятий	24
2.2. Видовая структура	26
2.2.1. Видовые комбинации	27
2.2.2. Примеры видовой сборки таксоценов	30
2.3. Пространственная структура	37
2.3.1. Сеть и фрактал	38
2.3.2. Примеры пространственной структуры таксоценов	44
2.4. Структура доминирования	46
2.4.1. Структура доминирования в таксоценах земель оок Сахалина	49
Глава 3. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ПОЛЕ	58

3.1. Среда	58
3.2. Биологическое поле	62
Глава 4. ИММУНИТЕТ	79
Глава 5. ФАКТОРЫ СТРУКТУРИРОВАНИЯ	93
5.1. Конкуренция и разделение экологических ниш	93
5.2. Морфологические правила сосуществования	97
5.3. Принцип кооперации	107
5.4. Межвидовые различия в таксоценох разных групп животных	118
Глава 6. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ	132
6.1. Регуляции численности в таксоценох	135
6.2. Феномен доминирования	151
Глава 7. ФОРМИРОВАНИЕ ТАКСОЦЕНОВ	156
Вместо Заключения: ПРАВИЛА ТАКСОЦЕНОВ	173
ОТ АВТОРА	180
ЛИТЕРАТУРА	182

Научное издание

В.А. Нестеренко

ТАКСОЦЕНЫ

Редактор *В.С. Жердев*

Верстка *И.В. Миromanовой*

Дизайн обложки *Г.П. Писаревой*

Подписано к печати 04.06.2023 г.

Формат 60x90/16. Усл. п. л. 13,4. Уч.-изд. л. 12,06.

Тираж 300 экз. Заказ 9

ИП Миromanова И.В.

690106, г. Владивосток, ул. Нерчинская, 42-102

